J. TEHVER

LOOMADE HISTOLOOGIA




EX LIBRIS
EERIK KUMARI

J. TEHVER

LOOMADE HISTOLOOGIA

J. TEHVER

LOOMADE HISTOLOOGIA

Teine, parandatud
ja täiendatud trükk

EESTI RIIKLIK KIRJASTUS
TALLINN 1962

59
F 37

Eesti NSV Põllumajandussaaduste Tootmise ja Varumise Ministeeriumi poolt lubatud kasutada õpikuna Eesti Põllumajanduse Akadeemias.

Kaane kujundas L. Kruusmaa.

Kmr
Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu
935

TEISE TRÜKI EESSÕNA

Loomade histoloogia esimese trüki ilmumisest on möödunud üle kuue aasta. Selle aja kestel on histoloogiline kirjandus rikastunud mitmesuguse uue materjaliga: valgusmikroskoopilistele uurimustele on lisandunud arvukad elektronoptilised uurimistööd ning jätkuvalt kasvav andmestik tsüto- ja histokeemia valdkonnast. Mainitud töödega tutvumisele ülemaailmses ulatuses on tõhusalt kaasa aidanud vahepeal meie maal ilmuma hakanud bioloogia-alane refereeriv perioodika. Need asjaolud tegid vajalikuks ja võimalikuks kõnesoleva töö väga ulatusliku ja mitmekülgse ümbertöötamise, korrigeerimise ning tema teksti paisutamise kõikide organsüsteemide osas. Et aga vältida õppevahendi liigset suurenemist, on endisest trükist mõned vähemolulised osad välja jäetud. Samal kaalutlusel puudub käesolevas trükis terminoloogiline sõnastik, mida võimaldas asjaolu, et enamik histoloogilisi termineid on esitatud 1959. aastal ilmunud «Üldhistoloogias». Uudseina on käesolevasse trükki paigutatud peatükid luude ja lihaste mikroanatoomiast. Terminoloogias on arvestatud uut (rahvusvahelist) anatoomilist nomenklatuuri.

Püüdes suurendada raamatu illustratsioonide demonstratiivsust ja maitsekust ühest küljest ning arvestades jooniste olulikkust morfoloogilises kirjanduses teisest küljest, on mitmed endistest illustratsioonidest ümber joonistatud või uutega asendatud ning endiste jooniste arvu on suurendatud ligikaudu saja võrra. Piltmaterjali hulgas on teadlikult rõhutatud üldistavate skeemide osatähtsust. Tekstis on endiselt püütud organite struktuurilist omapära siduda funktsionaalse tähendusega.

Käesoleva töö ettevalmistamisel on autorit abistanud kõik EPA histoloogia laboratooriumi töötajad: vanemlaborant kunstnik M. Juurup on kopeerinud, välja joonistanud või viimistlenud enamiku uutest illustratsioonidest, vanempreparaator V. Laas on käsikirja korduvalt ümber kirjutanud ning vanemõpetajad H. Kübar ja E. Lambur on kumbki valmistanud raamatu jaoks ühe koondjoonise. TRÜ histoloogia kateedri õppejõududest valmistas assistent T. Torpats õppevahendile ühe koondjoonise ja dotsent Ü. Arend ning meditsiiniteaduste kandidaat

K. Põldvere aitasid käsikirja üksikute peatükkidega tutvumisel sellest kõrvaldada mitmed ebatäpsused. Kõikidele mainitutele avaldan siirast tänu. Samuti tänan töö keelelist korrektorit M. Kindlamit, Eesti Riikliku Kirjastuse kunstilist toimetust illustratsioonide hoolika väljajoonistamise eest ja eriti mainitud kirjastuse põllumajandusliku kirjanduse toimetuse juhatajat H. Annust abi eest töö trükki toimetamisel.

Tartus, veebruarikuul 1961. a.

I. TEHVER

ESIMESE TRÜKI EESSÕNAST

Käesoleva õppevahendi taotluseks on kaasa aidata veterinaaria- ja zootehnikateaduskonna üliõpilastele kui ka kõrgema haridusega spetsialistidele samadelt erialadelt nende tutvumisel nõukoguliku erihistoloogiaga.

Nõukogude põllumajanduse areng sõltub suuresti tema suunajate üldteoreetilise baasi tugevusest. Loomorganismi insener ja konstruktor veterinaararsti või zootehniku näol suudab oma eesrindlikku osa sotsialistlikus ülesehitustöös täita vaid siis, kui ta tunneb oma «objekti» ehitust ja talitlust selle dünaamilisuses ja plastilisuses võimalikult igakülgselt ja põhjalikult. Selles mõttes ei oma siin käsitletav aine mitte üksnes ettevalmistuslikku ehk propedeutilist tähtsust, vaid seoses teiste üldteoreetiliste distsipliinidega (anatoomiaga, embrüoloogiaga, füsioloogiaga ja biokeemiaga) moodustab ta vältimatu baasi paljude rakenduslikkude küsimuste lahendamisel.

Vastavalt mitšuurinliku bioloogiateaduse iseloomule, mis rõhutab vormi ehk ehituse ja talitluse tihedat sõltuvuslikku kokkukuuluvust, ei käsitleta siinses töös (mis baseerub eeskätt vene ja nõukogude autorite uurimisandmestikul) organite mikrostruktuuri mitte üksnes morfoloogiliselt, vaid tihedas seoses nende talitluse, arengu ja ealiste muutustega kui ka otseste rakenduslikkude momentidega. Selline käsitlusviis teeb autori arvates kirjeldatavate struktuuride tähenduse mõistetavaks, kasvatab raamatu kasutajas transformistlikku mõttelaadi ja seob histoloogia õppeainena tihedamalt temale järgneva füsioloogia kursusega.

Käesolev töö erineb varematest samaalastest õppevahenditest mitte üksnes andmestiku suurema uudsuse ja aine käsitluse funktsionaalse ja dünaamilise kallaku poolest, vaid teataval määral ka esitusvormilt. Viimane erinevus avaldub teksti osas selles, et organsüsteemide kirjeldus on varustatud sissejuhatava üldiseloomustusega vastavate elundite ehitusest, talitlusest ning nende tähtsusest terviklikus organismis, ja teiseks selles, et õõnsate ehk torujate elundite ehitust esitatakse (seede-, hingamis-, kuse- ning suguorganite, samuti soonte süsteemi osas) mitte anatoomiliste

alajaotuste, vaid organeid moodustavate kestade alusel. Töö illustreerimisel on püütud senisest suuremal määral luua organist võimalikult terviklikku pilti kas organi ehituse ruumilise (kolmedimensioonilise) kujutamise teel või sel viisil, et pildid organi erinevatest ehituslikest osadest või komponentidest on paigutatud võimalikult ühele leheküljele või lähestikku. Et hõlbustada orienteerumist elundite struktuuriliste komponentide suhtes, on nende nimetused ehk legend kantud joonisega ühiselt klišeeritavale pinnale.

Tartu, mai 1954

J. TEHVER

ORGANITE EHITUSPRINTSIIP

Karakteerse kuju, asendi ja talitlusega makroskoopilist ehituslikku üksust organismis nimetatakse *organiks*. Nii on keel, hambad, magu, maks jt. seedeorganiteks, süda — vereringeorganiks, neerud — kuseorganiteks jne. Üldisema ülesande teenistuses seisev organite kogum moodustab *organite süsteemi* ehk *aparaadi*.

Enamikul organitest on selged piirid: nad on naabritega vaid kontaktis või kui ongi nendega kokku kasvanud, siis ei tungi üks organ teise sisse. Erandi sellest moodustavad ainult närvi- ja soontesüsteem: nad tungivad hargnevate paeljate või torujate struktuuridena kõikidesse organitesse ja kõikide ehituslikkude elementide juurde, milleta pole mõeldav nende funktsioon — reguleerida organite talitlust või varustada neid toitainetega. Vastavalt sellele leidub igas organis üksnes antud organile karakteerseid ehituslikke komponente ja teiseks selliseid, mis närvide ja veresoonte näol on ühised kõikidele organitele. See asjaolu on muu hulgas ka põhjuseks, miks erihistoloogias esmastena käsitletakse just tsirkulatsiooniorganite ehitust.

Organite mikroskoopiline ehitus on üksikasjus võrdlemisi mitmekesine, eriti kui arvestamata jätta lokomotoorse süsteemi organid (skeletilihased, luud, kõhred). Enamik erihistoloogias käsitletavaid organeid on ehitusprintsiibi alusel jaotatavad kahte rühma.

Ühe rühma moodustavad *näärmelised* või *näärmetaolised organid*. Siia kuuluvad seinavälised seedenäärmed (suured süljenäärmed, maks, pankreas), piimanääre, lisasugunäärmed isasloomadel (põisiknäärmed, eesnääre ja bulbouretraalnäärmed), neerud, sugunäärmed, kopsud ja ka endokriinorganid (epi- ja hüpofüüs, türeoidnääre, paratüreoidea, tüümus, suprarenaalnäärmed). Vastandina teisele rühmale võiksime neid nimetada *kompaktseteks organiteks*.

Teise rühma moodustavad torukujulised, *õõnsad organid*, milles organi ehituslikud elemendid on koondunud kontsentriliste kihtide näol tsentraalse valendiku ümber. Siia kuuluvad seede-

kanalit ning hingamis-, kuse- ja suguteid moodustavad organid, vere- ja lümfisooned, kere- ja liigeseõõnte sein. Järgnevalt iseloomustame kummagi organite rühma ehitusprintsiipi.

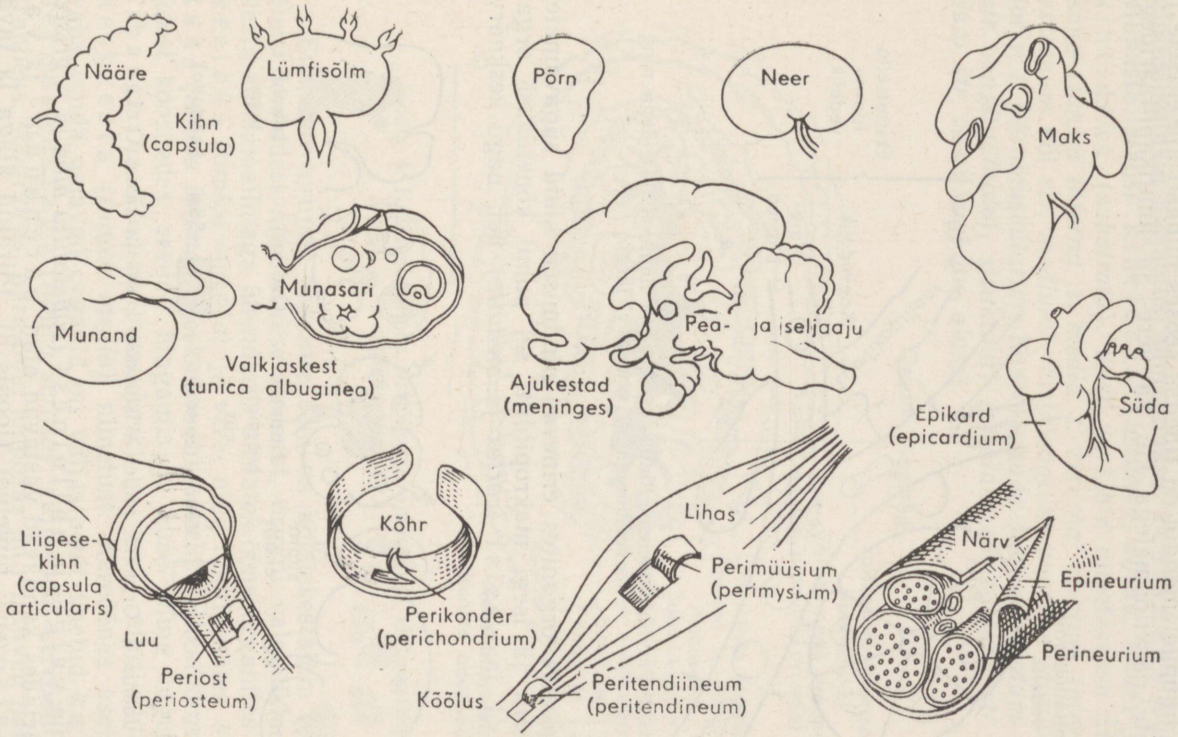
KOMPAKTSED ORGANID

Näärmelistes ja näärmetaolistes kui ka paljudes teistes pehme konsistentsiga organites (süljenäärmetes, maksas, neerudes, munandites, endokriinorganites, lümfisõlmedes, põrnas) eristatakse organit väljastpoolt katvat kihnu ehk kapslit (*capsula*) ja organisisest sidekoelist sarda ehk interstitsiaalkude (joonis 1). 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 vaherüumides (silmades) asetsevad organi talitlust kandvad elemendid mitmekujuliselt rühmitununa; vastandina interstitsiaalkoele kannab nende kogum näärmelistes organites tavaliselt parenhüümi nimetust (põrnas nimetatakse intertrabekulaarset pehme konsistentsiga kude pulbiks; pulbiks nimetatakse ka hambaõõnt täitvat pehmet kude).

Organi sidekoeline väliskate koos organisisese sarraga piirab organit väljastpoolt, liidab ta ühtseks morfoloogiliseks 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, parenhüümielementide vahele, siis eristatakse plaatidest või põrkadest moodustuva interlobulaarse sidekoe kõrval veel intralobulaarset ehk intraparenhümatoosset sidekude ehk stroomat. Vereloomeorganites on viimane esindatud retikulaarse koe näol.

Inter- ja intralobulaarse sidekoelise sarra kaudu kulgevad parenhüümielementide juurde vere- ja lümfisooned ning närvid; nende tüved kasutavad peamiselt interlobulaarset sidekude, kuid üksikutes näärmetes (süljenäärmed) paiknevad suuremad vereja lümfisooned koos näärmejuhaga ka sagarikkude sees. Paljudes näärmetes sisaldavad kihn ja põrgastik erineval määral sileliha-sekiude; eriti rikkalikult esineb neid aktsessoorsetes sugunäärmetes ja (loomadel) põrna kihnus ning põrkades; siin aitavad nad kaasa näärmenõre või (põrnas) organisisese vere väljutamisele.

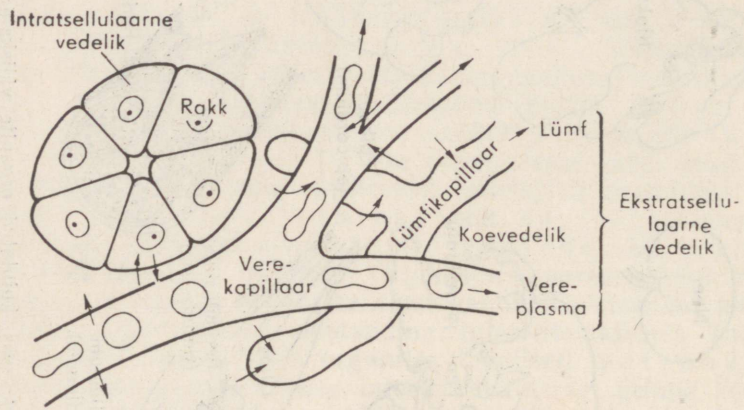
Parenhüümielementideks on näärmelistes organites epiteelirakud. Rühmitudes moodustavad nad viimasüsteemiga seostuvaid näärmetuubuleid või alveoole. Üldiselt aga tingib näärmeliste



Joonis 1. Organite väliskatete nimetused. (Orig.) Ülemises reas kujutatud organite väliskate kannab üldiselt kihnu nimetust.

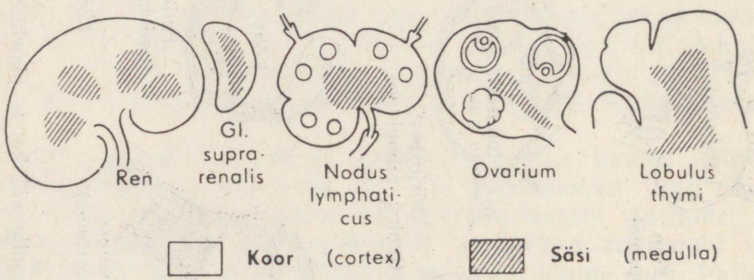
organite ehituslikku mitmekesisust just parenhüümkoe ehitus, nagu seda näeme edaspidi üksikorganeid iseloomustades.

Parenhüümielemendid on tihedas seoses niihästi aferentsete ja eferentsete närvilõpmetega kui ka vere- ja lümfikapillaaridega (joonis 2).



Joonis 2. Parenhüümielementide seos vere- ja lümfikapillaaridega ning koevedelikuga. (C o w d r y' järgi.)

Teatavates organites erinevad pindmised kihid sügavamatest struktuurilt ja isegi makropildilt; sel puhul kõneldakse organi k o o r e s t ja s ä s i s t (*cortex* ja *medulla*) või, nagu kesknärvi-

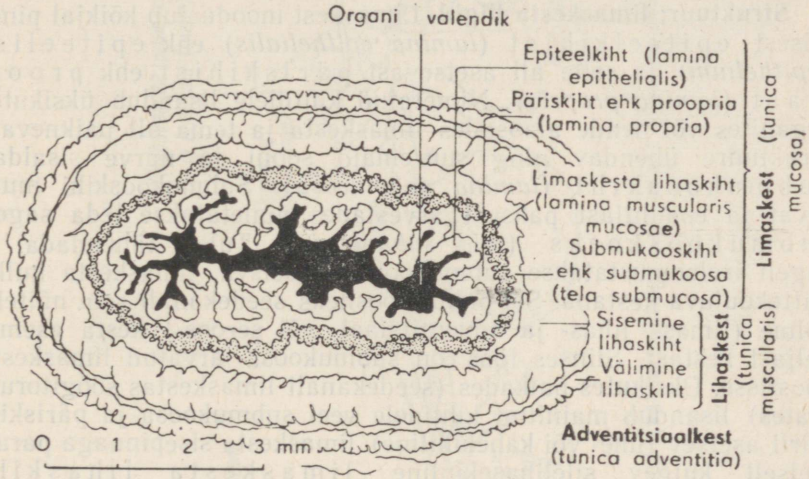


Joonis 3. Organid, milles eristatakse koort ja säsi. (O r i g.)

süsteemis, v a l g e- ja h a l l a i n e s t (*substantia alba* ja *s. grisea*); munasarjades kannavad vastavad alad p a r e n h ü ü m- ja v a s k u l o o s t s o o n i nimetust (joonis 3). Piiratud alaga ja tavaliselt lohustunud paika organi pinnal, mille kaudu organisse tungivad veresooned ja närvid ning mille kaudu väljub näärmejuha, nimetatakse organi v ä r a t i k s (*hilus*; maksas *porta*).

TORUJAD ORGANID

Torujatel organitel on kihiline ehitus. Kihistuse kõige ulatuslikumaid alajaotusi nimetatakse kestadeks (*tunicae*) ja viimaste alaosi kihtideks (*laminae, strata, telae*) või alakihtideks (*substrata*). Kesti ja kihte nimetatakse nende asukoha (*tunica interna, t. media, t. externa*; *stratum internum, str. externum* või *str. medium*), histoloogilise koostise (*tunica muscularis, t. fibromuscularis*), lihasekiudude suuna (*stratum circulare, str. longitudinale*), struktuuri (*stratum compactum, str. granulosum, str. vasculare*) jne. alusel.



Joonis 4. Kassi söögitoru ristlõige toruja organi ehitusprintsiibi näitena. (Orig.)

Enamiku torujate organite sein on kolmekestaline (joonis 4). Neist kestadest nimetatakse sisemist, organi valendikku piiravat kesta välismaailmaga ühenduses olevates õõnesorganites limaskestaks (*tunica mucosa*) ja vere- ning lümfisoontes sisekestaks (*tunica intima*). Keskmine ehk vahelmine 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 (näiteks trahheas, söögitorus, pärasoole lõpposas jm.) liituvad nad naaberorganitega samuti nagu vere- ja lümfisoonedki adventitsiaalkesta (*tunica adventitia*) kaudu. Järgnevalt iseloomustame limas-, lihas- ja serooskesta üksikasjalikumalt.

Limaskest (*tunica mucosa*)

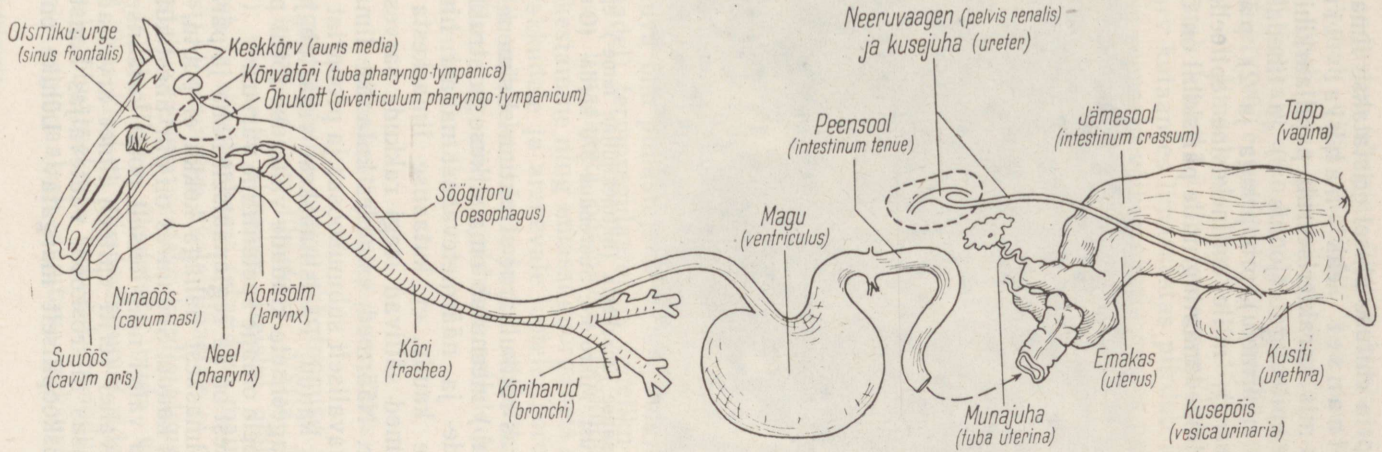
Limaskestaks nimetatakse välismaailmaga seostuvate õõnesorganite (sidekoelis-epiteliaalse struktuuriga) sisekatet (joonis 5). Vastavalt öeldule esineb ta torujates (õõnsates) seede-, hingamis- ja kuse- ning suguorganites, hingamisteedega (ninaõõnega) kommunitseeruvates kolju-urgetes, faarünksiga seostuvas keskkõrvas, silmalau sisepinnal ja suuremates näärmejuhades (udaratsisternis, sapijuhades, sapipõies, pankreasejuhas, parotiidjuhas, pisarakanalis jm.). Loomulikkude keha-avade (sõõrmed, suuava, pärakuava, häbemepilu, uretraalava peenise tipul, nisakanali ava) kohal läheb limaskest üle nahaks.

Struktuur; limaskesta liigid. Limaskest moodustub kõikjal pindmisest epiteelkihist (*lamina epithelialis*) ehk epiteelist (*epithelium*) ja selle all asetsevast päriskihist ehk proopriast (*lamina propria*). Nimetatud kihtidele lisandub üksikutes organites või nende alaosades limaskesta ja tema all paiknevaid struktuure ühendav ning suuremaid sooni ja närve sisaldav submukooskiht (*lamina submucosa*). Submukooskihi muutuvat ja ebaühtlast paksust arvestades nimetatakse teda sageli submukooskoeks (*tela submucosa*). Tuleb tähendada, et sageli iseloomustatakse submukoosat iseseisva, limaskesta hulka mittekuuluva kestana. Sel puhul koosneks seedekanali sein näiteks kolme (limas-, lihas- ja adventitsiaal- või seroos-) kesta asemel neljast kestast. Siinses töös on submukoosa arvatud limaskesta koostisse. Üksikutes paikades (seedekanali limaskestas söögitorust alates) lisandub mainitud kihtidele veel submukoosa ja päriskihi piiril asetsev (ühe- või kahekihiline) limaskesta sisepinnaga paralleelselt kulgev silelihasekiuline limaskesta lihaskiht (*lamina muscularis mucosae*); hingamisteedes on võrreldavaks moodustiseks elastne pikikiudkiht. Mujal (eriti kuseteedes) on päriskihi ja submukoosa piir vähem selge, olles põhjustatud üksnes naaberkihtide erinevast struktuurist ja submukoosa regiooniti erinevast paksusest. Submukoosa on proopria liikuvust võimaldavaks aluskoeks; üksikutes paikades (ninaõõnes, emakas jm.) võib submukoosa hoopis puududa.

Limaskesta kihtide vastavus naha kihistusele on esitatud järgnevas:

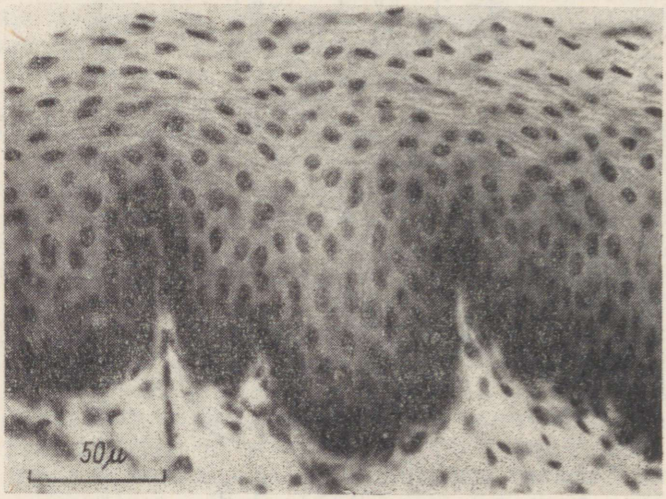
Limaskest	Nahk
1. Epiteel	1. Epidermis
2. Proopria ehk päriskiht	2. Koorium ehk pärisnahk
3. Submukoosa	3. Subkuutis ehk alusnahk

Võimalikule ehituslikule mitmekesisusele vaatamata erineb limaskest nahast põhiliselt vaid karvade ja naha- (rasu- ja higi-) näärmete puudumise poolest.



Joonis 5. Limaskestaga kaetud (välismaailmaga seostuvad) õõnesorganid. (Orig.)

Epiteeli ja proopria ehituse alusel eristatakse limaskesta kahte alaliiki: 1) kutaanset ehk nahkjat limaskesta (*mucosa cutanea*), mis karakteriseerub papillaarkihile kinnituva mitmekihilise lame-epiteeliga (joonis 6) ja tihedakiulise ning sitke (ja tavaliselt näärmetu) proopriaga ja 2) pärislimaskesta (*mucosa vera*), mille mitmekesine epiteelkate ei esine mitmekihilisena ja lamedana ning mille päriskihil on õrn, kiudude-



Joonis 6. Kutaanse limaskesta (mitmekihiline lame-) epiteel kassi söögitorust. Mikrofoto. Suurendus 370 korda. (Orig.)

vaene ja rakkuderikas retikulaarne struktuur. Esimene neist (nagu nimetusestki järeldub) meenutab oma sitkuse ja struktuuri poolest nahka, olles karvade- ja näärmetevabast nahast histoloogiliselt eristatav vaid selle kaudu, et kutaanse limaskesta pindmistes rakkudes tuumariismed säilivad isegi rakkude sarvestudes, mida epidermises ei esine. Näärmed, esinedes kutaanse limaskesta piirkonnas, paiknevad tavaliselt submukoosas ja proopriat läbivad nad üksnes oma juhade kaudu. Pärislimaskest vigastub juba nõrgast puudutusest ja kollageensete kiudude vähesuse tõttu puudub tema prooprial kiudsidekoele omane spetsiifiline värvus.

Kutaanne limaskest on ka regionaalselt naha ja pärislimaskesta vahendajaks; pärislimaskest nahaga kokku ei puutu, vaid üksnes kutaanse limaskesta kaudu. Seejuures on piir ühest küljest naha ja kutaanse limaskesta vahel ning teiselt poolt kutaanse limaskesta ja pärislimaskesta vahel (eriti epiteeli ilmet arvestades) suhteliselt terav, juba ainsas mikroskoobi vaateväljas konstateeritav ja enamasti ka makroskoopiliselt märgatav. Lühike on kutaansest

limaskestast moodustuv rõngjas üleminekuala söörmeis, pärakus ja häbemepilu kohal, väga ulatuslik aga seevastu seedekanali algusosas: siin lõpeb tema piir alles söögitoru makku suubudes (inimesel, kassil, koeral), mao kardiaalses osas (seal), umbes mao keskkohal (hobusel) või eesmagude ja libediku piiril (ruminantidel). Eriti selge on limaskesta kummagi liigi piir hobuse maos, kus teda märgistab kurdääris (*margo plicatus*).

Kihistuste arv kutaanses limaskestas piirdub ülalnimetatutega. Pärislimaskestas seevastu võib proopria mõnes paigas omada edasisi kihistusi. Nii on lugu pärislimaskestaga maos ja sooles, kus limaskesta pindmist, näärmeid sisaldavat osa nimetatakse näärmekihiks (*stratum glandulare*) ja selle all paiknevat kihti subglandulaarkihiks (*stratum subglandulare*). Viimases eristatakse omakorda limaskesta lihaskihi vastas asetsevat tihedakiulist ja rakuvaest kompaktset kihti (esineb kassi maos ja koera peensooles) ning rakurikast granulooskihti (*stratum granulosum*) (esineb koera peensooles). Mõnevõrra erinev ehitus ja erinevad kihtide nimetused on limaskestal isaskusitis (ureetra pelviinses ja peeniseosas). Veresoontevaesele proopriale järgneb siin rikkalikku veenipõimikut sisaldav vaskulooskiht (*stratum vasculosum*) ja kõige sügavamal asetsev näärmekiht (*stratum glandulare*).

Limaskesta ülesanded on väga mitmekesised. Seedekanalis toimib ta mehaanilise kaitseülesande kõrval (pärislimaskesta osas) peamiselt sekretoorse ja resorptiivse kestana, hingamisteedes kopsudesse suunduva õhu puhastajana ja soojendajana kui ka (lõõtsutavatel loomadel) termoregulaatorina vedeliku aurustamise teel. Kuseorganeis on limaskesta peamiseks ülesandeks uriini tagasiimendumise tõkestamine ning emassuguorganeis soodsa keskkonna loomine sugurakkudele ja arenevale lootele. Toruja organi ehituslik ja talitluslik mitmekesisus kajastub eeskätt limaskestas, mispärast edaspidises organite kirjelduses sellele kestale kõige rohkem tähtsust ja ruumi antakse.

Lihaskest (*tunica muscularis*)

Torujate organite seina pinge ehk toonuse ja liigutuslikkude reaktsioonide kandjaks on lihaskest. Välja arvatud söögitoru (ruminantidel) või selle algusosa (teistel põllumajandusloomadel), moodustub ta silelihaskoest (erandina mainitud paigus vöötlihasekiududest). Vastandina skeletilihastele ei ole lihasekiud siin koondunud üksteisest eristatavateks, kindla alguse ja lõpuga struktuurseteks ja talitluslikeks üksusteks, mida võiksime nimetada lihasteks, vaid lihasekiud on siin koondunud sidekoe erineva hulga varal iseseisvaks õhukeseks ja lamedaks moodustiseks — lihaskestaks, mis regionaalselt muutuva paksusega jätkub toruja

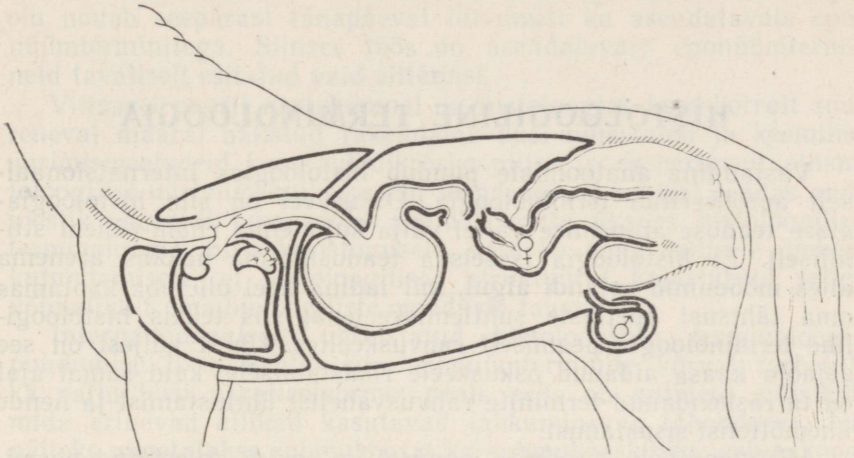
organi kogu ulatuses (joonis 4). Talitluse osas erineb lihaskest skeletilihastest liigutuste aeglusega ja sellega, et lihaskesta liigutused ja toonuse muutused organismi suvale ei allu; motoorsed (eferentsed) impulsid kanduvad lihaskestale vegetatiivsete närvikiudude kaudu.

Tavaliselt ümbritseb lihaskest torujat organit ümberringi (trahheas esineb lihaskude vaid dorsaalselt), kusjuures teda moodustavad lihasekiud on ülekaalukalt orienteerunud tsirkulaarselt (rõngjalt) ja longitudinaalselt. Nii ühe kui teise suunaga lihasekiud on lihaskestas koondunud eri kihtideks, kusjuures seedeorganites ja enamasti ka kuse- ning suguorganites on tsirkulaarne kiht (*stratum circulare tunicae muscularis*) sees- ja longitudinaalne kiht (*stratum longitudinale t. m.*) väljaspoolse asendiga. Tsirkulaarse ja longitudinaalse lihaskihi vahele jääb sidekoeline intermuskulaarne kiht (*stratum intermusculare*), mis seedeorganites sisaldab vegetatiivset (intramuraalset) närvipõimikut (intermuskulaarset pleksust) ja mis sea ja mäletsejaliste emakas on suuremate veresoonte asukohaks. Söögitorus ja eriti bronhides on lihasekiudude asend vastassuunaliselt (paremale ja vasakule kulgevalt) spiraalne. Vähem ilmekalt (spiraalide vähese tõusu tõttu) esineb lihasekiudude või -kimpude spiraalne kulg ka mujal. Lihasekiudude tiheda asetuse korral lihaskestas eraldab neid üksteisest ja seob isekeskis vaid retikuliinkiududest moodustunud võrgustik. Teatavates paikades (näiteks sapipõies ning hobuse kuse- ja suguorganites) seevastu esineb lihasekimpude vahel hulgaliselt kiulist sidekude; viimasel juhul nimetatakse lihaskesta sageli fibromuskulaarkestaks. Hobuse ja sea jämesooles on lihaskesta longitudinaalne väliskiht teatavates alades koondunud (2—4) soolepaelteks (*taeniae*).

Serooskest (*tunica serosa*)

Serooskestaks ehk kelmeks nimetatakse perikardiaal-, rinna-, kõhu- ja vaagnaõõne ning neis paiknevate organite vabal pinnal asetsevate sidekoelis-epiteliaalset katet, mis anatoomias kannab erinevaid (topograafilisi) nimetusi (rinnaõõnes pleura, kõhu- ja vaagnaõõnes peritoneum, südamel epikard), kuid mis ehitusprintsiibilt ja funktsioonilt moodustavad terviku. Serooskestast piiratud õõsi nimetatakse seroosõõnteks (joonis 7). Rinnaõõnt kaheks pleuraõõneks jaotavat pleura kaksiklehte nimetatakse mediastiinumiks ehk keskseinandiks ja soolt või magu (dorsaalse) kõhuseinaga ühendavat serooskesta (peritoneumi) kaksiklehte koos nende vahel asetseva sidekoe, veresoonte ja närvidega keskmeteks ehk mesenteeriumiks (maoga ühenduvat rasvikuks) ning emaka puhul emaka laisidemeks ehk laikurruks (*lig. latum uteri*).

Serooskest koosneb: 1) mesodermaalse päritoluga ühekihilisest lame-epiteelist ehk mesoteelist moodustunud epiteelkihist (*lamina epithelialis tunicae serosae, mesothelium*), 2) kollageensetest ja elastsetest kiududest ning nende vahel asetsevatest rakkudest (fibrotsüüdid, histiotsüüdid, plasmarakud, retikulaarsed



Joonis 7. Serooskesta esinemispaigad: perikardiaalõõs ja suured kereõõned (märgitud jämeda joonega). Viirutatud aladel on organ kaetud adventitsiaalkestaga. (Orig.)

rakud jt.) koosnevast päriskihist (*lamina propria tunicae serosae*) ja 3) serooskesta liikuvalt seostunud kohtades (enamik parietaalsest peritoneumist, osaliselt ka kostaalpleura) subserooskihist ehk subserooskoest (*tela subserosa*). Subserooskiht on kõhu- ja vaagnaõõne piirkonnas rasva ladestumise paigaks.

Serooskesta üksikasjalikuma kirjelduse esitame seedeorganite peatükis.

HISTOLOOGILINE TERMINOLOOGIA

Vastandina anatoomiale puudub histoloogias internatsionaalselt aprobeeritud terminoloogia. Oskuskeel on siin histoloogia-alase teaduse arenemise vältel välja kujunenud enam-vähem stiihiliselt. Et histoloogia iseseisva teadusharuna hakkas arenema alles möödunud sajandi algul, mil ladina keel oli juba kaotamas oma tähtsust õpetlaste suhtlemiskeelena, siis tekkis histoloogiline terminoloogia peamiselt rahvuskeeltes. Ühest küljest on see asjaolu kaasa aidanud oskuskeele rikastamisele, kuid samal ajal on ta raskendanud terminite rahvusvahelist ühtlustamist ja nende ühemõttelist sisustamist.

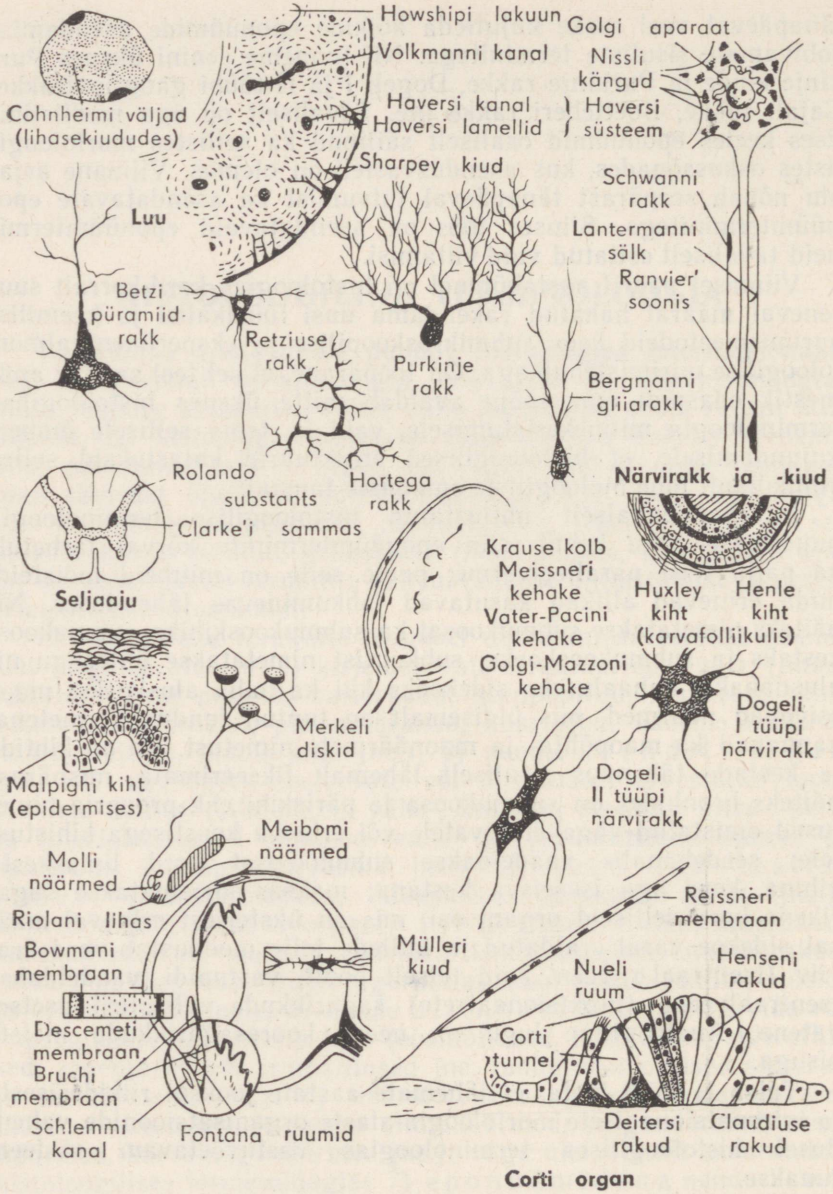
Histoloogiliste terminite loomisel on senini arvestatud peamiselt järgmisi aluseid: 1) kirjeldatavate struktuuride kuju (lihaskäävid, põrna põrgad, sarikrakud, seenpapillid, kepikesed, kolvikesed, karikrakud, püramiidrakud, kaartsoon, näärme kaelosa, näärme kitsus, läätse kiud jne.); 2) nende asendit või paigutust naabruses asetsevate või nimetustes arvestatud moodustiste suhtes (silmamuna välis-, kesk- ja sisekest, intra-, peri- ja interlobulaarsed sapiteed, endo- ja perimeetrium, epiteel ja epidermis, subkapsulaarveenid jne.); 3) nende füüsikalist ilmet (klaasmembraan, klaaskeha, sarvkest, email jne.); 4) nende (või vastava organi) funktsiooni (maitsmisrakud, maitsmiskarikad, maitsmisnäärmed, kuulmiskeeled, kuulmisrakud, reetina optiline osa, idukiht, germinatiivsed rakud, lümfo-, müelo- ja erütroblastid jne.); 5) nende afiinsust teatavate värvide või impregneerivate ainete suhtes (eosinofiilsed, basofiilsed, siderofiilsed, argentafiinsed, kromafiinsed jne. rakud, osmiofiilsed sõmerad ja membraanid jne.); 6) näärmerakkude puhul nende sekreedi füüsikalis-keemilist iseloomu (limanäärmed, valgunäärmed, rasunäärmed, kõrvavaigunäärmed jne.); väga ulatuslikult kasutatakse histoloogilises terminoloogias 7) eponüümidena nende teadlaste nimesid, kes vastavaid struktuure on esimestena üksikasjalikumalt kirjeldanud; tavalisemad sellistest nimetustest on esitatud koos vastava struktuuri skeemiga joonisel 8. Teatavasti on autorite nimed eponüümidena makroanatoomilisest internatsionaalsest nomenklatuurist kõrvaldatud, kuid histoloogias on

tänapäeval veel raske kujutleda kõikide eponüümide asendamist sobivamate sisuliste terminitega. Nii tunneme senini üksnes Purkinje kiude ja Purkinje rakke, Dogeli I ja II tüübi ganglionirakke, Cajali rakke, Boettcheri rakke jne. Tavaliselt on aga meditsiinilises keeles eponüümid osaliselt säilinud ka sellistes morfoloogilistes oskussõnades, kus asendusvasted on olemas. Viimane asjaolu nõuab seepärast tänapäeval tutvumist ka asendatavate eponüümterminitega. Siinses töös on asendatavaid eponüümtermineid tavaliselt esitatud vaid viitamisi.

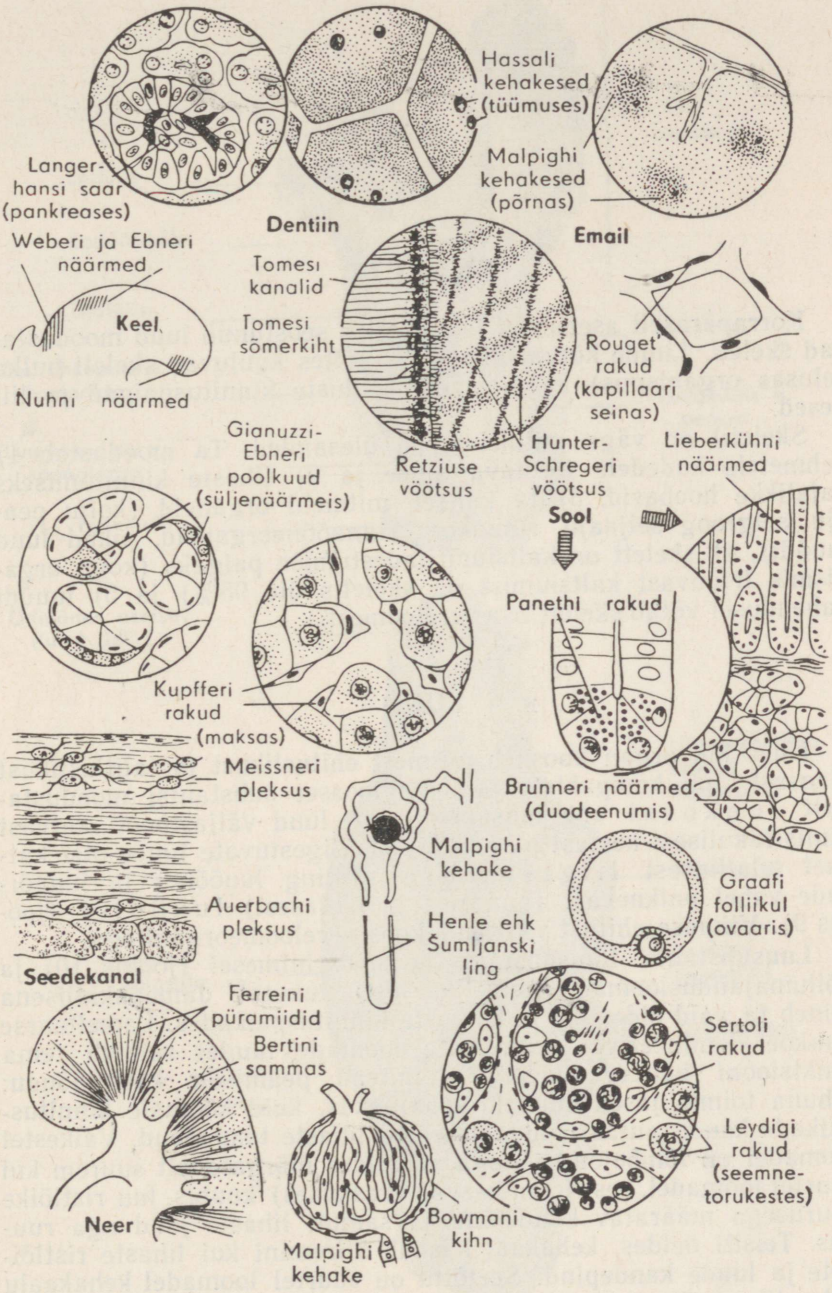
Viimasel paaril aastakümnel on histoloogias kord-korralt suureneval määral hakatud rakendama uusi füüsikalisi ja keemilisi uurimismeetodeid koos submikroskoopilise ja eksperimentaalmorfoloogilise uurimistehnikaga. On tõepärane, et sel teel saadav andmestik edaspidi oma mõju avaldab mitte üksnes histoloogilise terminoloogia mitmekesistumisele, vaid ka tema sellisele ümberkujundamisele, et histoloogilised struktuurid kajastuksid selles võimalikult oma bioloogiliste omaduste taustal.

Internatsionaalselt ühtlustatud histoloogilise terminoloogia puudumise tõttu kehtib siin eponüümterminite kõrval tarbetult ka palju teisi paralleelvorme; peale selle on mitmeid mõisteid, mida erinevad allikad kasutavad lahkuminevas tähenduses. Nii näiteks nimetatakse submukoosat ka submukooskihiks, submukooskestaks ja submukooskoeks; subkuutist nimetatakse ühteaegu nii alusnahaks, nahaaluseks sidekoeks kui ka naha aluskoeks; maos esinevad näärmed, mis üldisemalt on tuntud fundusnäärmetena, kannavad ka maopõhja- ja maonäärmete nimetust. Ka on kihtide ja kestade tähendus sisuliselt lähemalt fikseerimata, mispärast näiteks bronhides on submukoosa ja päriskihi ehk proopria nimetused omistatud väga erinevatele või erineva koostisega kihistustele; seedekanalis vaadeldakse submukoosat kord limaskesta kihina, kord aga iseseisva kestana; maksas kirjeldatakse sagarikena kord selliseid organi osi, mis on üksteisest erineval määral sidekoe varal eraldatud ja millede telje moodustab verd äraviiv (tsentraal-) veen, kuid teiselt poolt, vastupidi, vaadeldakse tsentraalveene (funktsionaalsete) sagarikkude välispiiril asetsevatena. Analoogiline lugu on neeru kooresagarikkude mõiste sisuga.

Tuleb ja võib loota, et lähemate aastate jooksul riikidesiseste ja internatsionaalsete morfoloogia-alaste organisatsioonide vahendusel histoloogilises terminoloogias vastuvõetavam süsteem luuakse.



Joonis 8. Histoloogilises nomenklatuuris kasutatavad isikunimed (eponüümid). Järg vastasleheküljel.
(Skeemi koostanud assistent T. Torpats.)


Langerhansi saar (pankreases)
Hassali kehakesed (tüümuses)
Malpighi kehakesed (põrnas)
Dentiin
Email
Weberi ja Ebneri näärmed
Keel
Nuhni näärmed
Tomesi kanalid
Tomesi sõmerkiht
Rouget' rakud (kapillaari seinas)
Retziuse vöötsus
Hunter-Schregeri vöötsus
Gianuzzi-Ebneri poolkuud (süljenäärmeis)
Lieberkühni näärmed
Sool
Panethi rakud
Kupfferi rakud (maksas)
Meissneri pleksus
Brunneri näärmed (duodeenumis)
Malpighi kehake
Graafi folliikul (ovaaris)
Auerbachi pleksus
Henle ehk Šumljanski ling
Seedekanal
Ferreini püramiidid
Bertini sammas
Sertoli rakud
Leydigi rakud (seemnetorukestes)
Neer
Bowmani kihn
Malpighi kehake

SKELETT

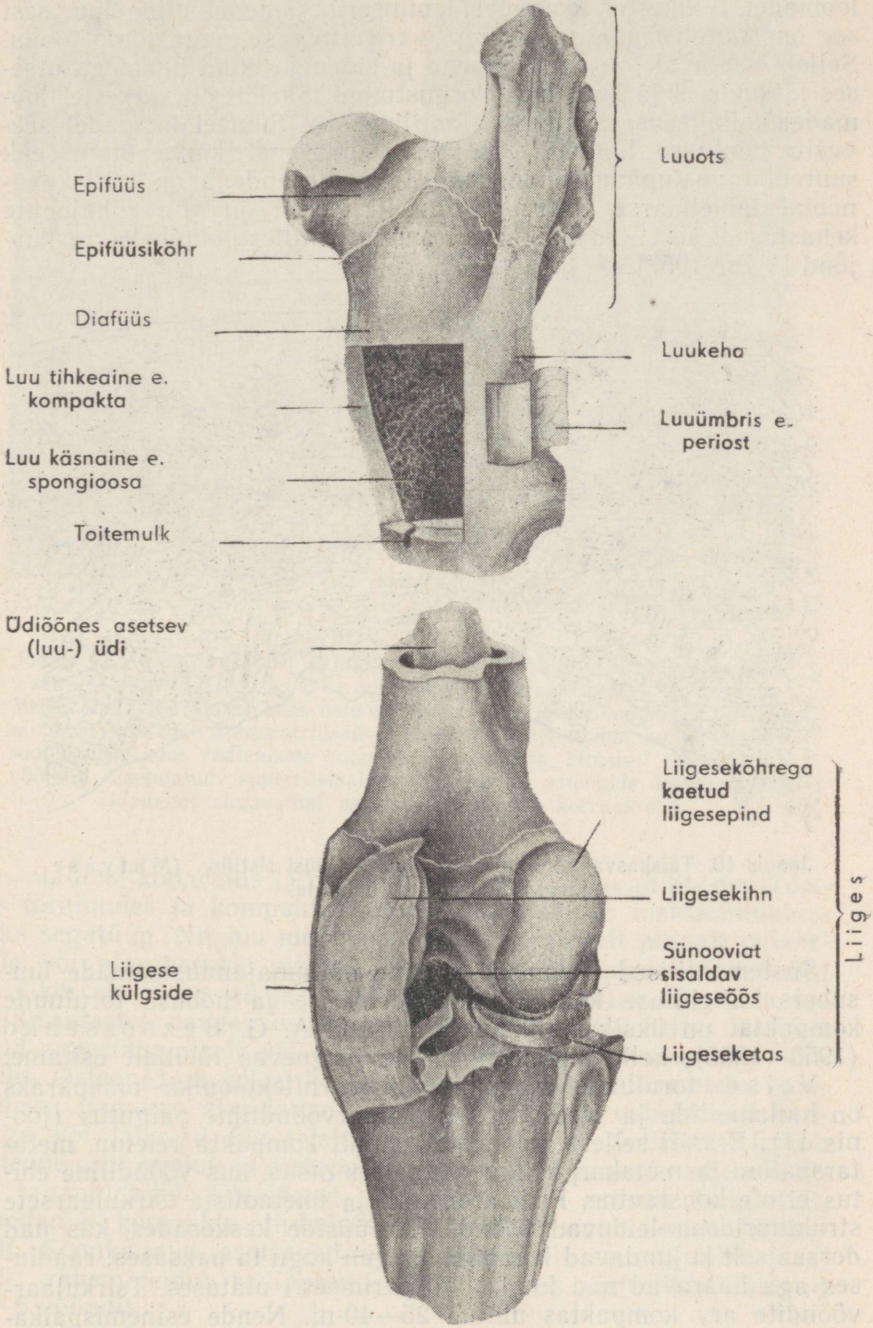
Korrapäraselt asetsevad ja isekeskis seostunud luud moodustavad skeleti. Luude kõrval kitsamas mõttes kuuluvad skeleti hulka (elusas organismis) ka sidemed, kõõluste kinnituspaigad ja liigesed.

Skeletil on väga mitmekesised ülesanded. Ta moodustab 1) pehmetele kudedele toestava aluse ja 2) lihaste kinnitumiseks vajalikke hoobasid, 3) ta kaitseb mitmeid organeid (kolju peaaju, selgroog seljaaju, rinnakorv rinnaõõneorganeid, pikad luud luuüdi), 4) skelett on kaltsiumi ladestumise paigaks (kogu organismis leiduvast kaltsiumist on skeletis üle 95%) ja 5) luuüdi vahendusel võtab skelett osa vereloomest.

LUUD

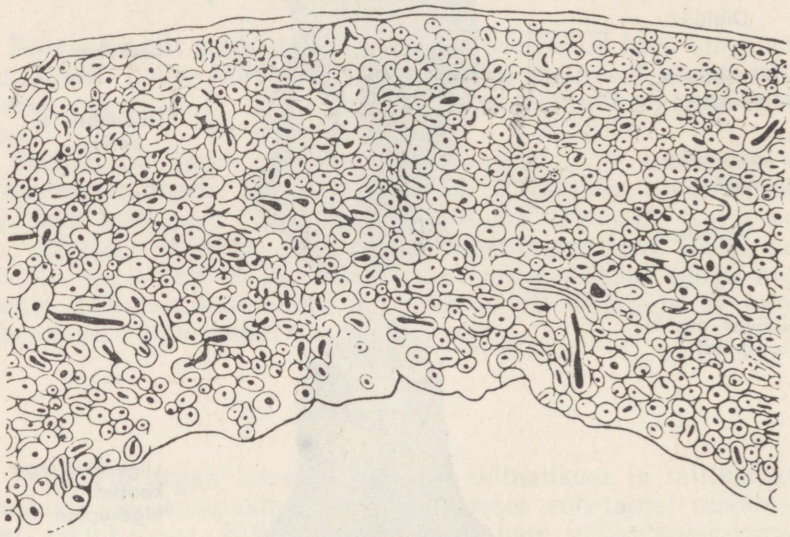
L u u kui organ koosneb mitmest ehituslikust ja talitluslikust osast: luu kompaktset ja spongioosset substantsi moodustavast l u u k o e s t ehk luusubstantsist, luud väljastpoolt katvast kiulis-rakulisest kestast p e r i o s t i s t, liigestuvate luude otsi katvast hüaliinsest l i i g e s e k õ h r e s t ning luuõõnes ja luupõikade vahel paiknevast (punasest ja kollasest) l u u ü d i s t (joonis 9). Viimase ehitust vaatleme koos vereloomeorganitega.

Luusubstants. Luusubstants koosneb inimesel (joonis 10) ja põllumajandusloomadel lamellaarsest luukoest. Jämedakiulisena esineb ta vaid sidemete ja kõõluste kinnituspaikades. Lamellaarse luukoe domineerivus suuremate loomade luudes seletub tema funktsiooni kaudu. Skeletile toimivad peamiselt kaks jõudu: rõhuna toimib jäsemeluudele keharaskus, kuid kõõluste kinnituspaikade kaudu antakse luudele edasi lihaste tõmbejõud. Väikestel loomadel on tõmbejõud rõhuga võrreldes märgatavalt suurem kui suurtel loomadel, sest loom kasvab (raskuses) kuubis, luu ristlõike suurusega määratav kandejõud ja samuti lihaste jõud aga ruudus. Teisiti öeldes, kehakaal kasvab kiiremini kui lihaste ristlõigete ja luude kandepind. Seetõttu on suurtel loomadel kehakaalu suhe lihastejõuga ja skeleti talumisjõuga suurem kui väikestel



Joonis 9. Luu ja liigese osad. (Orig.)

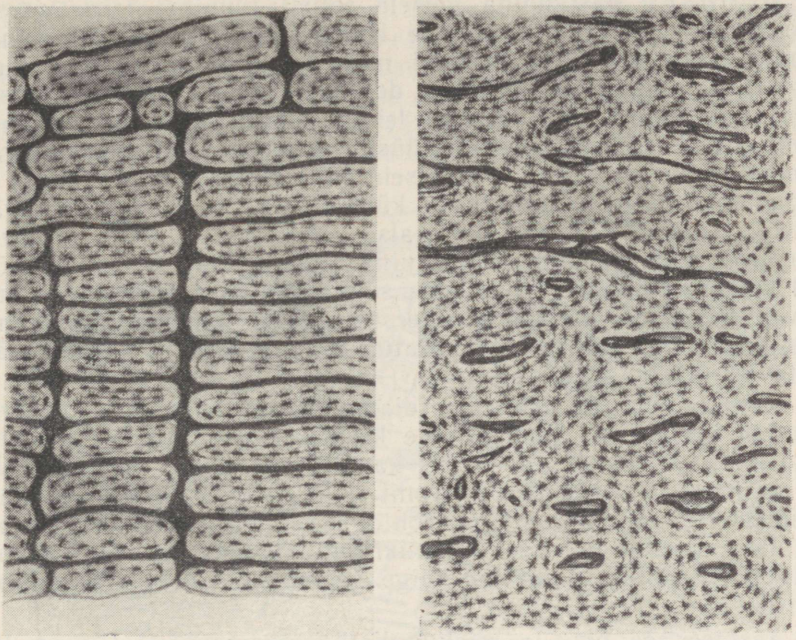
loomadel. Väikestel loomadel domineerib jämedakiuline luu, sest see on suutelisem absorbeerima varieeruva suunaga tõmbejõudu. Sellele vastavalt on siin kõõluste ja sidemete kiud luukoega otseses jätkuvuses ja kiud luus võrgustunud. Skelett on väikestel loomadel kollageense süsteemi staatiline osa. Suurtel loomadel seevastu nõutakse luudelt esmajoones suuremat kandevõimet ehk suuremat vastupanu rõhumisele. Selle ülesandega on eriti kohanenud lamellaarse ehitusega luu. Osteonid on siin rõhujoonte kehastused, sest nad paiknevad suunas, milles toimib ka raskusjõud (Vis, 1957).



Joonis 10. Täiskasvanud inimese reieluu diafüüsi ristlihv. (Matyàse järgi.) Suurendus 10 korda.

Süstemaatilised uurimised kõikide põllumajandusloomade luusubstantsi ehituse kohta puuduvad. Veise ja hobuse toruluude kompaktat on üksikasjalikumalt uurinud A. G. Beznossenko (1950—1955), kelle andmestikku me järgnevas lühidalt esitame.

Veise toruluude kompakta histoarhitektoonika omapäraks on luulamellide ja veresoonte tsirkulaarvööndiline paigutus (joonis 11). Erandi sellest moodustab ainult kompakta reieluu, metatarsaalluu ja metakarpaalluu distaalses otsas, kus vööndiline ehitus ei ole konstantne. Eriti arenenult ja ühetaoliste tsirkulaarsete struktuuridena leiduvad vööndid diafüüside keskosades, kus nad dorsaalselt kujundavad kompakta sageli kogu ta paksuses; raadiuses aga haaravad nad luud kogu perimeetri ulatuses. Tsirkulaarvööndite arv kompaktas ulatub 25—40-ni. Nende esinemispaika-



Joonis 11. Veise (vasakul) ja hobuse (paremal) õlaluu diafüüsi mediaalseina ristlihvid. (A. G. Beznossenko järgi, ümberjoonistatud.) Veisel mainitud õlaluu osas osteonid puuduvad. Kogu kompakta ulatuses esinevad lamellide kontsentrilised vööndid ja nende vahel kontsentrilised soonkanalid koos radiaalsete soonanastomoosidega. Hobusel on lamellide vööndid asendatud superfitsiaalses kompaktas osteonide tsirkulaarsete ridadena; sügavamal asetsevad osteonid korrapäratult.

des õlaluus, kodarluus ja reieluus osteonid puuduvad hoopis. Teistes toruluudes ja kompakta teistes alades esineb histoarhitektoonika segatüüp. Nii luu mediaalselt või lateraalselt pinnalt volaarsele või plantaarsele pinnale üle minnes tsirkulaarsed vööndid kord-korralt õhenevad ja asenduvad osaliselt osteonidega. Luude epifüsaarsetes osades esineb tsirkulaarvööndiline ehitus üldiselt vaid superfitsiaalselt või harvemini kompakta vahepealsetes kihtides. Osteonid on veisel koondunud samuti tsirkulaarseteks tsoonideks; nad kas asendavad tsirkulaarvööndeid, vahelduvad nendega või lähevad üle teisteks struktuurideks. Sellistena leidub osteone eriti reieluu ja metapoodiumi luude distaalsete osade külg- ja tagapindadel. Ülejäänud paikades leidub osteone hajutatult, tihedamalt kompakta pindmises osas ja hõredamalt perimedullaarselt. Soonkanalid asetsevad veisel peamiselt samuti tsirkulaarselt; vähem leidub radiaalseid kanaleid, mis järjestikku läbivad 5—6 vööndit.

Hobusel vastandina veisele sellist tüüpilist tsirkulaarset vööndilisust jäsemete toruluude kompaktas ei esine või esineb ainult katkendlikult ja mitmeti moondunud kujul õlaluus ning kodarluu, reieluu ja sääreluu dorsaalse pinna superfitsiaalses kihis 2—6 vööndi näol. Osteone leidub hobuse jäsemete toruluude kompaktas alati, kusjuures diafüüside keskosas nad moodustavad kompakta pinnal sageli tsonaalseid ridu. Kompakta keskmises ja sügavamas kihis, samuti luude külgedel ja tagapinnal kaotavad osteonid aegamööda oma tsonaalse paigutuse, esinedes erinevas tiheduses korrapäratult hajutatuina (joonis 11). Osteonide kõrval esinevad hobusel erinevates suundades ja tasapindades kulgevad lamellide kimbud ja interstitsiaalsed lamellid. Soonkanalitel on hobuse luudes korrapäratult viltune kulg ja nad on märgatavalt lühemad kui veisel.

Soonkanalite ja osteonide diameeter on hobusel mõnevõrra suurem kui veisel. Soonkanalite keskmine diameeter on hobusel 35,5 mikronit (kusjuures 58%-l kanalitest ei ulatu diameeter üle 28 mikroni) ja veisel 28,4 mikronit (siin 75%-l kanalitest ei ulatu diameeter üle 28 mikroni). Osteonide keskmine diameeter on hobusel 198 mikronit ja veisel 167 mikronit. Nii ühel kui teisel loomal kõigub osteonide diameeter kõige sagedamini 141—211 mikroni piirides.

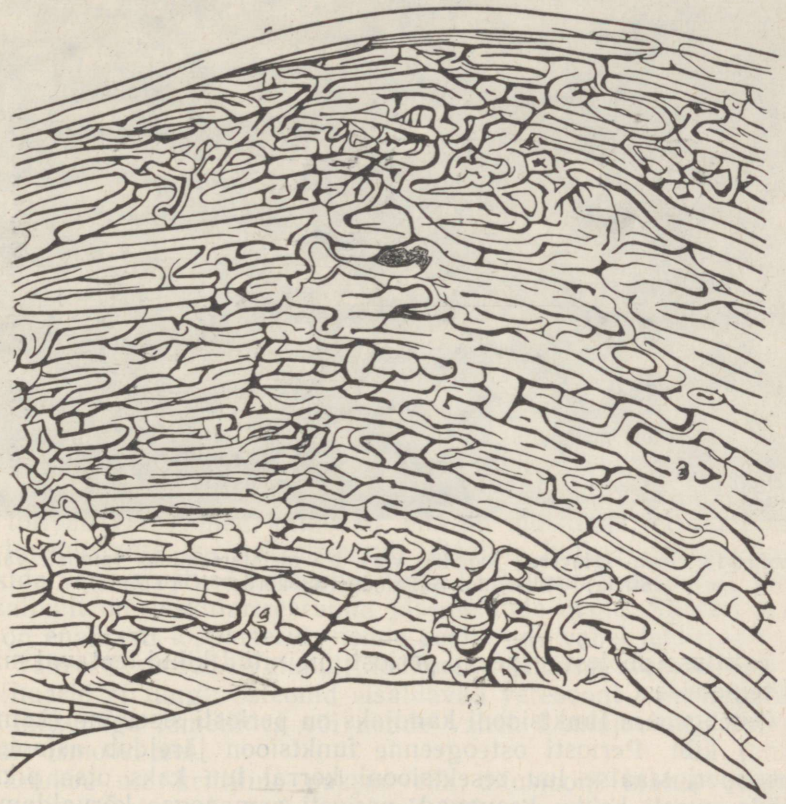
Aastase sea õla- ja reieluu diafüüsi kompaktas (joonis 12) moodustavad osteonid 24—27 rida ehk tsooni; lamelle on osteonides tavaliselt 4—5 ja osteonide diameeter on 100—125 mikronit (A. I. Konopljov, 1955).

Sea metatarsaalluu soonkanalite korrosioonpilti näitab joonis 13.

Koerte ja kasside füüsilise koormatuse puhul suureneb osteonide arv nende luudes, kuna koormatuse järsu vähenemise korral osteonide moodustumine väheneb (J. A. Klebanova, 1954). Paralleelselt lihaste atrofeerumisega kaovad nende kinnituskohalt ka osteonid.

Kõõluste ja aponeurooside kinnitumine skeletile. Kõõlus või aponeuroos võib luule kinnituda kas otseselt või periosti vahendusel. Mainitud struktuuride kinnituskohal on luu pind kare või kõbruline, kuid paikades, kus luule kinnitub lihas vahetult, on luu pind sile ja sageli nõgujas. Tavaliselt tungib enamik kõõlusekiududest otseselt luusubstantsisse ja periostiks lähevad üle vaid kõige väljaspoolsemad kiud. See kehtib eriti juhtude kohta, mil kõõlus või aponeuroos kinnitub luule terava nurga all. Periost kas puudub kinnituspaikades või kõõlusekiud tungivad temast läbi. Kõõluste insertsioonipaikades esineb (koeral ja bantengil) jämedakiuline luukude ning selle spongioosa vahel osteonide kiht. Osteonide kiht on alati neis kinnituspaikades, kus luu peab üheaegselt kandma ka olulist keharaskust.

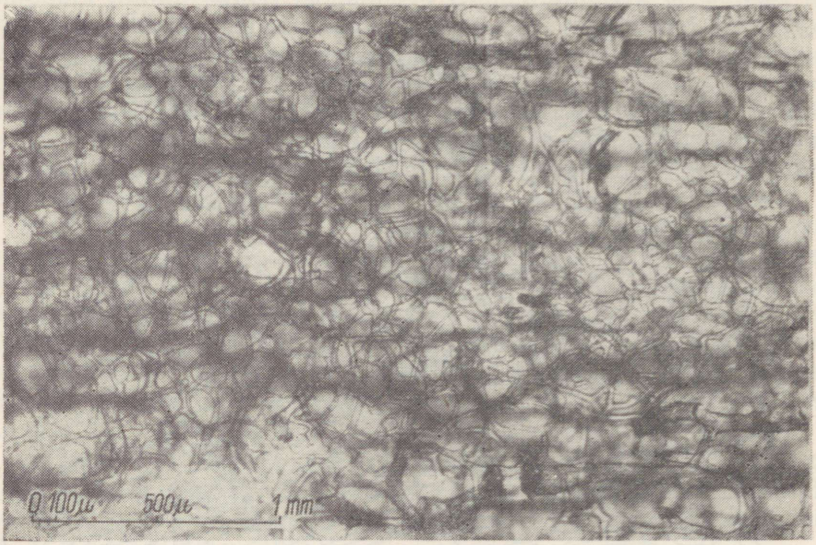
Periost. Luud on väljastpoolt kaetud fibrotsellulaarse kestaga — periosti ehk luuümbrisega. Periost seostub luuga tugevasti epifüüsi osas ja kõõluste ning lihaste kinnituspaikades; hõlpsamini on ta eraldatav otse naha all asetsevalt luu pinnalt. Periostis eristatakse välimist fibroosset ja sügavamat, luu vastas asetsevat kambiaalset kihti.



Joonis 12. Sea reieluu diafüüsi ristlihv. (Maty à se järgi.) Suurendus 20 korda.

Fibrooskiht koosneb peamiselt longitudinaalse suunaga kollageensetest kiududest. Lihaste ja kõõluste kinnituskohtadel tungivad periosti kimbud perforeerivate ehk Sharpey kiududena sügavale luuainesse, kinnitades sel teel luu külge lihaseid, kõõluseid ja sidemeid ning liites samal ajal ka üldlamelle. Periosti fibrooskesta kaudu seostuvad isekeskis ka luud, sest periost läheb luuotstel üle liigesekihnu kiudkestaks.

Tugevasti veresoontega varustatud kambiaalne ehk osteogeenne periostikiht koosneb peente kollageensete kiudude õrnast võrgust ja nende vahel asetsevatest rakkudest. Viimased moodustavad kasvava luu pinnal pideva kihi, hiljem aga väheneb osteogeenset potentsi säilitavate rakkude arv.



Joonis 13. Soon- (Haversi) kanalite võrk sea metatarsaalluus (pinnalt vaadatuna). Mikrofoto. Suurendus 33 korda. (O r i g.)

Talitluse poolest erinevad periosti mainitud kihid teataval määral teineteisest.

Osteogeense funktsiooni kandjaks on periosti sisemine (kambiaalne) kiht. Periosti osteogeenne funktsioon järeldub asjaolust, et subperiostaalse luu resektsiooni korral luu kaks otsa pikkamööda uuesti kokku kasvavad, periosti samaaegse kõrvaldamise puhul aga luu kasvu ei järgne. Pliipaberitükikese asetamisel periosti alla kasvab uus luukiht mitte luu ja pliipaberi, vaid pliipaberi ja periosti vahele.

Ka periosti välis-(fibroos-)kihil on lihaste kinnitumise ja luukoe toitmise kõrval oluline ülesanne luu kasvu, reparatsiooni ja väliskuju moodustumise seisukohalt. Periosti fibrooskihi kaudu säilitatakse osteogeenne kude oma normaalsetes piirides. Periosti vigastumise (rebestumise) korral rändavad periosti sügavamas kihis ja luukoes asetsevad osteoblastid oma tavalisest asukohast välja, moodustades eksostoose. Fraktuuride liitumine on aga tõkestatud juhul, kui luuotste vahele on sattunud periost. Periosti piiris-

tava ehk luukoe kasvu limiteeriva ülesandega püütakse seletada ka luuprominentside teket lihaste, kõõluste ja sidemete kinnituskohtadel: et neis paigus periosti fibrooskiht allub kestvale eemaletõmbumisele, siis on luukoele siin esialgu võimaldatud vaba järelkasv. Vastupidi — pidev rõhk, mida luukoele avaldavad tema vastas kulgevad või asetsevad närvid, veresooned jt. organid, nõostavad samas luu pinda (*sulci nervorum, sulci vasorum, impessiones digitatae* jt.).

Periostil nagu luudelgi on plurisegmentaalne innervatsioon. Hobusel ja koeral saab eesjäsemete luude periost kõige rohkem aferentseid närvikiude C_8-st ja kõige vähem C_7-st (G. P. Glušťšenko, 1956). Magistraalsed närvikiud kulgevad periostis peamiselt piki luud, mida tuleb periosti- ja luuoperatsioonide puhul arvestada. Kõige ulatuslikumad on periostis põõsjad lõpmed (oletatavasti valuretseptorid). Inkapsuleerunud lõpmetest on sagedamad Vater-Pacini kehakesed, hobusel ka Golgi-Mazzoni kehakesed. Luusubstantsisse suunduvad närvikiud koos arteritega ja nad saadavad viimaseid ka Haversi kanalites.

Luude verevarustus. Veresooned tungivad luusubstantsisse periostaalsest arterite võrgust arvukate harude näol Volkmanni kanalite kaudu. Viimastest kulgevad nad hargnedes edasi Haversi kanalitesse. Nn. toitemulgu kaudu luusse tungiv suurem arter hargneb vaid medullaarõõnes, toites seega luu asemel üksnes luuüdi. Ainult luuüdi arterite lõppharud on ühenduses Haversi kanalites asetsevate luusiseste arteritega. Et periosti kõrvaldamise korral toitvad veresooned katkevad, siis on mõistetav, et sel puhul ka luusubstants ise nekrotiseerub. Osaline luukoe nekroos võib tekkida verevarustuse katkemise tõttu ka luumurdude puhul. Eriti rikkalikult on vaskulariseerunud jäsemeluude otsad. Siinsed arterid on enamasti lõpparterid; nende peaharude vahel leiduvad üksnes vähesed seosed. Vahetult luukoesse endasse veresooned ja kapillaarid ei tungi: osteonid sisaldavad veresoont vaid oma teljes, mitte aga lamellides või nende vahel. Luulamellid toituvad ainult osmoosi teel.

Luukoe nn. kriitiline paksus ehk difusiooni ulatus võrdub osteonides (inimesel) maksimaalselt 300 mikroniga ja spongioosses substantsis umbes 200 mikroniga. Vastandina kompaktsele luusubstantsile on spongioosse luu põrgad enamasti hoopis veresoonteta. Nad toituvad luuüdi veresoonte varal, kusjuures toitained (nagu ainevahetusproduktidki) difundeeruvad luukanalikeste ja luurakkude jätkete kaudu. Üksnes väga jämedates spongioosluu põrkades, mis esinevad näiteks roietes, leidub veresooni.

Närvid. Koos veresoontega tungivad luusubstantsi ka müeliniseerunud ja müeliinitud närvikiud, põhjustades periosti ja luukoe valutundlikkust ning kontrollides luu toitumist. veresoonte toonust jne. Veresoonte kõrval näivad mõned lõpmetest leiduvat ka luu põhiaines või luurakkude naabruses.

Luude ehitust ja koostist muutvad tegurid. Luude areng, ehitus ja koostis sõltuvad oluliselt hormonaalsetest teguritest, eeskätt paratüreoidnäärmete, türeoidea ja sugunäärmete talitlusest.

Skelett on kaltsiumi- ja fosforisoolade reserv. Siia ladestatakse mineraalsoolasid nende külluse puhul ja kui kehavedelikud kaltsiumi poolest vaesuvad, hangitakse skeletist paratüreoidnäärmete vahendusel vajalikku lisa. Lindudel moodustub pikkade toruluude õõntes munemisperioodi eel kaltsiumireservina nn. m e d u l l a a r l u u, mis munemise kestel aegamööda uuesti kaob. Türeoidektomeeritud noortel loomadel (näiteks lammastel) jäävad jäsemeluud lühikeseks, sest et nende kasv epifüüsiplaatide kohal väga aeglaseks muutub, kasvu lõpu saabumise aeg aga endiseks jääb. Seetõttu jäävad siin jäsemed suhteliselt lühikeseks. Suguhormoonide osatähtsus avaldub skeleti sugudevahelises erinevuses ja samuti ilmneb see kastratsiooni puhul. Kastreeritud isasloomad on pikkade toruluude kauemat aega kestva epifüsaarse kasvu tõttu normaalsetest pikemate jalgadega.

Toidufaktoritest on luude kasvu ja normaalse struktuuri säilitamise seisukohalt olulisemad Ca, P, Mg ja F ning vitamiinidest D, C ja A. Kaltsiumi- ja fosforivaesed toidud põhjustavad osteoporoosi ja rahhiidi teket. Samuti tekib rahhiit, kui luu kasvu ajal D-vitamiin puudub, sest kaltsium ja fosfor on omastatavad üksnes mainitud vitamiini manulusel. Rahhiidi puhul ossifikatsioon aeglustub ja luu kasv epifüüsiplaatide kohal muutub ebamääraseks. C-vitamiin on vajalik sidekoe (kollageensete kiudude) moodustumisel. Luumurdude paranemine C-vitamiini piisamatuse korral aeglustub.

Eriti ulatuslikud muutused toimuvad skeletis kõrgetoodangulistel loomadel laktatsiooni kõrgseisu ajal. Sel puhul toimub luukoe intensiivne lammutus, mille tõttu kogu skelett on nõrgalt osteoporoosses seisundis: kompakta õheneb ja luupõrgad jäävad peenemaks. Luukoe endine ehitus taastub kaltsiumi piisavuse korral uuesti alles laktatsiooniperioodi lõpul ja eriti kinnisperioodil.

LIIGESED

Liigestes ehk diartoosides eristatakse hüaliinse l i i g e s e k õ h r e g a (*cartilago articularis*) kaetud liigestuvaid luuotsi, neid paunjalt ümbritsevat l i i g e s e k i h n u (*capsula articularis*), kihnust väljaspool asetsevaid (liigese) s i d e m e i d (*ligamenta*) ja s ü n o o v i a g a (*synovia*) täidetud l i i g e s e õ õ n t (*cavum articulare*). Joonis 9.

Liigesekõhr katab liigestuvat luuotsa 0,2—6 mm paksuse kihina; kõige paksem on liigesekõhr tugeva rõhu all olevates paikades. Piir all seisva luuga on hambuline. Asendusluude vahel asetsevates liigestes on liigesekõhr alati hüaliinne, avaskulaarne ja närvi-

deta, mille peal puudub niihästi perikonder kui ka sünoviaalmembraan. Üksnes membraanluudevahelises lõualiigeses on liigesepinnad kaetud kõva fibrooskõhre kihiga. Kõhre sügavam (luu vastas asetsev) kiht liigesekõhrest on lubjastunud, pindmised kihid aga degenereeruvad ja hävivad. Kõhrerakkude amitoosi teel kulgev proliferatsioon ja uue põhiaine moodustumine toimuvad liigesekõhre keskmistes ehk vahepealsetes kihtides. Kollageensed fibrillid paiknevad liigesekõhre vaba pinna naabruses tangentsiaalselt, sügavamal aga omandavad nad radiaalse paigutuse. Nende varal on liigesekõhrel üheaegselt suur resistentsus ja elastsus. Libisemist soodustavad kõhre sile pind ja tema kaetus sünooviaga.

Regeneratsioonivõime ja reageerimismoodus ärritustele erinevad liigesekõhre tsentraalses ja perifeerses osas. Asetsedes lähemal toiduallikana toimivale sünoviaalkestale, on perifeersel kõhrel parem toiduvarustus, mispärast ta vigastuste puhul suudab reageerida tugevamini. Eksperimentaalsele vigastusele järgneb liigesekõhre perifeerses osas uue kõhre moodustumine. Liigesekõhre tsentraalse osa operatiivse kõrvaldamise korral paraneb vigastus vaid kiudkoe moodustumise teel; uut liigesekõhre siia enam ei teki. Teatavate krooniliste artriitide korral võib tsentraalne kõhr toksiinide mõjul luu pinnalt täiesti erodeeruda, perifeerne kõhr aga kasvab paksemaks, piirates tsentraalset süvendit huultena. On tõepärane, et tsentraalne kõhr saab oma toidu üksnes sünooviast. Luusisene veresoonestik on temast eraldatud mineraliseerunud kõhrkihi varal, mis teeb veres leiduva toidu ja O_2 difusiooni võimatuks.

Liigesekõhres puuduvad tüüpilised vananemisnähud lubjastumise, asbesteerumise, vedeldumise jm. näol. Alaline vastastikune massaaž soodustab siin normaalsetes tingimustes põhiainele vajaliku toite- ja transpordivedeliku juurdepääsu.

Liigesekihn koosneb seespoolsest sünoviaalkestast ja väljaspoolsest fibrooskestast. Viimane seostub aegamööda sidemetega ja lihaste lõppkõõlustega ning läheb artikuleerivate luuotste kohal üle nende periostiks. Kui sidemed ja kõõlused liigesekihnule ei kinnistu, siis ei ole liigesekihn ümbritsevast sidekoest selgesti eristatav ei prepareerimise teel ega ka mikroskoopilises preparaadis. Üldse on fibrooskihi pilt väga mitmekesine, erinedes niihästi eri liigestes kui ka liigesekihnu eri osades (liigese painde- ja sirutuskülgedel). Kord meenutab siinne kollageenkiuline sidekude parenhümatoossete organite kihne, kord lihasefastsiaid, kord tüüpilist kõõluskude koos kõõlusekimpude ja tiibrakkudega. Enamasti paiknevad kiulised elemendid liigse pikitelje suhtes kas viltu või rõhtsalt. Liigesekihnu fibrooskest on mehaanilise ülesande täitjaks: ta seob liigeseotsi (tema puudumisel teostavad sedasama lihased), piirab teatava suunaga liigutusi lii-

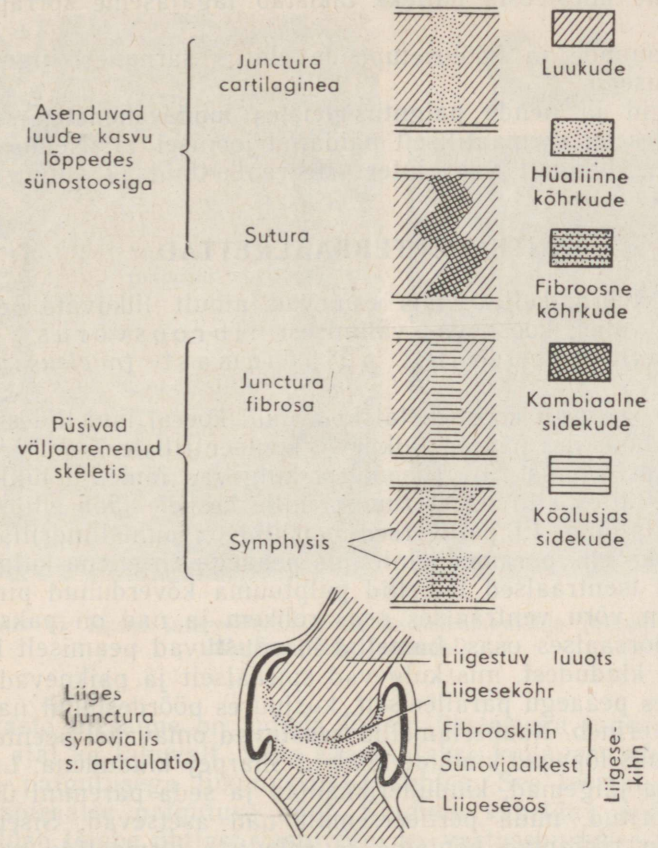
gestes ja võib teataval määral luudele üle kanda ka lihaste jõudu. Üksikutel liigeste sidemetel puudub seos liigesekihnuga.

Makroskoopiliselt serooskesta meenutav sünoviaalkest katab fibrooskesta seestpoolt ja on kihnu eri osades erinevalt ehitatud. Paljudes paikades ei ole ta väliskestast eraldatav. Tema ülesandeks on sünoovia valmistamine ning imendamine ja selle kaudu liigese toitmine ja hapnikuga varustamine. Mehaaniline tähtsus sünoviaalkestal puudub. Sageli moodustab sünoviaalkest oma pinna (ja seega ka resorptsioonivõime) suurendamiseks kurde ja hatte. Tavalisemalt koosneb sünoviaalkest lamedate rakkude kihist, mille all asetseb kohev sidekude. Nõgudes ja kurdude vahel, kus sünoviaalkest on kaitstud hõõrdumise eest, on pinnal asetsevad rakud ümarad või polügonaalsed ja võivad paikneda 2—3 kihis. Seevastu aga puuduvad nad paikades, kus liigeseõõs on tugeva rõhu ja hõõrdumise all; seal koosneb ka sünoviaalkest tihedakiulisest sidekoest või kiudkõhrest. Nii sünoviaalkesta pinnal kui ka tema sees asetsevad vähe diferentseerunud sidekoerakud, mis sünoviaalkesta vigastuse korral võivad teda uuesti taastada. Sünoviaalhatud on rikkad histiotsüütide ja nuumrakkude poolest. Kuigi sünoviaalkesta rakuline pinnakate on anatoomiliselt katkendlik, puuduvad liigeseõõne ja ümbritseva sidekoe ruumide ehk lüüvide vahel otsesed seosed. Tõelised ja kolloidaalsed lahused ja peensuspensioonid pääsevad liigeseõõnest välja vaid imendumise teel, kusjuures kolloidlahuste ja suspensoidide imendumine on proportsionaalne partiklite suurusega. Hattude- ja kurduderikastes liigestes (näiteks põlveliigeses) toimub imendumine intensiivsemalt. Sama asjaolu soodustab mainitud liigestes ka nakkuse hõlpsat edasikandumist verre liigese akuutse traumalise infektsiooni korral. Samuti soodustavad imendumist intensiivsed ja kestvad liigutused. Üldiselt on resorptsiooni peamine suund liigeses väljastpoolt sissepoole. Selle asjaolu tõttu ei suuda liiges siia ülemääraselt kogunenud vedelikust enam vabaneda.

Selge, läbipaistev ja limane (valku ja hüaluroonhapet sisaldav) sünoviaalvedelik katab õhukese kihina niihästi liigesekõhresid kui ka sünoviaalkesta. Tema üksikasjalikum koostis ja viskoossus muutuvad ühe ja sama looma eri liigestes. Sünoovia hulk väheneb ja ta valgu- ning mineraalainete sisaldus kasvavad pikaajalise liikumise korral. Sünoovias leidub ka vere rakulisi elemente (neutrofiilseid granulotsüüte, lümfotsüüte, monotsüüte) ja normaalseid ning degenereerunud sünoviaalmembraani rakke (mõnisada rakku 1 mm^3 kohta). Rakulisi elemente on rohkem suurtel loomadel ja intensiivsemalt liikuvates liigestes. Sünoovia on osalt vereplasma dialüsaat, osalt kulunud kõhre produkt, kuid tema mõned koostisosad pärinevad ka sünoviaalkesta rakkude aktiivsest talitlusest. Sünoovia troofilist toimet näitab asjaolu, et

isoleeritud kõhretükikesed võivad liigeseõõnes vabadena edasi elada ja teataval määral isegi kasvada.

Liigeseõõned on paikselt tekkinud tugikoesisesed ruumid ehk pilud, mida piiravad niihästi kiulised elemendid kui ka üksikud



Joonis 14. Luudevaheliste seoste koelise koostise skeem. (Orig.)

fibrotsüüdid ja histiotsüüdid. Liigeste esialgne moodustumine algab juba enne aktiivseid liigutusi. Isegi närvisüsteemi puudumine (jäseme transplantatsiooni korral) ei tõkesta esialgset liigeste arenemist. Küll aga on liigutused vajalikud liigeste hilisema üksikasjalikuma väljakujunemise seisukohalt.

Liigesekihnus ja sidemetes leidub rikkalikult vabu ja inkapsuleerunud sensiibleid närvilõpmeid. Eriti rikkalikult leidub liigeste naabruses Vater-Pacini kehakesi (inimese küünarliigeses ligi 100 ja sõrmeliigestes ligi 20). Sidemete innervatsioon on looma tasakaalu säilitamise seisukohalt väga oluline. Puusaliigese perikapsulaarne anesteesia näiteks takistab tagajäseme korrapärast liikumist.

Limapaunade ja kõõlusetuppede ehitus sarnaneb liigesekihnude ehitusega.

Koeliigid ja nende paigutus teistes luudevahelistes seostumisvormides on skemaatiliselt näidatud joonisel 14. Nendest iseloomustame lühidalt vaid intervertebraalkettaid ja sutuure ehk õmblusi.

INTERVERTEBRAALKETTAD

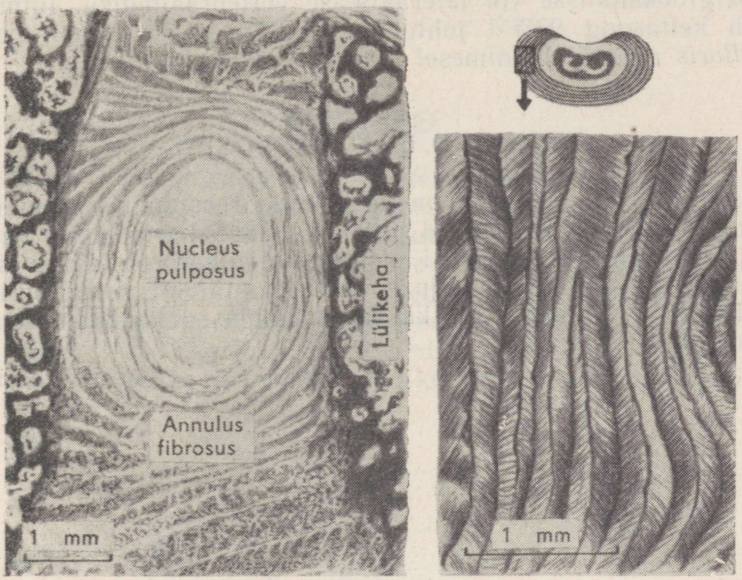
Intervertebraalkettad, mis esinevad ainult liikuvate selgroo lülikehade vahel, koosnevad välimisest fibroosvõrust (*anulus fibrosus*) ja seespoolsest pulptuumast (*nucleus pulposus*).

Fibroosvõru koosneb täiskasvanud koeral lamellidest, mis segmentaallõikudes näivad paiknevat kontsentrilistena ümber selgroo pikitelje (joonis 15). Tõepoolest kulgevad lamellid lülikehalt lülikehale, täites silindrilist ruumi, mille keskele jääb ellipsoidse kehana pulptuum. Et perifeersed lamellid on puhtsilindrilised ja seetõttu piki- ehk paramediaanlõigus peaaegu sirgetena kulgevad, kohanevad tsentraalsed lamellid pulptuuma kõverdunud pinnale. Lamelle on võru ventraalses osas rohkem ja nad on paksemad kui võru dorsaalses osas. Lamellid moodustuvad peamiselt kollageensetest kiududest, mis kulgevad spiraalselt ja paiknevad üksteise suhtes peaaegu paralleelselt, kusjuures pöördesuund naaberlamellides erineb. Naaberlamellid seostuvad omavahel peente kiududega. Luus lõpevad kiudude kimbud Sharpey kiududena. Lamellid on seda jäigemad, kiududerikkamad ja seda paremini üksteisest isoleeritud, mida perifeersemalt nad asetsevad. Sisemised lamellid on rikkamad põhiaine ja rakuliste elementide poolest. Selge piir pulptuuma vastu puudub. Fibroosvõru tekib mesenhüümist, pulptuum aga seljakeelikust.

Pulptuum on sültja konsistentsiga (sülttuum) ja moodustub erilaadsest segakoest, milles korda retiikulumi väätide ja degenereerunud kordarakkude kõrval esinevad koheva fibrooskõhre saarekesed ja väädid kui ka limasubstantsi- ja detriidialad.

Täiskasvanud intervertebraalketas on veresoonteta. Embrüonaaleas tungivad ketta dorsolateraalselt servalt ketta sisse veresooned, kuid nad taandarenevad pärast sündi ja nende asupaigad täituvad sidekoega. Närvikiudude esinemine on siin samuti küsitav.

Koera intervertebraalkettad on inimese omadest suhteliselt õhemad. Nende paksuse vahekord lülikeha pikkusega on inimesel 1 : 2, koeral aga 1 : 4 või 1 : 5. Inimesel paksenevad diskid vaagna suunas, samuti kasvavad paksuses ka lühikehad.



Joonis 15. Koera intervertebraalketta paramediaanlõige (vasakul) ja bilateraallõige (paremal).

Ketaste ülesanne on siduda lülisid üksteisega tugevasti, kuid samal ajal ka liikuvalt. Seda saavutatakse kollageensete kiudude viltuse paigutusega liikumissuuna suhtes. See teostub siin kiudude spiraalse paigutuse näol. Kiudude vahelduv pöördesuund võimaldab tõmbe ühtlast vastuvõttu ka vastassuunalise pingutuse korral, sest kiud asetsevad alati toimekomponentide suunas. Lamellide ja kiudude kirjeldatud paigutus võimaldab igasuunalist liikumist kettas.

Pulptuuma poolvedelal koel on hüdrofiilsete polüpeptiidide sisalduse tõttu suur veesidumisvõime ja ta on seetõttu tugeva turserõhu all (tungib läbilõikamise korral lõikepinnalt välja). Sellise turserõhu kaudu hoitakse fibroosrõnga kiudude süsteem seestpoolt pinge all, mille tõttu kiud ulatuslikult rõhuvabaks jäävad. Kui tuum sellise tursevõime kaotab, siis satuvad fibroosrõnga kiud kasvava rõhu alla ja kude reageerib nagu kõõlus. Ketta tuum toimib ka liikuva rõhupolstrina selgroo paindumise korral, liikudes tugevama rõhu alt eemale (ventraalpainde korral dorsaalses

suunas). Inimesel peab ketas ka vertikaalset rõhku vastu võtma. Tuuma väljatungimise korral kõneldakse tema protrusioonist või prolapsist. Diski-hernia kliinilised tunnused ilmuvad siis kui ta naaberorganeid vigastab. Tavaliselt esineb seda vaid dorsaalsete või dorsolateraalsete herniate korral, mil pulp tungib kas selgrookanalisse või lateraalsesse vertebraalmulku. Inimesel esineb kettasong 93%-l juhtudest L5, L4 ja L3 kohal, *conus medullaris* aga lõpeb inimesel L2 kohal (koeral L7 kohal).

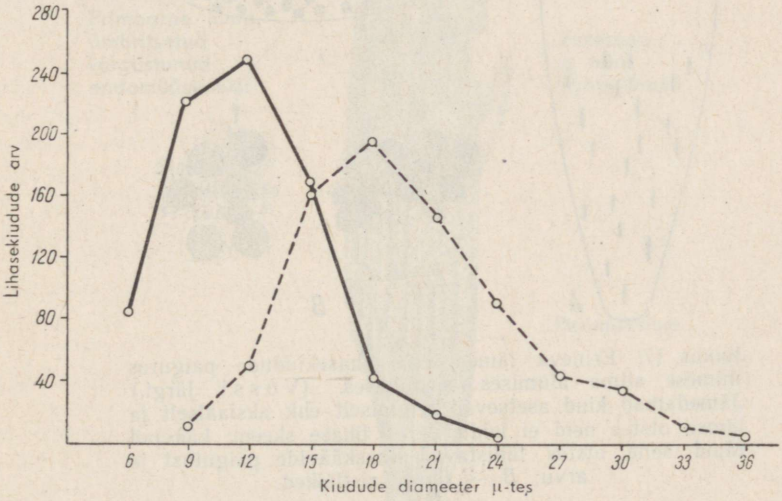
SUTUURID EHK ÕMBLUSED

Sutuurid ehk õmblused on koljuluude seostumise ja juurdekasvu paigad, mis koosnevad periosti kambiaalsele kihile vastavast peenekiulisest veresooni sisaldavast sidekoest. Kolju sisepinnal seostuvad õmblused aju kõvakestaga ja välispinnal periosti kambiaalkihiga. Looma täis kasvades õmblused kaovad, asendudes luukoega.

LIHASED

Lihased moodustavad koos kõõluste, sidemete ja skeletiga organismi lokomotoorse süsteemi. Lihased teostavad liigutusi, olles ühtlasi võimsamateks soojuse produtseerijateks organismis.

Vööt- ehk somaatiline lihaskude esineb: 1) skeletilihastes, 2) nahalihastes, 3) diafragmas, 4) seedeorganite algusosades (keeles, pehmes suulaes, neelus, söögitorus) ja pärakus, 5) hingamisteedes (kõrisõlme lihastes), 6) kuse-suguorganite lõpposas, 7) silmamuna lihastes ja 8) keskkõrvas (kuulmisluukeste lihastes).

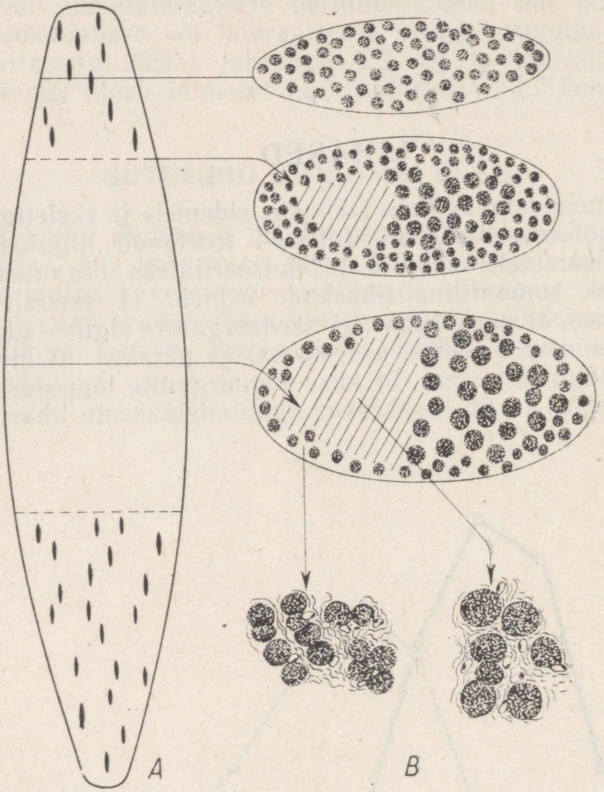


Joonis 16. Lihasekiudude diameeter lambatallede selja-pikklihases tavalise toitmise korral (katkendlik joon) ja hea toitmise puhul (pidev joon). (M o ž a j e v a järgi.)

Lihaste aktiivseteks struktuurilisteks elementideks on vöötlihasekiud, millede maksimaalne pikkus võib ulatuda mõnevõrra üle 30 cm ja mille diameeter kõigub 10 ja 60 mikroni vahel. Lühi-

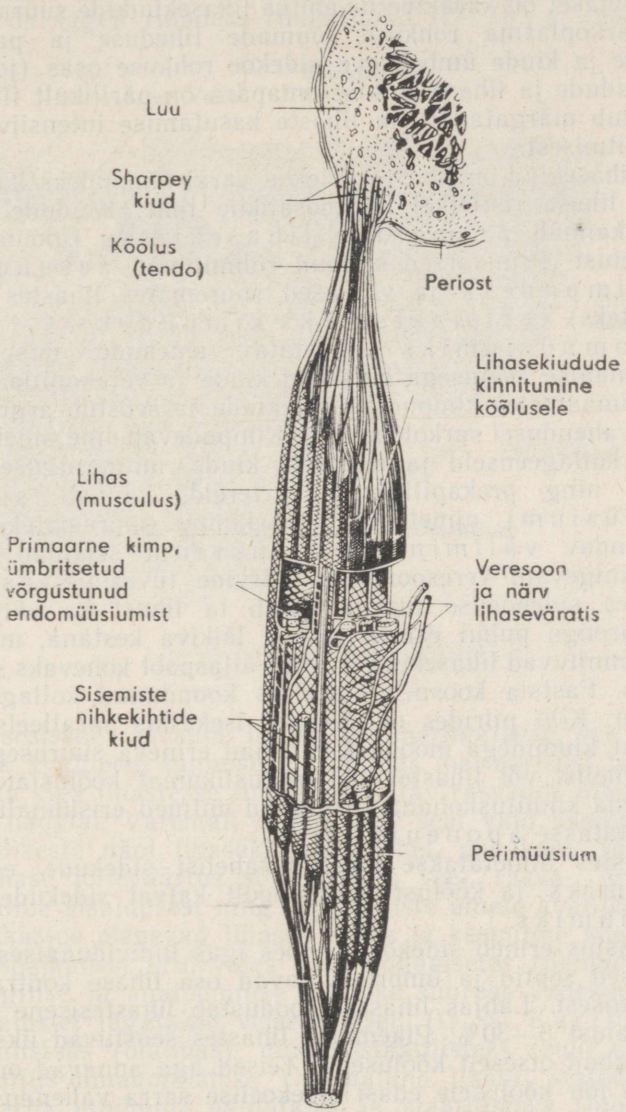
kestes lihastes ulatuvad lihasekiud lihase ühest otsast teise. Pikkades lihastes sõltub kiudude pikkus lihasekimpude pikkusest.

Lihasekiudude arv lihases fikseerub nähtavasti juba sünnieelselt ja lihase kasv jämeduses ja pikkuses on tingitud iga üksiku lihasekiu kasvust. Sea reie sirglihase, gastrokneemiuse ja



Joonis 17. Erineva jämedusega lihasekiudude paigutus inimese silma alumises sirglihases. (Vossi järgi.) Jämedamad kiud asetsevad telgmiselt ehk aksiaalselt ja lihase otstes neid ei leidu. *A* — lihase skeem; käävjad täpid selle otstes tähistavad lihaskäävide paigutust ja arvu; *B* — lihase ristlõiked.

selja pikklihase kiudude keskmine läbimõõt on sünniajal umbes 2,5 mikronit, 4-nädalaselt 4—5 mikronit ja 28-nädalaselt 20—22 mikronit. Lihasekiudude arv samade lihaste primaarsetes kimpudes aga kõigub 40—50 vahel niihästi sünniajal kui ka 24-nädalases vanuses (McMeekan, 1940). Mida peenemad on lihasekiud või lihasekimbud, seda õrnem on liha. Liha õrnus väheneb



Joonis 18. Lihase ehituse skeem. (Beninghoffi järgi, muudetult.)

looma vananedes. Lihasekiudude kasv jämeduses sõltub toitmistasemest (joonis 16).

Igal lihasel on karakteerne ehitus lihasekiudude suuruse, struktuuri (sarkoplasma rohkuse, tuumade tiheduse ja paigutuse), rühmituse ja kiude ümbritseva sidekoe rohkuse osas (joonis 17). Lihasekiudude ja lihase ehituse omapära on pärilikult fikseeritud, kuid sõltub märgatavalt ka lihaste kasutamise intensiivsusest ja looma toitmisest.

Võõtlihasekiud on lihases sidekoe varal kimpudeks koondunud, mistõttu lihase ristlõikel on mosaiikne ilme. Kiudude väikseim koondis kannab primaarse lihasekimbu (joonised 18 ja 19) nimetust. Primaarsed kimbud rühmituvad sekundaarseteks kimpudeks ja viimased suuremates lihastes (makroskoopilisteks) tertsiaarseteks kimpudeks.

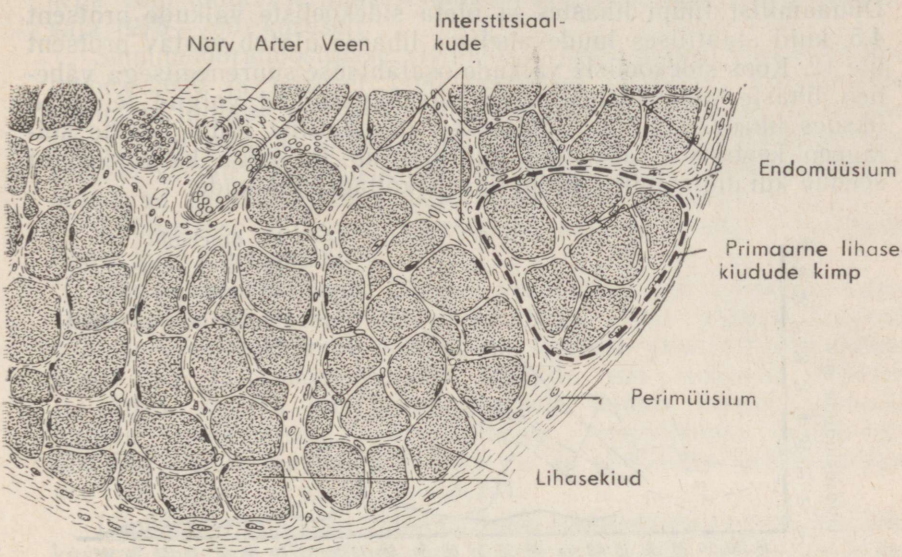
Endomüüsiumiks nimetatav sidekude, mis sisaldab longitudinaalse asetusega elastseid kiude ja verekapillaare, ümbritseb primaarsetes kimpudes üksikkiude ja seostub argürofiilsete kiudude vahendusel sarkolemmiga. Kimpudevaheline sidekude, mis sisaldab kollageenseid ja elastseid kiude, mitmesugusel määral rasvkude ning prekapillaarseid arterеid, kannab sisemise perimüüsiumi nimetust. Lihasekimpe suuremateks rühmadeks ühendav välimine perimüüsium sisaldab transversaalselt kulgevaid veresoonte ja närvide tüvesid; fastsiaks nimetatava sidekoelise tupena katab ta lihast ka väljastpoolt. Tugeva arengu puhul esineb fastsia läikiva kestana, mille sisepinnale kinnituvad lihasekiud ja mis väljaspool kohevaks sidekoeks üle läheb. Fastsia koosneb kihtideks koondunud kollageensetest fibrillidest. Kihi piirides on fibrillid isekeskis paralleelsed, kuid naaberkihi kiududega moodustavad nad erineva suurusega nurki. Lihastevahelist või lihastevälist ulatuslikumat kõõlusjat sidekoeplaati, mida kinnituskohana kasutavad mitmed erisuunalised lihased, nimetatakse aponeuroosiks.

Kõõlustes nimetatakse kimpudevahelist sidekude endoteenooniumiks ja kõõlust väljastpoolt katvat sidekude peritenooniumiks.

Üksikasjus erineb sidekoeline toes igas individuaalses lihases. Sidekoelised septid ja ümbris võtavad osa lihase kontraktsiooni reguleerimisest. Lahjas lihases moodustab lihastesisene sidekude lihase kaalust 3—30%. Pikemates lihastes seostuvad üksnes otsmised kimbud otseselt kõõlusega. Teised aga annavad oma kontraktsiooni jõu kõõlusele edasi sidekoelise sarra vahendusel. Seos lihasekimpude ja kõõluse vahel teostub endomüüsiumi ja perimüüsiumi kollageenkiudude varal, mis aegamööda üle lähevad kõõluskiududeks.

Lihaste lähem ehitus erineb eeskätt neid moodustavate kimpude diameetri ja pikkuse alusel. Viimistletud liigutustega lihastes on kimbud peened, kuid lihastes, mis sooritavad vähem viimistletud,

kuid jõulisi liigutusi (jäsemete lihased), on jämedamate kimpudega. Ka on intensiivsemalt töötavates lihastes kiud paigutatud kohevamalt, lihasekiud sisaldavad rikkalikumalt tuumi ja nende tuumad on sageli ridadeks rühmitunud (Orlova, 1955).



Joonis 19. Osa lihase ristlõikest.

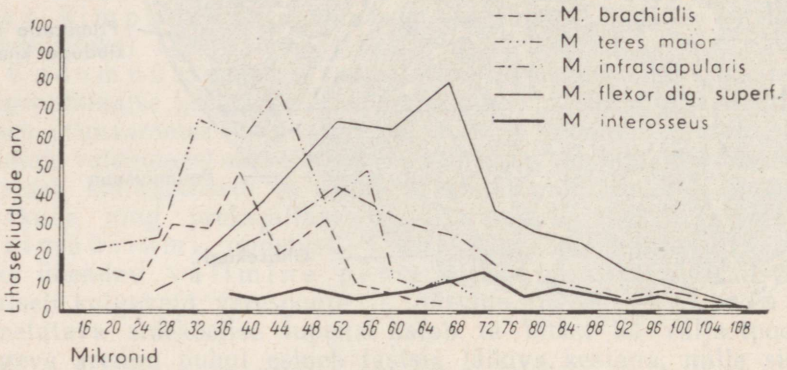
Lihasesisene rasvkude tingib liha marmorisuse, mis on oluline veiseliha kvaliteedi tunnusena. Sealihas marmorisust tavaliselt ei arvestata. Sea lihastesse ilmub märgatav rasvkude alles 8. sünnijärgsel nädalal. Varemalt esineb rasv seal vaid üksikute vabade rasvkuulikeste näol lihasekiudude vahel, mis kaob 16-nädalases eas. Lihase toiteväärtus sõltub tema vee-, rasva-, proteiini- ja mineraalide sisaldusest ning orgaaniliste ainete kvaliteedist.

Üksikasjus olenevad lihaste ehitus ja keemiline koostis nende esinemispaikadest erinevates funktsionaalsetes rühmades. Lihase füsioloogilise ja anatoomilise ristlõike suuruse vahekordade ning teistel alustel jagatakse veise lihased (G. N. Karlova, 1959) dünaamilisteks (õlalihas), dünamostaatilisteks (suur ümarlihas), poolstaatilis-dünaamilisteks (harjaalune lihas), statodünaamilisteks (varba pindmine painutaja) ja staatilisteks (luudevaheline lihas). Viimased teevad passiivse iseloomuga mehaanilist tööd.

Dünaamilistes lihastes on kiudude diameeter kõige väiksem (keskmiselt 39 mikronit); koos staatilise funktsiooni kasvuga kasvab ka lihasekiudude läbimõõt ja on puhtstaatilist tüüpi lihases (*m. interosseus*) keskmiselt 69 mikronit. Mida suurem on erinevus

lihase füsioloogilise ja anatoomilise läbilõike pinna suuruse vahel, s. o. mida rohkem on lihas kohanenud staatilisele funktsioonile, seda jämedamad on ka tema lihasekiud (joonis 20).

Paralleelselt lihasekiudude mõõtmete muutumisega muutub ka vastavates lihastes sidekoeliste valkude ja lihasevalkude vahekord. Dünaamilist tüüpi lihastes ei ületa sidekoeliste valkude protsent 4,5, kuid staatilises luudevahelises lihases ulatub vastav protsent üle 12. Koos sidekoeliste valkude osatähtsuse suurenemisega väheneb lihaste toiteväärtus, kuna täisväärtuslikud valgud leiduvad üksnes lihasekiududes. Väidetakse, et staatilist tüüpi lihaste kollageen keetmisel raskemini hüdrolüüsub ja seega ka raskemini seedub kui dünaamilist tüüpi lihaste kollageenne kude.



Joonis 20. Lihasekiudude diameetri kõverad veise eri funktsionaalset tüüpi lihastes. (G. N. Karlova järgi.)

Veisel esineb kõõlustes kimpudevahelist sidekude rohkem kui hobusel. Tööhärgade ja tallispeetavate härgade tagajäsemete kõõlustes märgatavaid erinevusi ei leidu, küll on aga sammuhobustel kohevat sidekude kõõlustes rohkem kui kiirushobustel. Kõõluse läbimõõt sõltub mõnevõrra vastava lihase tööst.

Kõõlus regenereerub, kui temast umbes 1 cm pikkune tükk välja lõigata, tingimusel, et püsima jääb kõõluseümbris ja et kõõlus lihasega seoses püsib. Kõõlus kasvab pikkuses kõige rohkem lihase ja kõõluse piiril.

Lihase vaskularisatsioon. Igal lihasel on iseseisev veresoonestik, mida verega varustab hiiluse kaudu lihasesse tungiv tüvi (joonis 18). Tavaliselt ei suuda anastomoosid naaberarteritega lihast piisavalt verega varustada siis, kui lihase peaarter on sulgunud või vigastatud. Arteri harud kulgevad perimüüsiumis ja jõuavad arterioolidena primaarsete kimpude vahele. Arterioolid tungivad perpendikulaarselt primaarsesse kimpu ja siin algab neist lihasekiududega paralleelselt paiknev pikasilmaline kapillaaristik.

Longitudinaalselt paiknevaid kapillaare on sageli rohkem kui lihasekiude. Töötavas lihases võib kapillaaride diameeter ulatuda üle 20 mikroni; puhkavas lihases on kapillaarid peaaegu suletud ja nende diameeter on vaid 4—5 mikronit. Võrreldes puhkava lihasega võib töötavast lihasest läbivoolava vere hulk tõusta mitmesaja (275—750) kordselt.

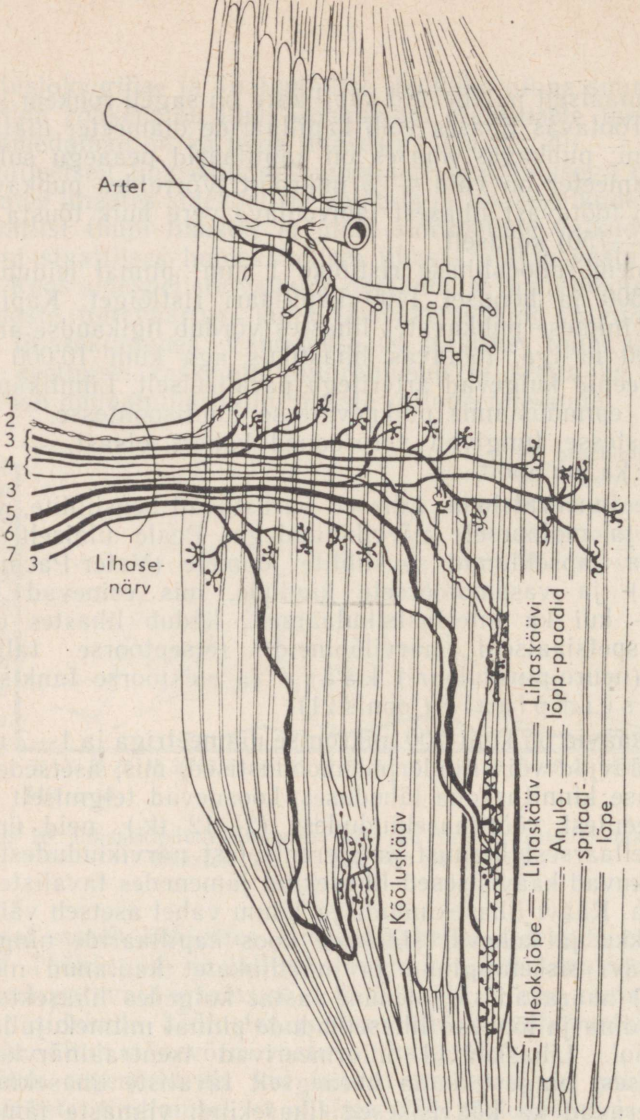
Semimembranooslihase ristlõike 1 mm^2 pinnal leidub koeral umbes 2600 ja hobusel 1400 kapillaari ristlõiget. Kapillaaride kogupind inimese puhkavates lihastes võrdub ligikaudse arvestuse järgi 2000 m^2-iga, töötavas lihastikus aga kuni 10 000 m^2-iga. Lihaste veenid kulgevad arteritega paralleelselt. Lümfikapillaarid avanevad epimüüsiumis paiknevatesse lümfisoontesse.

Kõõlustesse tungivad veresooned kahest otsast, — niihästi lihase kui ka luu poolt.

Lihase innervatsioon. Lihased varustuvad sensiiblite, vasomotoorsete ja motoorsete närvikiududega. Peale üldiselt levinud vabade ja kapseldunud sensiiblite lõpmete (Vater-Pacini kehakesed jt.) ja vasomotoorsete kiudude, mis esinevad lihastes nii intra- kui ka interfastsikulaarselt, leidub lihastes erineval hulgal spetsiaalseid närvilõpmeid, retseptoorse talitlusega lihas- (neuro-muskulaar-) käävе ja efektoorse funktsiooniga motoorseid plaate (joonis 21).

Lihaskäävid on kuni 200 mikronise diameetriga ja 1—7 mm pikkusega käävjad või silinderjad moodustised, mis, asetsedes tavaliselt lihase kinnituskoha läheduses, koosnevad telgmiselt paiknevatest peentest vöötlihasekiududest (2—12 tk.), neid ümbritsevast lamellaarsest kihnust ja aferentsetest närvikiududest. Käävi otstel jätkuvad käävisisesed lihasekiud jämenedes tavaliste lihasekiududena. Käävi lihasekiudude ja kihnu vahel asetseb väike hulk koevedelikku ja kohevat sidekude koos kapillaaride ning närvidega. Käävi sissetunginud ja müeliinkatet kaotanud närvikiud (3—4 tk.) haaravad sarkolemmi vastas kulgedes lihasekiude spiraalse lindina ja lõpevad lihasekiudude pinnal mitmekujuliste harguste näol. Lihaskäävid informeerivad tsentraalnärvisüsteemi lihasesisesest pingest, kuna üheaegselt tavaliste lihasekiududega kontraheeruvad ka käävisisesed lihasekiud; viimaste jämenemisastme muutumine ongi lihasekiude ümbritsevatele närvilõpmetele ärritusmomendiks. Käävi iga aksiaalne lihasekiud varustub käävi lõpul või sellest väljaspool motoorse plaadiga. Lihasekiude spiraalselt haaravate närvikiudude kõrval leidub lihaskäävis ka selliseid retseptoorseid kiude, mille erutuvus sõltub lihasekiudude sirutus- ehk väljavenitamisastmest ja mis käävisisestel lihasekiududel lõpevad lilleoksataoliselt.

Kõõluskäävidel on ligikaudu analoogiline ehitus. Nad asetsevad kõõluses lihase läheduses; ainsa lihase kõõluses võib nende arv ulatuda 50-ni. Lihasekiude asendavad siin primaarsed kõõluse-



Joonis 21. Lihase innervatsiooni skeem. (A d a m s i jt. järgi.) Lihase närvis on ligikaudu 50% ventraalsete juurte kaudu väljunud kiude. Keskmise suurusega närvikiud (*3*, *3*, *3*) lõpevad lihasekiududel motoorsete plaatide näol, peenemad aga (*4*, *4*) lihaskäävides lõpp-plaatidena. Sensiiblitest närvijuurtest pärinevatest kiududest varustavad tugevamad (*5*, *6* ja *7*) lihaskääve (moodustades viimastes niihästi anulospiraalseid lõpmeid kui ka lilleokslõpmeid ja kõõluskääve. Peened sensiiblid kiud (*1*), millede distaalne osa on sageli müeliinitu, hargnevad perivaskulaarses sidekoes. Sümpaatilised närvikiud (*2*) varustavad arterioole ja väikeste arterite lihaskesta.

kimbud (2—6 tk.), mille pinnal asetsevad keerukalt hargnevad närvikiud.

Motoorsed lõpp-plaadid on motoorsete närvikiudude lõpmed vöötlihasekiududel. Lõpp-plaadile lähenedes kaob närvikiu müeliinkate ja endoneurium seostub sarkolemmi retikuliinkiududega. Schwanni rakud tungivad lihasekiu pinnal asetsevatesse sarkolemmi süvenditesse ja ümbritsevad siin närvikiu hargnenud lõpmeid. Vastupidi varemale väitele motoorsete närvilõpmete sublemmaalsest (sarkolemmialusest) paigutusest tõendavad viimaste aastate tsütokeemilised ja elektronmikroskoopilised uurimised, et motoorsed närvilõpmed on sarkoplasmast eraldatud pikikurrulise membraani — subneuraalse aparaadi — abil, mis omakorda üle läheb sarkolemmiks. Seega paiknevad motoorse aksoni lõpmed pigemini epilemmaalselt (sarkolemmi peal). Subneuraalse aparaadi all asetsevat sarkoplasmamassi koos subneuraalse aparaadi peal asetseva glioosse süntsüütiumiga iseloomustatakse taldplaadi nimetuse all kui ühtlast närvilõpme juurde kuuluvat struktuuri.

Enamik motoorseid lõpp-plaate innerveeruvad müeliinkiudude kõrval ka müeliinitute kiudude poolt. Viimaste ülesandena nähakse lihase toonuse säilitamist.

TSIRKULATSIOONIORGANID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

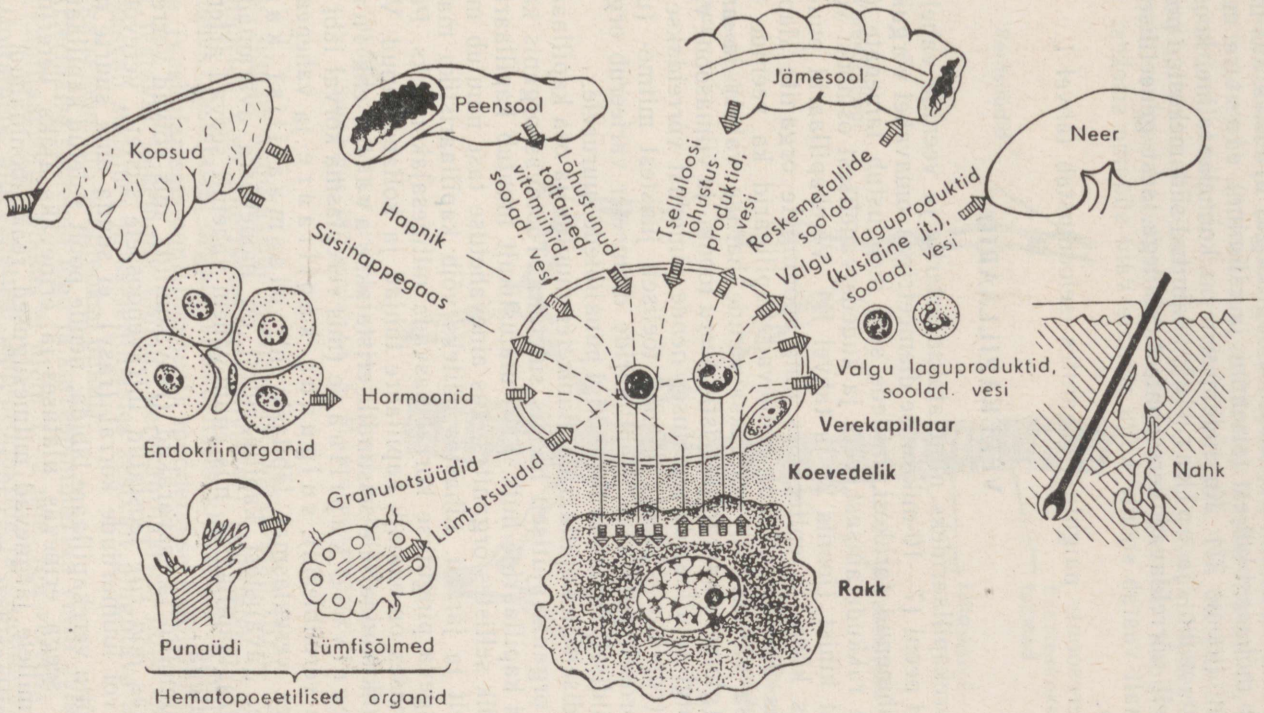
Tsirkulatsiooniorganid moodustuvad südamest kui vere ringimist põhjustavast jõuallikast ja verevoolu suuna reguleerijast, südamest verd väljajuhtivatest (keharinges arteriaalset ja kopsuringes venoosset verd sisaldavatest) arteritest, verd südamesse tagasi suunavatest veenidest ja arterite ning veenide vahel paiknevatest kapillaaridest. Kapillaaride ja veresoonte vahelisi üleminekualasid nimetatakse arteriaalses pooles arterioolideks ja veenide suunas veenuliteks. Veresoonestik on organismisisene drenaažsüsteem, milles kulgeva vedeliku (vere) kaudu varustuvad kõik koed (erinevate organite varal kehasse pääsevate) toitainete ja hapnikuga ja mis samaaegselt võimaldab elusaine ainevahetuse lõpp-produkte kanda eritusorganitesse (joonis 22).

Veri täidab oma ülesannet rakkude ja intertsellulaarse substantsi varustamisel hapniku ja toitainetega ning elusa koe vabastamisel ainevahetuse lõpp-produktidest üksnes õhukeseseinalises kapillaaristikus. Seejuures lahkub veresoonestikust osa verevedelikust, mis koevedelikuga segunenult imendub lümfikapillaaristikku, kust ta lümfisoonte kaudu venoossesse süsteemi tagasi valgub.

Veresoonestik areneb mesenhüümist ja asetseb alati kohevakiulises sidekoes.

Vere- ja lümfikapillaaride sein moodustub 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.

Suuremate vere- ja lümfisoonte sein on kolmekihiline, koosnedes seestpoolt väljapoole: 1) sisekestast ehk intimast (*tunica intima*), 2) keskkestast ehk meediast (*tunica media*) ja 3) välis- ehk adventitsiaalkestast (*tunica externa* ehk *tunica adventitia*). Eriti selge piir on loetletud kes-



Joonis 22. Vere vahendav ülesanne väliskeskkonna ja rakulise elusaine vahel toimuvas ainete voolus. (Orig.)

tade vahel lihaselistes (keskmise suurusega) arterites, kus meediat piirab mõlemast küljest (sisemine ja välimine) elastne membraan (joonis 27). Ka südamesein on kolmekestaline, koosnedes endo-, müo- ja epikardist; mainitud südamekestad pole aga otseselt võrreldavad veresoonte kestadega, sest geneetiliselt seisukohalt vastab soonte kogu seinale vaid südame sisekest (endokard).

Veresoonte paigutust organites iseloomustab tahvel I.

VEREKAPILLAARID

Verekapillaarideks nimetatakse arterite ja veenide vahel asetsevaid peeni (7—10-mikronise diameetriga) omavahel võrgukujuliselt ühinenud torukesi, millede sein moodustub lamedate (endoteeli-) rakkude ainsast, vere ja kudede vahelisest osmoosi võimaldavast kihist (joonis 23 ja tahvel II). Verekapillaarid puuduvad üksnes kõhr- ja epiteelkoes ning mõningate organite alaosades (joonis 24). Erandlikult esinevad kapillaarid ka veenide teedel (maksa värativeeni ja maksaveenide harude vahel) ja arterite osas (glomerulaarkapillaaristik neeru tooma- ja viimasoone vahel).

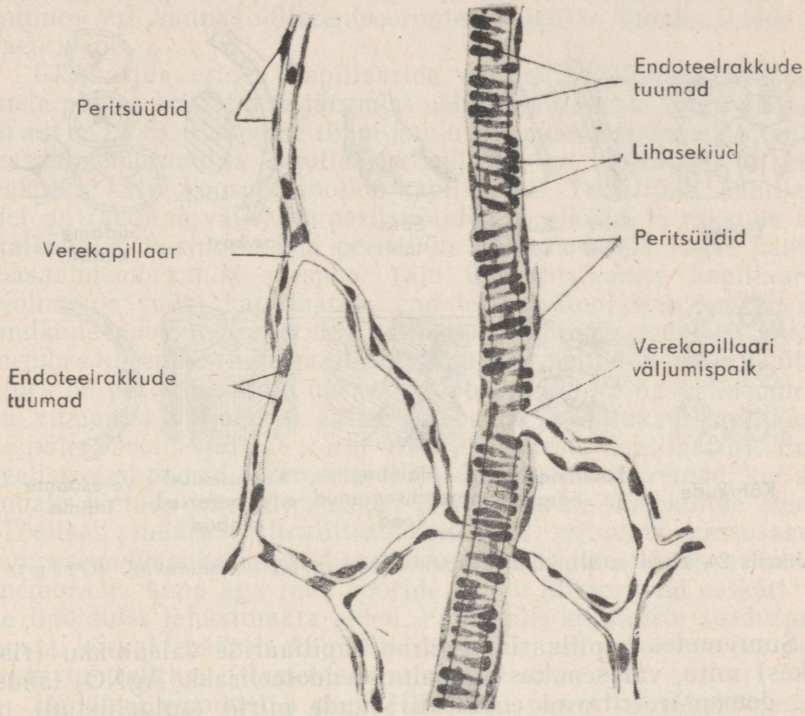
Kuigi kapillaaride nimetuses nende jämedust võrreldakse juustega (*capillus* = juus), on nad tõeliselt juustest mitme- (umbes 5-) kordselt peenemad. Kapillaaride diameeter varieerub organiti, kuid üldiselt vastab ta loomaliigi punaliblede suurusele.

Üldiselt on kapillaaride diameeter muutuv ja osa kapillaaridest püsib organis ajutiselt hoopis suletuna. Töötavas organis kasvab avatud kapillaaride hulk. Eriti ulatuslikult muutub kapillaaristiku valendik sellistes organites, kus ainevahetuse tase muutub mitmekordselt ja järsku. Lihastes näiteks võib kapillaaristiku mahutavus tugeva pingutuse korral kasvada mitmesajakordseks. Puhkavas lihases on enamik kapillaare tühjad ja kollabeerunud. Vastavalt funktsionaalsele seisundile eristatakse avatud ehk funktsioneerivaid kapillaare (mis vereplasma kõrval läbi lasevad ka vereliblesid), sulgunud kapillaare ja vahepealseid (üksnes vereplasmat läbilaskvaid) plasmaatilisi kapillaare. Tavalistest kapillaaridest on mõnevõrra avaramad nn. magistraalkapillaarid, mis enam-vähem vahetult seovad arterioole veenulitega.

Ohumullid ja rasvarakud (rasvakuulid), mis võivad verre sattuda kas *non rite* teostatud intravenoossete süstete, verevõtmise (õhk) või luumurdude korral (rasv), ei suuda oma suurte mõõtmete tõttu verekapillaare läbida; nende poolt suletud kapillaaristik lülitub seega erinevas ulatuses ja erinevaks ajaks vereringest välja, millele järgnevad mitmesugused reaktsiooninähud.

Kapillaaridest moodustunud võrgu silmadel (vaheruumidel) on organiti erinev kuju ja suurus; lihaskoes, närvides ja kõõlustes

(kiulise ehitusega struktuurides) on võrgu silmad enamikus piklikud, näärmekoes ja mujal aga korrapäratult ümarad. Mida intensiivsem on organi ainevahetus (määratav äratarvitatud O_2 hulga järgi), seda tihedam on ta verekapillaaristik. Nii on kapillaaride võrk märgatavalt tihedam aju hallaines kui närvikiududest moodustunud valges substantsis; kopsualveoolides on kapillaaride



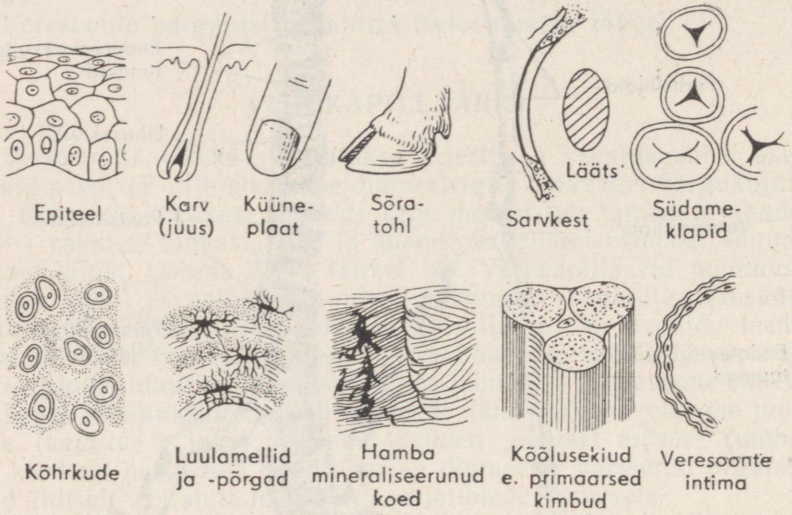
Joonis 23. Väike arter ja verekapillaarid küüliku mesenteerist. Suurendus 187 korda. (A. A. Maksimovi järgi.)

võrgu silmad kapillaaride diameetrist väiksemad. Eriti hõre on kapillaaride võrk inertsetes (passiivsetes) organites (kõõlustes, sidemetes, fastsiates, organi sidekoelistes kihnudes). Kapillaaride hulka (vaskularisatsiooni tõhusust) mõõdetakse kapillaaride arvu järgi teataval lõikepinna ühikul. Verekapillaaride hulk ehk tihedus kasvab südames ja skeletilihastes kestvalt pingutava töö korral (katseloomade sundjooksu puhul).

Arteriaalse süsteemi lõpu ja korrespondeeriva veeni vahel asetseva kapillaarvõrgu pikkus ei ületa 1—2 mm. Iga vereosa peatub siin (toitainete, ainevahetuse lõpp-produktide ja gaaside vahetuse otstarbel) igakordse ringimise puhul vaid 2—4 sekundit.

TRÜ Raamatukogu

Vere ja kudede vahel toimuvale gaaside ja teiste ainete tõhusale vahetusele aitab kapillaaride õhukese seina kõrval kaasa nende suur kogupind (mis inimesel võrdub umbes 6000 m^2-ga) ning vere aeglane vool kapillaaristikus (0,5—1 mm sekundis); viimane on tingitud kapillaaride ulatuslikust koguvalendikust, mis aordi läbilõikepinda ületab kuni 700—1000-kordselt.



Joonis 24. Koed ja struktuurid, milles verekapillaarid puuduvad. (Orig.)

Suuremates kapillaarides piirab kapillaaride valendikku (ristlõikes) mitu, väiksemates aga ainus endoteelirakk. $AgNO_3$ lahuse abil demonstreeritavad endoteelirakkude piirid (sulgeliistud) on enamasti sakilised, harvemini nõrgalt lainjad või enam-vähem sirgjoonelised. Mitmes paigas (neerupäsmakestes, reetina koriokapillaarkihis, soolehattudes jm.) aga puuduvad kapillaaride endoteelirakkude piirjooned, mistõttu siin üksikud rakud pole eristatavad. Põrna kapillaarsetes veresoontes ja venoossiinustes esinevad endoteelirakkude vahel ajutiselt ulatuslikud pilud, mille kaudu veri soonestikust välja ja tagasi pääseb. Selliseid rakkudevahelisi pilusid on kirjeldatud ka punaüdi kapillaarides ja mujal, kus endoteelirakkude vahel leiduvad retikuloendoteliaalsüsteemi elemendid.

Hõbetatud preparaatides nähtavaid endoteelirakkude vahel leiduvaid hulgalisi mulke (*stomata*) peetakse kunsttehislikeks.

Endoteel kinnitub eraldamatult basaalmembraanile, mis sisaldab tavaliselt tsirkulaarseid ja spiraalseid retikuliinkiude; viimaste organiti erinevast hulgast sõltub kapillaari resistentsus.

Kapillaarid asetsevad kohevas sidekoes. Neid saadavad siin diferentseerumata sidekoelised rakud ja histiotsüüdid. Paljudes paikades koonduvad kirjeldatud sidekoerakud Rouget' rakkudena, adventitsiaalrakkudena, peritsüütidena jne. periteelkihi näol kapillaari ümber, lamestudes kapillaari seina vastas ja anastomoseerudes seejuures tavaliste fibrotsüütidega. Osa peritsüüte toimib (arterioolides) embrüonaalset tüüpi lihaserakkudena, teised aga mitmes eri suunas diferentseerumisvõimeliste kambiaalsete elementidena.

Üksikasjus erineb kapillaaride ehitus. Elektronoptiliste andmete põhjal eristatakse järgmist nelja kapillaaride tüüpi (Bargmann, 1958). Esimesse tüüpi kuuluvad pideva endoteelkattega ja basaalmembraaniga kapillaarid, milledel ka väljaspool on pidev rakuline kate(kopsualveoolide kapillaarid). Teise tüübi kapillaaridel on rakuline väliskate peritsüütide või glioossete rakkude näol katkendlik, kusjuures osa peritsüüte või glioosseid rakke paikneb basaalmembraanist seespool (aju interstitsiaalkoe kapillaarid). Kolmanda tüübi kapillaaride endoteeli tsütoplasma on tihedate mulkude poolt perforeeritud; väljastpoolt piirab endoteeli basaalmembraan (endokriinorganite kapillaarid). Neljanda tüübi kapillaarides on poroosne mitte üksnes endoteel, vaid ka basaalmembraan ja viimasest väljaspool asetsevad rakud kinnituvad kapillaaride seinale pikkade jätkete varal (neerukehakeste kapillaarid). Endoteelisisesed poorid (diameeter 100—300 Å) on suuremad, kui seda lubaks oletada ultrafiltratsiooni teel väljuvate molekulide suurus. Tõeliselt määrab ultrafiltratsiooni teel erituvate aineosakeste suuruse polüsahhariididest, valkudest ja lipiididest koosnev basaalmembraan, kuna aga raku pooride kaudu filtreeruvad eeskätt vesi ja lipoidides lahustumata ained. Füüsikalis-keemiliste seaduspärasuste kõrval määrab kapillaaride seina permeaabluse ka seina aktiivne talitlus (fermentsüsteemide kaudu).

Endoteel moodustab sileda ja libeda pinna kogu kardiovaskulaarses süsteemis, vähendades vereplasma hõõrdumist miinimumini ja tõkestades vereliblede kleepumist veresoonte või -kapillaaride seinale. Selline endoteeli omapära aga kaob mitmesuguste (termiliste, toksiliste, mehaaniliste jt.) kahjustuste puhul; siis endoteelirakud paksenevad, verelibled kleepuvad nende külge ja endoteelkate muutub isegi punaliblede suhtes läbilaskvaks (tekivad ajutised rakkudevahelised mulgud).

Väidetakse, et kapillaaride endoteelkate, rakkudevaheline kittaine ja põhimembraan võivad igal ajal ajutiselt veelduda ja seega kapillaari teatava ala mulgustunuks muuta. Endoteelirakkude vahel asetsev kittaine pehmeneb või lahustub Ca-ioonide vaeguse ja vereaktsiooni hapestumise korral; see omakorda hõlbustab vereplasmal ja vererakkudel üleminekut verest koesse. Üldse on kapillaaride seina permeaablus alati muutuv, sõltudes kapillaaristiku seina kogupinnast, osmootse ja hüdrostaatilise rõhu

vahest mõlemal pool kapillaari seina, vere ja koevedeliku koostisest jne. Kapillaaristiku kogupind suureneb (kapillaaride laienedes) töötavas ja põletikulises organis ning samal ajal kasvab tema permeaablus. Analoogiline toime on kapillaaridesisesel vererõhul. Hapnikupuudus, mikroobide mürgid jt. suurendavad kapillaaride permeaablust, Ca-soolad seevastu vähendavad seda. Normaalselt laseb kapillaaride sein läbi ainult vett ja kristalloide, pidades (suuremolekulilised) valkained kinni. Teatavate patoloogiliste protsesside (põletiku, ödeemi jt.) korral kasvab läbilaskvus ka valkude suhtes.

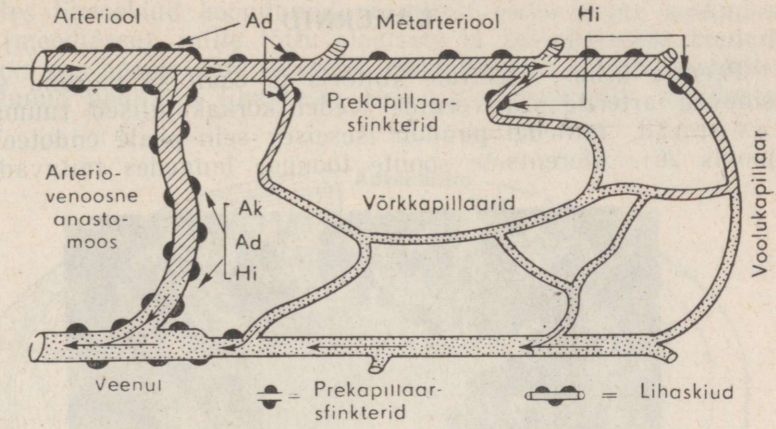
Kapillaaride sein on elastne; mikromanipulaatori varal võidakse teda välja venitada, kuid tõmbest vabanedes retraheerub ta uuesti. Sellist elastsust kannavad endoteelirakud koos basaalmembraaniga. Mõnevõrra võivad endoteelirakud oma kuju muuta (kontraheeruda) ka mehaaniliste ja elektriliste ärrituste puhul, kuid kapillaari valendiku suuruse aktiivseks muutmiseks sellest oletatavasti ei piisa; pealegi puudub kapillaaridel vasomotoorne innervatsioon. Tõenäoliselt puudub kontraktsioonivõime ka Rouget' rakkudel ja kapillaaride avatuse või verega täitumise määr sõltub prekapillaarsete arterite ahenemisest või avardumisest: sulgunud kapillaaride arv ja sulgumise määr kasvab arteri ahenedes ja vastupidi — paralleelselt prekapillaarse arteri avardumisega suureneb funktsioneerivate (avatud) kapillaaride arv vastaval alal.

Tavaliselt leidub arteriooli ja veenuli vahelises kapillaaristikus üks suurem ja alati avatuna püsiv kapillaar — *magistraal-* ehk *peakapillaar*, mis verevoolu arteriooli ja veenuli vahel võimaldab ka siis, kui kõik teised kapillaaristiku lingud on sulgunud (joonis 25). Tavalised kapillaarid seostuvad ühenduskanaliga sulgemisvõimeliste prekapillaaride kaudu, mis mõnes paigas avanevad rütmiliselt iga 0,5—3 minuti järel.

Kapillaarid lähevad arteriteks või veenideks üle aegamööda, kusjuures arteritelähedasi kapillaare nimetatakse sageli *arteriaalseteks* ja veenideks üleminevaid *venoosseteks kapillaarideks*. Tavalistest kapillaaridest on need eristatavad üksnes natuke suurema kaliibri järgi. Kapillaaride üleminekut arteriks või veeniks (arteriooliks või veenuliks) märgistavad esmaselt ilmuvad lihasekiud. Üksikud kapillaarid võivad suubuda otseselt ka suurematesse veresoontesse.

Kapillaaridest on looteeas arenenud kõik teised sooned ja täiskasvanud loomal võib teatav vigastunud või sulgunud veresoon uuega asenduda samal teel. Kapillaaristik on alaliselt kasvamis- ja regressiooniseisundis. Ta uueneb püsivalt enamikus organites.

Uued kapillaarid moodustuvad 1) pungumise ja 2) neoformatsiooni teel. Esimesel juhul tekib kapillaarvõrgu teatavas osas endoteelirakkudest moodustuv umbne pung, mis tungib ümbritsevasse sidekoesse nõrgema vastupanu suunas; sattudes kokku analoogilise pungaga teisest allikast, liitub ta sellega ja kanaliseerub, mille



Joonis 25. Arteriooli ja veenuli seos kapillaaridega. (Z w e i f a c h i järgi.) Atsetüülkoliin (AK) avab arteriovenoossed anastomoosid; adrenaliini (Ad) toimel kontraheeruvad kõik lihaselised elemendid ja prekapillaarsed sfinkterid; histamiin (Hi) ahendab anastomoose ning avardab kapillaare ja prekapillaarsfinktereid.

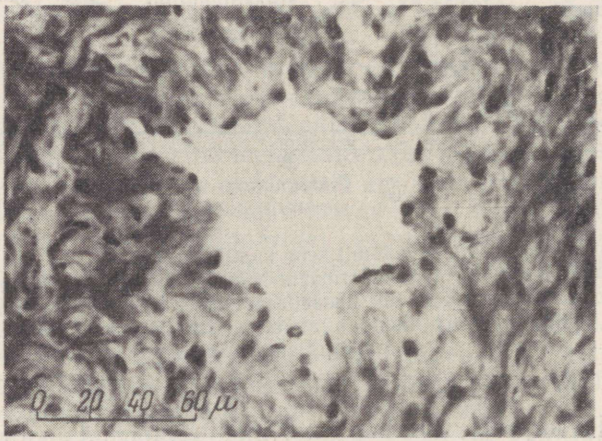
tagajärjel kujuneb uus kapillaarling. Neoformatsiooni korral tekivad kapillaarid iseseisvalt kohapealsetest mesenhümaalsetest rakkudest. Tavalisem on kapillaaristiku teke pungumise teel. Kapillaarling hävib kas rebenemise (ruptuuri) või ummistumise teel.

SINUSOIDID

Punaüdis, maksas ja mõningates endokriinorganites (näiteks suprarenaalnäärme koores) esinevad tüüpiliste kapillaaride asemel korrapäratu diameetriga (5—30 mikronit), isekeskis anastomoseeruvad ja püsivalt avatud sooned — s i n u s o i d i d, milledes tüüpiliste endoteelirakkude vahel asetsevad hajusalt fagotsütoosivõimelised rakud (makrofaagid; maksas t ä h t- ehk K u p f f e r i rakkudeks nimetatavad). Ka puudub neil soontel sidekoeline kate (nad on ümbritsetud vaid õrna retikuliinikiudude võrguga), mistõttu endoteel on siin otseses kontaktis ümbritsevate koerakkudega. See asjaolu võimaldab palju tihedamat seost vere ja ümbritsevate koeelementide vahel; sellele seosele aitab kaasa ka vere aeglane vool sinusoidides. Paiguti võib sinusoidides endoteelkate hoopis puududa. Sinusoidide endoteelis puuduvad hõbetamise teel demonstreeritavad rakupiirid. Vastandina tavaliste kapillaaride endoteelile on sinusoidide endoteelil bakterite ja teiste korpuskulaarsete elementide suhtes fagotsüteeriv toime; samuti on nad suutelised vitaalvärve deponeerima.

KAVERNID

Peenise kehas, ureetras, kliitoris ja osalt ka vagiina seinas esinevad arterite või veenide teedel korkakujulised ruumid. — k a v e r n i d, milledel puudub iseseisev sein peale endoteelkatte (joonis 26). Aferentsete soonte toonuse langedes täituvad nad



Joonis 26. Kavern ehk korgas veise peenise kavernooskehast. Mikrofoto. Suurendus 350 korda. (O r i g.)

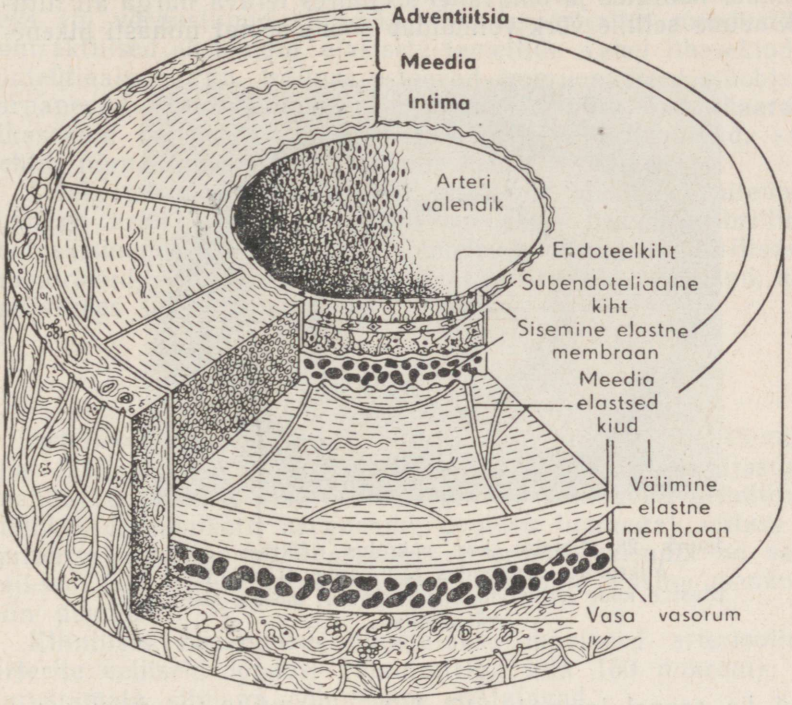
verega, põhjustades organi erektsiooni. Nendest moodustunud organiosa kannab k a v e r n o o s- või s p o n g i o o s k e h a nimetust.

VERESOONED

Soonte seina moodustavad koelised elemendid. Vere- (ja lümfi-) soonte seina ehitusmaterjaliks on endoteelkihi kõrval elastsed elemendid, silelihasekiud ja kollageen- ning retikuliinkiud. Mainituist moodustavad elastsed ja kollageensed kiud pideva, kogu soone seina läbiva ja ümbritseva koega seostuva võrgustiku. Muutuvad vaid sellise võrgustiku tihedus ja teda moodustavate elementide kuju ning mõõtmed soone seina eri kihtides. Soontes pole elastsete ega kollageensete kiudude demonstreeritavat algust ega lõppu; samuti pole vahet kiudude vahel, mis asetsevad ühelt poolt soonte seinas ja teiselt poolt selle naabruses. Kiuline sidekude on soonte seina skeletiks. Temale kinnituvad argürofiilsete kiudude vahendusel lihasekiud ja elastsed elemendid.

Struktuurilt ja talitluselt moodustab vere- (ja lümfi-) soone sein ühtse terviku. Tema kestad osutavad ainult erinevate koeele-

mentide domineerimisele vaadeldavas kihis. Nii on keskmistes arterites lihasekiud koondunud peamiselt soone seina keskmisse ossa (meediasse), mille tõttu elastsete ja kollageensete kiudude võrk on siin hoopis nõrk; elastsed elemendid on sellistes arterites koondunud põhiliselt lihaskesta sise- ja välispinnale, moodusta-



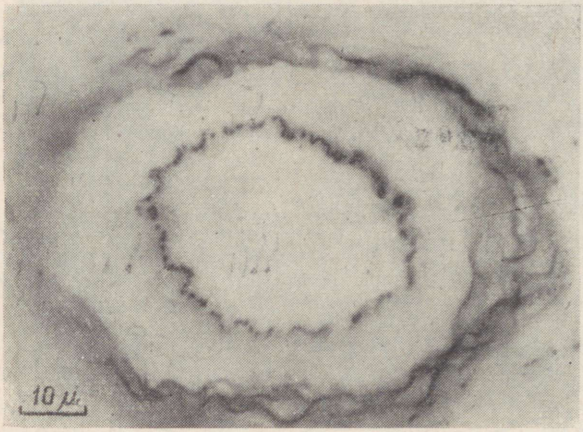
Joonis 27. Lihaselise arteri ehituse skeem. (A. V. Nemilovi järgi, veidi muudetult ümber joonistatud.)

des siin elastseid membraane; kollageensed kiud on koondunud peamiste elementidena adventitsiaalkesta (joonis 27). Suurtes arterites (näiteks aordis) on kõik mainitud koeelemendid enamvähem võrdselt esindatud seina kogu paksuses.

Elastsed elemendid esinevad veresoonte seinas isekeskis seostunud membraanide, lamellide ja kiududena. Sageli ümaraid või ovaalseid mulke sisaldavad (akendunud) membraanid (*membranae fenestratae*) on harva homogeensed; sagedamini on membraaniga liitunud või temasse sulundunud (elastsete) kiudude võrk. Väikestes arterites jäävad elastsed membraanid kordkorralt õrnemaks ja elastiinvärvidega raskemini värvuvaks; selge-

mini püsib siin veel ainult elastne võrgustik (joonis 28). Veenides ja eriti lümfisoontes esinevad elastsed membraanid vaid erandlikult.

Kollageensed kiud on tihedamini koondunud soone väliskihis. Nii siin kui ka soone sisemistes kihtides kulgevad kimpudeks ja lamellideks koondunud kiud vastassuundades soont spiraalselt ümber haarates ja omavahel seejuures terava nurga all liitudes. Kiudude selline võrk võimaldab soone seinal niihästi pikene-



Joonis 28. Elastse koe paigutus väikeses arteris. Mikrofoto. Suurendus 850 korda. (Orig.)
Elastne kude on koondunud peamiselt meedia sise- ja välispinnale.

da kui ka soonel laieneda. Kiudude eranditult longitudinaalne paigutus tõkestaks soone pikenemist ja nende eranditult rõngjas asend teeks soone laienemise võimatuks. Kollageensetele kiududele kinnituvad elastsed elemendid on esimestest mõnevõrra lühemad, mille tõttu kollageensed kiud on pingutamata oleku puhul lainja kuluga. Soone seina pingutuse puhul õgvenevad kollageensed kiud ja alles sellele järgneb elastsete kiudude pingutus koos kollageense võrgu silma kuju muutumisega.

Retikuliinkiud on koondunud lihasekiudude ümbrusse ja elastsete elementide naabrusse.

Suurtes arterites on sidekude mõnikord läbi imbunud limataolise basofiilse ainega. Selline limavärvidega värvuv (kromotroopne) sidekude leidub seina osas, kus toitumistingimused on halvemad, ning talle on omane lubisoolade ja lipoidide ladestumine.

Rakulised elemendid (fibrotsüüdid, histiotsüüdid jt.) esinevad

ainult sidekoe koondumispaikades. Väikestes soontes sidekoerakud puuduvad.

Silelihasekiud esinevad veresoontes mitmes tüübis. Tavalised käävjad, 90—130 mikroni pikkusega lihasekiud, mis on varustatud kepjate tuumadega, esinevad vaid lihaskoerikastes arterites. Nad on siin koondunud sidekoe poolt piiratud lamedateks kimpudeks või võrgustunud kihtideks. Suurtes arterites moodustavad kontraktiilsed elemendid elastsete lamellide vahel lihasekiudude süntsütiaalse võrgu. Intimas esinevad embrüonaalsed müoblastid sarnanevad fibrotsüütidega. Ka arterioole viltu ümberhaaravad lihasekiud on peritsüütidest sageli raskesti eristatavad; sama kehtib põrna hülssarterite rakkude kohta.

Lisaks mainitud müoidsetele rakkudele leiduvad epitelioidse seinaga arteriovenoossetes anastomoosides heledad fibrillideta kontraktsiooni- või pundumisvõimelised rakud (afibrillaarsed müoidrakud); sulgearterite intimas on samad rakud piklikud; kontraheerudes sulevad nad soone valendiku.

Arterid

Arterioolid. Arterioolideks nimetatakse arterite 10—15-mikronise läbimõõduga lõpposi, milledes endoteelkihile väljastpoolt lisanduvad üksikud pidevat kihti mittemoodustavad primitiivsed (lühikesed, mõnikord hargnenud, ovoidse tuumaga) viltuse või spiraalse asendiga silelihasekiud. Arteriooli valendik on sageli väiksem kui avatud kapillaari oma. Sisemine elastne membraan siin puudub.

Kliinilises kirjanduses nimetatakse mõnikord arterioolideks arterite selliseid lõpposi (diameetriga alla 150 mikroni), mis varustamata silmaga pole enam eristatavad.

Suuremad arterid jaotatakse talitluse ja nende keskmise kesta ehituse alusel peamiselt kahte rühma: elastseteks ja muskulaarseteks.

Elastsete arterite ülesandeks on südamest rütmiliselt (tõukeliselt) väljuva vere voolu pidevustamine. Oleksid veresoonte seinad jäigad, siis voolaks ka soonestikus veri tõukeliselt: südame kokku tõmbudes lükkuks veresammas soonestikus mõnevõrra edasi ja südame lõtvudes seiskuks ta uuesti. Sellist talitluslikult väga ebaotstarbekat olukorda väldibki südamelähedaste (suurte) arterite elastsus. Südame tühjumise ajal laienevad need väljutatava verehulga (löögimahu) paigutamiseks. Kui südamepoolne rõhk langeb, siis retraheeruvad elastsete arterite seinad uuesti, tõugates neis asetsevat verd pidevalt südamest eemale. Sellised arterid on nende seinas esinevate rikkalikkude elastsete elementide (kiudude, plaatide) tõttu kollaka värvusega. Elastsete kui ka teiste arterite ülelaiumist tõkestab neid väljastpoolt ümbritsev kollageensidekoe-

line kest — adventiitsia, mida arteri seina rebenemist tõkestava toime tõttu võrreldakse auto väliskummiga. Viimati mainitud väliskesta tõttu talub näiteks koera karotiidarter rõhku kuni 2500 mm elavhõbedasammast, ilma et soon seejuures märgatavalt laieneks, kuid väliskesta läbilõikamise korral sein rebeneb juba kümnekordselt nõrgema rõhu puhul.

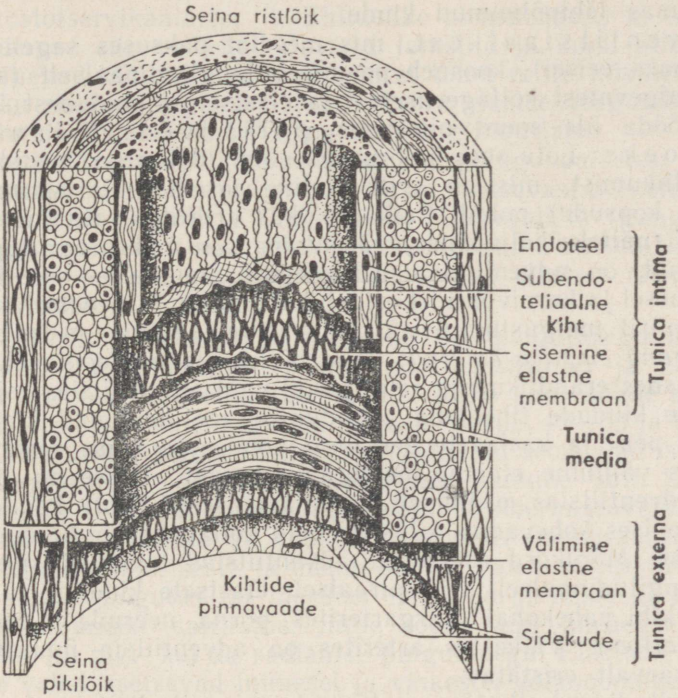
Elastsetele arteritele perifeerses suunas järgnevad muskulaarsed arterid reguleerivad oma alaliselt muutuva seinapinge või valendiku suuruse kaudu kehaosadele ja organitele suunatavat verehulka (verd jaotavad arterid); samuti toimub neis vererõhu alandamine nii, et veri jõuaks kapillaaridesse enamvähem ühesuguse rõhu (20—30 mm Hg) all, vaatamata nende kaugusele südamest. Nende seintes on domineerivateks koelisteks elementideks silelihasekiud; viimaste kontraktsiooniseisundist ehk toonusest sõltub arteri valendiku suurus. Vastandina elastsetele arteritele on muskulaarsed arterid tavaliselt isekeskis anastomoseerunud. Anastomooside esinemise puhul võib vigastatud soont asendada tema naaber, mis sel puhul laieneb. Järgnevalt vaatleme arterite kumbagi liiki eraldi.

Muskulaarsed arterid. Lihaste ja naha, vähemal määral ka teiste organite arteriaalne süsteem sisaldab väikese ja keskmise kaliibriga lihaselisi artereid ning suurema läbimõõduga elastseid artereid. Üksikasjus aga on iga kehaosa ja organi arterid väga erineva ehitusega.

Lihaseliste ehk muskulaarsete arterite rühma kuulub enamik artereid. Nende seina moodustavate kestade ehitus sõltub arteri kaliibrist, kuid üldiselt domineerivad siin ehituslike elementidena silelihasekiud (joonised 27 ja 29). Hoopis väikestes arterites koosneb intima vaid endoteelkihist ja ka sisemine elastne membraan on siin veel kujunemas: ta koosneb ainult võrgustunud pikikiududest, mis peenenedes ja oma spetsiifilist värvuvust kaotades aegamööda arteriooli ja kapillaari basaalmembraaniks üle lähevad. Arteri diameetri suurenedes ilmub endoteelkihi ja sisemise elastse membraani vahele longitudinaalsetest kollageensetest ja elastsetest kiududest ning korrapäratult tähekujulistest, vahetult subendoteliaalselt paiknevatest rakkudest koosnev kiudkiht. Siinsete subendoteliaalsete rakkude pidev kiht jätkub ka elastsetes arterites ja südames; kapillaaride kohal muutuvad nad adventitsiaalrakkudeks. Mainitud rakud on regeneratiivsete protsesside kandjaiks (kambiaalsed elemendid) kui ka kollageensete, elastsete ja silelihasekiudude ning endoteelirakkude (?) moodustajaiks. Harvemini leiduvad intima kiudkihis ka vähesed longitudinaalsed silelihasekiud. Intima ja meedia vahel asetsev elastne piirkiht omandab arteri kaliibri suurenedes akendunud membraani ilme, mis preparaadis (postmortaalselt) on alati kurdunud. Elusorganismil esinevad sellised (valendiku suunas lamedad ja lihaskesta vastu

teravaharjalised) kurrud oletatavasti üksnes soonekrambi puhul. Mõnikord võib sisemine elastne membraan esineda mitmekordsena.

Meedia koosneb muskulaarsetes arterites spiraalselt paiknevatest silelihasekiududest ja vähestest elastsetest kiududest, millede peamine suund on siin samuti tsirkulaarne; väiksemal osal elastsetest kiududest on radiaalne paigutus. Väikestes arterites suureneb lihasekiudude kihtide arv paralleelselt soone diameetri



Joonis 29. Lihaselise arteri seina ehituse skeem. (Möllendorffi järgi, ümber joonistatud.)

suurenemisega, võrdudes umbes 100-mikronise diameetriga arterites 1—4-ga ja tõustes suuremates arterites üle 30. Ka elastsed kiud muutuvad soone suurenedes tugevamaks ja võivad lõpuks ka üksikuteks membraanideks ümber kujuneda. Eriti kehtib see meedia väljaspoolse kihi kohta. Lihaselisi artereid, millede meedia väliskiht meenutab ehituslikult elastseid artereid, nimetatakse hübriidseteks arteriteks.

Kõhuõõne organite arterite meedias on lihasekiud koondunud tavaliselt kolmeks kihiks, milledest vahelmine on tsirkulaarne ja sellest sees- ning väljaspool asetsevad kihid longitudinaalsed (K. B. Berdongarov, 1953).

Lihasekiudude üldisem paigutus muskulaarsetes arterites on (paremale või vasakule pöörduvalt) spiraalne, kusjuures spiraalide tõusunurga suurus väga erineb. Kui spiraalide tõusunurk on 45°-st väiksem, siis näib lihaskest (meedia) arteri ristlõikes koosnevat tsirkulaarsetest kiududest, suure tõusunurga korral aga paistavad lihasekiud lõigus longitudinaalsetena. Spiraalse kuluga lihasekiudude kõrval leidub lihaseliste arterite meedias ka mitmes eri suunas läbipõimunud kiude.

Adventitsiaalkest, mis meediat paksuses sageli ületab (eriti paks veisel), koosneb peamiselt longitudinaalselt (spiraalselt) kulgevatest kollageensetest ja elastsetest kiududest, minnes aegamööda üle soont piiravaks periadventitsiaalseks sidekoeks. Lõtv seos ümbrusega võimaldab arteri teatavamääralist liikumist, mis on eriti oluline jäsemete ja siseorganite (soolte, kopsude) puhul. Paikades, kus arteritel välimine sirutus puudub (näiteks koljuõõnes) või kus nad on ümbrusega tugevasti seostunud, on adventitsiaalkest nõrgalt arenenud.

Inimesel ja karnivooridel esineb katkendlikult meedia ja adventiitsia piiril mulgustunud välimine elastne membraan (*membrana elastica externa*), kuid põllumajandusloomadel leidub teda üksnes erandlikult ja selgi puhul vaid adventiitsias esinevate elastsete kiudude tihedama koondumise teel tekkinud kihi näol. Hobuse pea- ja kaelaarterites ning hobuse ja veise eesjäsemete arterites välimine elastne membraan puudub. Üldse on elastsed kiud adventiitsias peamiselt meediapoolsesse kihti koondunud; väljaspoolses kohevamas kihis on neid kollageensete kiudude kõrval vähe. Mõnikord asetsevad adventiitsias leiduvad silelihasekiud longitudinaalselt või spiraalselt elastsete kiudude ja kollageense kihi vahekohal (pärgarterites, põrna, neerude ja mesenteriaalarterites). Väikestes arterites on adventiitsia ümbritsevast koest vaevalt eristatav.

Longitudinaalselt, täpsemalt vastassuunaliselt spiraalselt kulgevad kiulised elemendid arteri seina sisemises ja välimises kestas tõkestavad arteri liigset venimist pikkuses ja keskmine kest reguleerib lihaselistes arterites eeskätt soone diameetrit.

Ühenimelised veresooned võivad liigiti oluliselt erineda. Nii näiteks moodustub pulmonaalarteri lihaskest inimesel tsirkulaarselt, põiki ja longitudinaalselt paiknevatest lihasekiududest, veisel ja meriseal seevastu on nende paigutus spiraalne, kuna aga kassi kopsuarteri lihaskest moodustub sisemisest tsirkulaarsest ja väljaspoolsest longitudinaalsest kihist. Olulisi erinevusi arteri ehituses tingib tema kuuluvus erineva pikkusega ringesse (näiteks ühelt poolt jäsemete arterid ja teiselt poolt pärgarterid). Mõlemais peavad vererõhk ja verevoolu kiirus kohanema kapillaarides valitsevate tingimustega, kuid ühel juhul tekib kohanemine pikal teekonnal, teisel juhul (pärgarterid) aga suhteliselt järsku.

Liigiliste erinevuste kõrval esinevad arterite seina ehituses

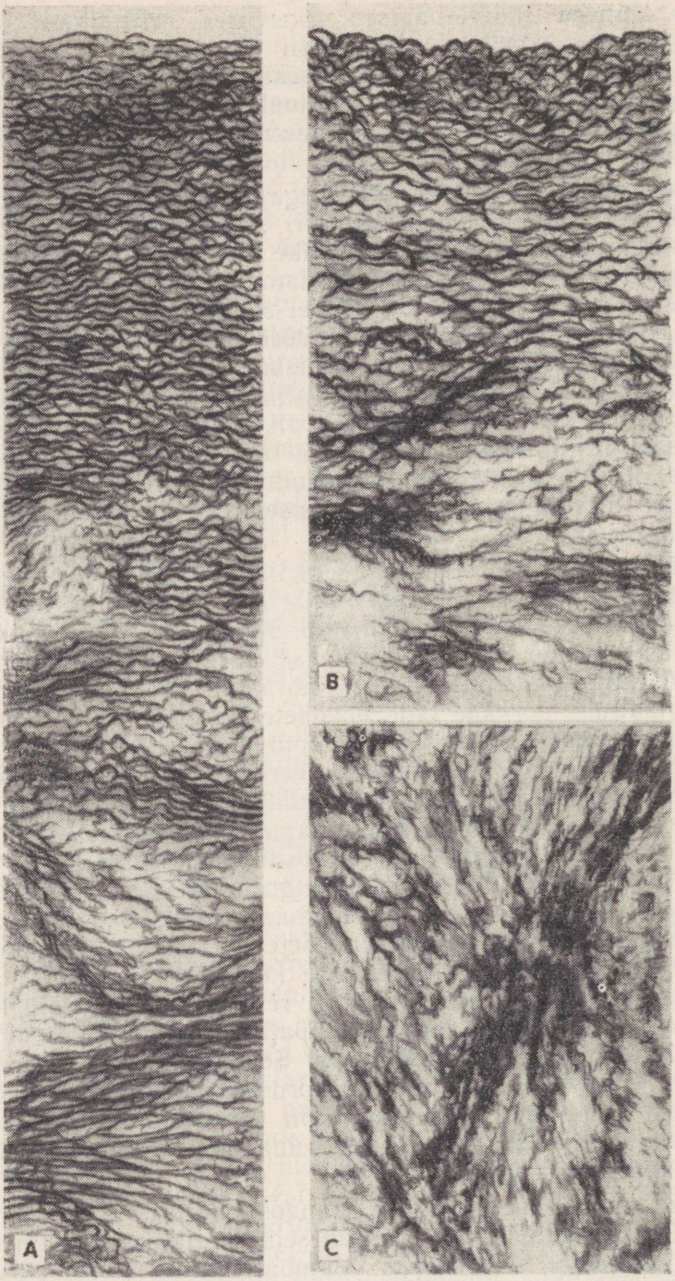
sageli ka olulised individuaalsed erinevused, eriti lihaseliste ja elastsete arterite vahelistel aladel. Nii võib ühe ja sama arteri teatav ala kuuluda kord muskulaarsesse, teisel sama liiki loomal aga elastsesse tüüpi. Sellised ehituslikud erinevused on ühelt poolt tingitud erinevustest hemodünaamikas ja teiselt poolt ka looma erinevast vanusest.

Elastsed arterid. Kollaka värvusega elastsete arterite hulka kuuluvad aort, brahhiokefaalühistüvi, subklaavia, ühiskarotiidarter, kostotservikaalarter jt. Ehituslike elementidena ja talitluslikult asuvad siin esikohal elastsed lamellid ja kiud. Silelihasekiud esinevad küll ka siin, kuid nad ei toimi mitte niivõrd soone valendiku suuruse reguleerijaina, kuivõrd elastse võrgustiku pingutajaina ja sel teel soone seina elastsuse muutjaina.

Suhteliselt paks intima koosneb siin polügonaalsetest rakkudest moodustuvast endoteelist ja selle all asetsevast peenefibrillilisest koest koos hulgaliste käävjate või tähekujuliste (Langhansi) rakkudega ning üksikute silelihasekiududega. Elastsete kiudude võrk tiheneb meedia piiril, tüüpilist sisemist elastset membraani moodustamata.

Meedias domineerivad kontsentrilise paigutusega akendunud elastsed membraanid (*membranae fenestratae*) ja elastsete kiudude võrgust moodustunud plaadid. Kahe kuni kolme mikroni paksusi elastseid membraane on inimesel aordis 40—65 ja hobusel ligi 100. Mainitud kontsentrilised membraanid seostuvad isekeskis õhemate plaatide, põrkade või elastsete kiudude abil. Elastsed membraanid ei esine mitte kogu soont ümberhaaravaina, vaid omavahel terava nurga all anastomoseeruvate membraanitükikestena. Membraanidesiseste ja membraanide vahel asetsevate elastsete kiudude paigutus on meedias nagu aordi teisteski kihtides vastandsuunaliselt spiraalne, mille tõttu sein üheaegselt võib kohaneda nii piki- kui ka radiaalse pingutusega. Elastsete membraanide vahel asetsevad inimesel ja väikestel koduloomadel hargnevad silelihasekiud. Kinnitudes elastsetele plaatidele ja toimides nende pingutajatena, on neil elastsete kiududega ligikaudu analoogilise suunaga paigutus. Hobuse ja veise aordis seevastu lõpevad elastsed membraanid teatavates paikades, asendudes samas neile kinnituvate silelihasekiududega. Seega on siin lihasekiud rühmitunud isekeskis ja nende vahekord elastsete plaatidega on nagu lihasel kõõlusega. Lihasekiud on veise aordis koondunud seina kesk- ja välisossa. Sisemises seinakolmandikus lihasekiud peaaegu puuduvad.

Aort on veisel elastne üksnes rinnaosas. Diafragmast umbes 4 cm ette- ja tahapoole muutub aordi seina ehitus segatüübiliseks ja veelgi kaugemal lihaseliseks. Lambal ulatub aordi elastset tüüpi ehitus diafragmast umbes 4 cm võrra tahapoole; edasi järgneb segatüübiline ehitus (K. B. Berdongarov, 1953).



Joonis 30. Kaelkirjaku (A) ja veise (B) aordi ristlõiked ning veise pulmonaalarteri seina elastne tähtpõimik (C). (Goetzi järgi.)
Suurendus on kõikidel joonistel ühesugune.

Veise pulmonaalarteris on elastne kude koondunud soone välispinnaga paralleelselt asetsevateks lamedateks tähtpõimikuteks, mis on omavahel seotud silelihasekiududega (joonis 30).

Adventiitsia on elastsetes arterites suhteliselt õhuke ja moodustub peamiselt longitudinaalses suunas kulgevatest kollageensetest kiududest. Selgesti eristatav väline elastne membraan siin puudub. Adventiitsias võivad esineda ka longitudinaalsed silelihasekiud.

Veenid

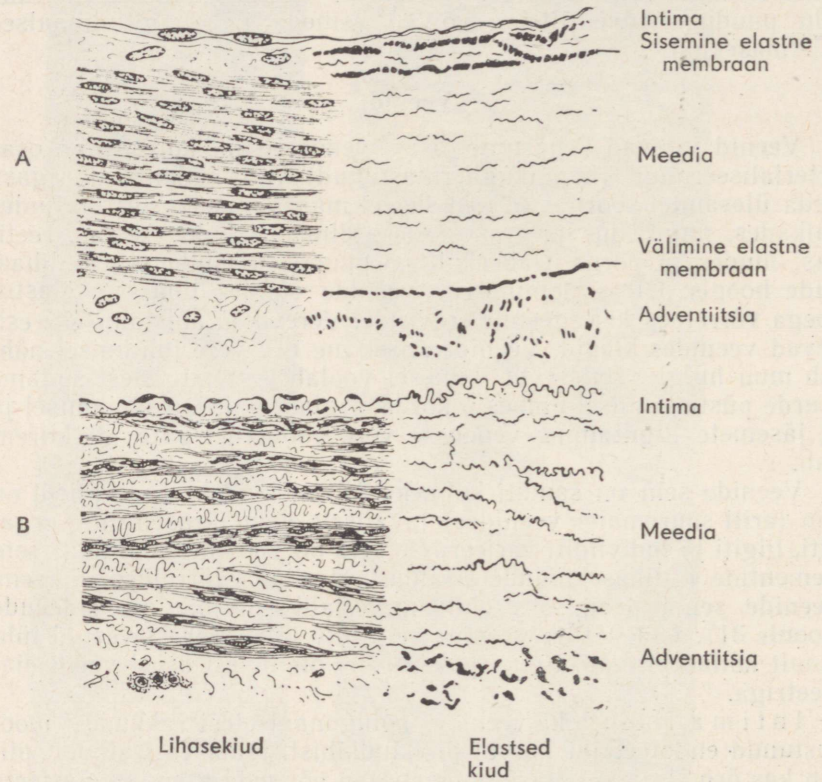
Veenid juhivad keharinge osas venoosse ja kopsuringe osas arterialiseerunud (hapnikuga rikastunud) vere südamesse tagasi. Seda ülesannet sooritavad nad suurel määral passiivselt. Paljudes paikades, nagu ajus ja ajukestades, silma vaskulooskestas, reetinas, luudes ja põrna trabeekulites, puudub veenide seinas lihaskude hoopis. Üldse domineerib veenide seinas lihas- ja elastse koega võrreldes kollageenne sidekude. Verevoolu abistamiseks esinevad veenides klapid. Veenide passiivne osa vere juhtimisel nähtub muu hulgas sellest, et inimesel voolab veri jalgadest südame juurde püstiseismisel umbes 6 korda aeglasemalt kui lamamisel ja et jäsemete liigutamine venoosse vere voolu märgatavalt kiirendab.

Veenide sein on samuti kolmekestaline, kuid kestade piirid on siin (eriti suuremates veenides) tavaliselt ebamäärased ning organiti, liigiti ja indiviiditi varieeruvad. Ka on veenide seina elastsete elementide ja lihasekiudude sisaldus arteritega võrreldes väiksem. Veenide seina peamiseks ehitusmaterjaliks on kiuline sidekude (joonis 31). Üldiselt on veenide sein lõtv ja seepärast veenid tühjunult kollabeeruvad. Seina paksusel ei ole otsest seost veeni diameetriga.

Intima koosneb ka veenides polügonaalsetest rakkudest moodustunud endoteelkihi kõrval pikikiudkihist, mida väljastpoolt piirab kas õrn sisemine elastne membraan või seda asendav elastsete kiudude tihe võrk. Vastandina lihaselistele arteritele on sisemine elastne membraan siin alati kurdumata. Suuremates veenides leidub pikikiudkihis üksikuid longitudinaalseid või viltu kulgevaid silelihasekiude.

Meedia on suhteliselt varieeruva ehitusega, olles aga üldiselt kiulise sidekoe rikas. Ta on korrespondeeriva arteri meediast õhem. Väikestes, alla 100-mikronise diameetriga veenides puuduvad lihasekiud peaaegu üldse. Lihas- ja elastse koe rikkamad on ainult jäsemete veenid ja portaalveeni suuremad harud. Seejuures on kiulistel elementidel veenide meedias mitmekesine (longitudinaalne, tsirkulaarne ja spiraalne) kulg. Lihasekiud on koondunud eeskätt intima naabrusesse. Klappide läheduses on veenid lihasekiudude poolest vaesemad kui klappideta osades. Samuti on lihase-

kiude vähem saatearteripoolsel veeni küljel; ka veeni kogu sein on siin õhem. Üldiselt muutub lihasekiudude sisaldus veenide seinas juba lühikeste distantside tagant väga oluliselt. Elastsed kiud esinevad elastsete võrkudena, harvemini õrnade membraanidena. Elastsete elementide hulk kasvab südamelähedastes veenides.



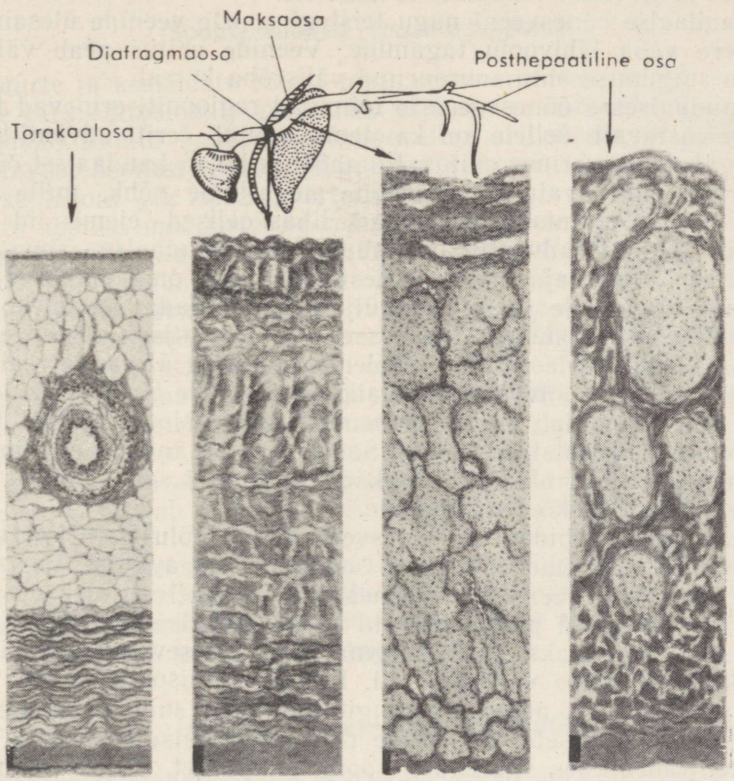
Joonis 31. Lihaselise arteri (A) ja veeni (B) ristlõiked. (Peterseni järgi.)

Adventiitsia on veenide kõige paksem kest. Pikuti paiknevate kollageensete ja elastsete kiudude kõrval sisaldab ta suuremates veenides ka hulgaliselt longitudinaalselt kulgevaid silelihasekiude (eriti kõhuõõne ja maksa veenides).

Veenide kardiopetaalselt avanevad (vere tagasivoolu tõkestavad) poolkuujad klapid on paariti teineteise vastas asetsevad intima duplikatuurid, mis endoteelkihi all sisaldavad õhukest sidekoelis-elastset kihti; viimases võivad mõnikord leiduda ka üksikud silelihasekiud. Kesknärvisüsteemi, kopsude, neerude, emaka,

luude jt. veenides klapid puuduvad; samuti pole neid väga väikestes (alla 1—1,5 mm diameetriga) veenides.

Konkreetse pildi saamiseks veenide ehitusest ja nende ehitust tingivatest teguritest kirjeldame järgnevalt kaudaalse õõnesveeni struktuuri (joonis 32).



Joonis 32. Veise kaudaalse õõnesveeni eri osade ehitus. (B o n - g a r t z i järgi, skematiseeritud.)
Meedia on märgitud musta nelinurgaga. Intima asetseb joonise allküljel. Suurendus on esimesel, kolmandal ja neljandal joonisel 45-kordne ja teisel joonisel 140-kordne.

Intima on kõikide koduloomade kaudaalse õõnesveeni rinnaosas tugevam kui abdominaalosas. Samuti on lugu sisemise elastse membraaniga. Subendoteliaalne kiht, mis on rinnaosas ja maksa kohal sidekoeline, tagapool aga sidekoelis-lihaseline, esineb üksnes veisel, hobusel ja koeral, mitte aga lambal ja seal. Meedia on rinnaõõnes veisel, lambal ja seal sidekoeline, hobusel ja koeral aga leidub siin ka üksikuid tsirkulaarseid lihasekiude. Abdominaal-

osas on meedia kõikidel loomadel sidekoelis-lihaseline ja ta paksus kasvab distaalses suunas. Meedia koos intimaga on veisel adventiitsiast rinnaosas 3 korda ja maksa kohal umbes 70 korda õhem. Seega on ka siin kõige paksemaks veeni seina kestaks adventiitsia. Ühtlasi vastab see kest oma ehituselt kõige suuremal määral veeni funktsionaalsetele nõuetele.

Kaudaalse õõnesveeni nagu teistegi suurte veenide ülesandeks on vere vaba läbivoolu tagamine. Veenide ehitus peab vältima nende sulgumise ohtu suurenenud välisrõhu korral.

Kaudaalsesse õõnesveenisse toimivad regiooniti erinevad tegurid ja vastavalt sellele on ka tema seinal (eriti adventiitsial) soone alaosades erinev ehitus. Rinnaõõnes hoiab kaudaalset õõnesveeni pidevalt avatuna rinnaõõne negatiivne rõhk, mille tõttu veeni kollabeerumist tõkestavad lihaskoelised elemendid siin (koduloomadel) adventiitsias puuduvad. Kaudaalse õõnesveeni torakaalosal on vaja ühest küljest järgneda oma pikkuses diafragma liigutustele ja teisest küljest võimaldada südamekodade kontraktsiooni momendil venoossel verel ajutiselt deponeeruda veeni südamelähedases osas. Mõlema mainitud ülesande realiseerimist tagab siin adventiitsias paiknev tugevate elastsete kiudude võrk, mis võimaldab veeni pikenemist inspiratsiooni ajal ja tema lühenemist ekspiratsiooni puhul. Sama võrk kohandab veeni mahtu siia suunatud vere erinevate hulkadega, ilma et selleks oleks vaja seinasiseseid lihaskoelisi elemente.

Diafragmat läbides on õõnesveen selle kõõlustsentriga tugevasti kokku kasvanud, mis tagab soone püsivat avatust. Vastavalt sellele koosneb veen siin üksnes kollageensetest elementidest. Isegi elastsed kiud puuduvad siin soone kõikides kihtides. Kõhuõõnes, eriti aga maksa ja diafragma vahel asetsev õõnesveeni osa on korduvalt suure välisrõhu all. Kollabeerumisohtu väldib veen tema adventiitsias peamiselt longitudinaalses suunas paiknevate lihaseliste ja elastsete elementide (lihaselis-elastse süsteemi) abil, mis kontraheerudes suurendab soone pikipinget. Kõige võimsam on mainitud lihas- ja elastsest koest koosnev adventitsiaalkest õõnesveenis maksa kohal ja mäletsejalistel jätkub ta ka posthepaatilistes õõnesveeni osades, seejuures perifeeria suunas pidevalt õhenedes. Teistel koduloomadel kaob lihaskude õõnesveeni posthepaatilise osa adventiitsias, asendudes algul elastse ja hiljem kollageense koega. On tõepärane, et lihas- ja elastsest koest koosnev adventiitsia esineb ruminantidel õõnesveeni distaalsetes osades eesmagude erinevast täitumisest ja nende jõulistest kontraktsioonidest tingitud rõhu tagajärjel. Seda oletust tõendab muu hulgas asjaolu, et adventitsiaalne lihaselis-elastne süsteem areneb lõplikult välja vaid mäletsemise alguseks ja et mäletsejaliste paaritus veenis (*v. azygos*) analoogiline adventiitsia hakkab välja kujunema alles siis, kui loom koresöödale üle läheb (G. Bongartz, 1958).

Peale kaudaalse õõnesveeni rinnaosa puudub lihaskest või see on nõrgalt arenenud ka kõikides teistes rinnaaõõne ja rinnakorvi seina veenides. Seevastu portaalringe veenides on hästi välja kujunenud nii tsirkulaarne kui ka longitudinaalne lihaskiht (K. B. Berdongarov, 1953).

Soonte sooned (*vasa vasorum*)

Suurte ja keskmiste (üle 1 mm) veresoonte sein toitub soontesisese vere (difusiooni) kõrval ka väikeste veresoonte kaudu, mis pärinevad soonte naabruses kulgevatest arteritest või väljuvad toidetavast soonest enesest. Kummagi (sisemise ja välimise) nutritiivse tsooni piir asetseb arteritel meedias ja veenidel intimas. Soonte sooned moodustavad adventiitsias pikasilmalise võrgu ja viimasest väljuvad harud suunduvad kas radiaalselt või tsirkulaarselt kulgedes meediasse. Intima koos meedia seespoolse kihiga püsib arterites tavaliselt soontevabana. Soonte soonte veri valgub kapillaaristikust väikestesse veenidesse, veenide puhul aga mõnikord ka otseselt toidetava veeni enda valendikku. Soonte sooni on rikkalikumalt lihaselistes kui elastsetes arterites. Suuremate veresoonte seinas esineb ka lümfisooni.

Et soone sein denudatsiooni (periadventitsiaalkoe kõrvaldamise) korral ära ei sure, siis järeldub sellest, et tsirkuleeriv veri mõnevõrra suudab toita ka soone väliskihti (välimist nutritiivset tsooni).

Häired soonte soonte kaudu toimuvas verevarustuses tingivad soone seinas patoloogilisi muutusi (lihasekiudude degeneratsioon ja nende asendumine kiulise sidekoega, soone seina paksenemine, trombi tekkimine soone valendikus jne.).

Arterite ja veenide erinevusi

Karakteersemad arterite ja veenide vahelised ehituslikud erinevused on järgmised: 1) arteril on korrespondeeriva veeniga võrreldes väiksem (tapetud loomadel veretühi) valendik ja paksem sein; 2) arterite ristlõige on sõõrjas, veenidel enamasti ovaalne või (kollabeerunud soontes) korrapäratu kujuga; 3) lihaselis-elastne kest (meedia) on arterites paksem ja kompaktsem kui veenides ning enamasti sisemisest ja välimisest kestast elastsete membraanide kaudu selgesti eraldatav; 4) sisemine elastne membraan on postmortaalses seisundis olevas arteris pikikurruline, kuid analoogiline membraan veenides esinedes on kurdumata; harilikult aga ta veenides hoopis puudub; 5) soonte sooned ulatuvad arterites tavaliselt vaid meedia väliskihini, veenides aga sageli kuni intimani; 6) endoteelirakud on arterites piklikumad ja vähem sakiliste piirjoontega kui veenides.

Arteriovenoossed anastomoosid

Homoiotermsete ehk soojavereliste organismide kehas leidub kõikjal selliseid paiku, kus arterid avanevad veenidesse kapillaaride kõrval ka otseselt, nii et veri võib kasutada kord otsest, kord (arteriovenoosse anastomoosi suletuse puhul) kapillaaristikukaudset teed.

Eristatakse lihtsaid arteriovenoosseid anastomoose, kus sirge või väänilise kuluga anastomoosharul (sildanastomoosil) on tavaline arteri seina ehitus, ja komplitseeritud ehitusega arteriovenoosseid anastomoose, kus anastomoosharu seinal on karakteerselt muutunud ehitus. Komplitseeritud arteriovenoossed anastomoosid jagunevad omakorda sulgearterite tüüpi arteriovenoosseteks anastomoosideks ja gloomusetüübilisteks anastomoosideks (joonis 33).

Lihtsamaina esinevad anastomoosid mao submukoosas, kus arterite anastomoosharud vahetult veenideks üle lähevad. Nende valendiku diameeter kõigub siin 100 ja 200 mikroni vahel. Üleminekupaigas on arter silelihasekiududest rõngjalt ümbritsetud. Taolisi, kuigi mõnevõrra erinevaid anastomoose leidub ka sooles, neerudes, süljenäärmetes ja mujal.

Sulgearterites esineb endoteeli ja sisemise elastse membraani vahel tugev longitudinaalsetest silelihasekiududest ning nende vahel paiknevast elastsest võrgust moodustunud kiht, mis kas ümbritseb soont või ulatub longitudinaalse padjandina soone valendikku. Longitudinaalsetest lihasekiududest kujunenud (funktsionaalse) kihi esinemise tõttu moodustab anastomoosharu valendiku diameeter sulgearteri kogu diameetrist kõigest $^1/_3$ kuni $^1/_4$, kuna tavalistes arterites on analoogiline vahekord vastupidine. Erinevates organites kõigub sulgearteri valendiku diameeter 10 ja 200 mikroni vahel. Padjandi lihasekiudude ja arteri tsirkulaarsete lihasekiudude üheaegse kontraktsiooni tagajärjel aheneb või sulgub täielikult soone valendik. Tavalistes väikestes arterites tõkestab sisemine elastne membraan soone täielikku sulgumist: minnes üle pikikiududeks, peab ta oma suureneva elastse jõuga vastu lihaskesta edasisele survele. Pikikiududega varustatud sulgearter suubub õhukeseseinalisse sinusoidset tüüpi veeni kas otseselt või sulgearteri lehterja külgava kaudu. Sulgearterid esinevad kopsudes, pleuras, epikardis, maksakihnus, diafragmas, keskmetes jm. Nende ja gloomusetüübiliste arteriovenoossete anastomooside vahel on huigaliselt üleminekuvorme. Üksikud sulgearterid asetsevad ka nende arterite teedel, mis otseselt veenidesse ei avane.

Gloomusetüübilisi ehk organoidseid arteriovenoosseid anastomoose karakteriseerivad nende anastomoosharude (ühe või mitme) vääniline (päsmakest moodustav) kulg ja epiteelitaolistest (epitelioidselt modifitseerunud) lihaserakkudest koosneva kihi esinemine arteriaalse segmendi seinas. Anastomoosharud avanevad ühte või mitmesse õhukeseseinalisse



Joonis 33. Arteriovenoossete anastomooside ja gloomusorganite tüüpe. (W a t z k a järgi.)
A — arteriaalsest ja venoossest osast koosnev sildanastomoos; *B* — arteriovenoosne anastomoos epitelioidrakulise meediaga, mis moodustab anastomoosi valendikku ulatuvaid padjandeid; anastomoosist väljuvad üksikud harud; C_1 — veeni suubuv gloomusorgan; C_2 — sama organ roti saba distaalsest osast 270-kordsel suurendusel; D_1 — arterioolidesse või kapillaaridesse avanev gloomusorgan; D_2 — efferentse arteriooli vahendusel kapillaaristikuks üleminev gloomusorgan; D_3 — vasika saba distaalsest osast pärinev gloomusorgan 270-kordsel suurendusel; sisenev arter omandab gloomuses epitelioidse meedia ja samas hargneb ta; gloomusest lahkuvad (paremale) kaks väikest arterit ja arterioolid või (vasakule) kapillaarid.

laia veeni. Gloomustesse on koondunud baro- ja kemoretseptorid ning samuti sulguvad siin anastomoosharud epitelioidrakkude pundumise teel. Teiselt poolt nähakse epitelioidrakkudes üle kogu keha hajutatud, väiksekaliibrilistes arterites paiknevat atsetüülkoliinnääret, mille nõrel (atsetüülkoliinil) on vasodilatatoorne toime. Oletatakse, et sellise süsteemi varal toimub töötavate ja soikuvate organite verevarustuse paikne regulatsioon.

Enne päsmakesse tungimist jaguneb arter tavaliselt kaheks haruks, milledest üks läheb üle kapillaaristikuks, teine aga suundub aferentse arterina päsmakesse, mida ta läbib hargnematult või 2—4 haruks jagunenult. Aferentne arter läheb üle paksu seinaga, kuid väikese valendikuga anastomooskanaliks ehk anastomoosi arteriaalseks segmendiks. Anastomooskanali sein moodustub piklikest või ümaratest heledaplasmalistest selgitamata päritoluga (lihasekiududega või Schwanni rakkudega geneetiliselt sarnastatavatest) epitelioidrakkudest. Kohal, kus algab anastomoosi venoosne segment, soone lihaskest kaob ja valendik muutub järsku laiemaks. Anastomoosi venoosne segment avaneb omakorda päsmakese pinnal asetsevasse eferentsesse veeni. Anastomoospäsmad on punakad, 200—300-mikronise diameetriga, väljastpoolt sidekoelise kihnuga kaetud moodustised, mis lõigus näivad ümaratena või ovaalsetena, meenutades mõnevõrra inimese higinäärmete päsmakesi. Anastomoospäsmakesi (*glomi*) leidub rikkalikult mokkade, kõrvade, jäsemete ja varvaste nahas, munasarjades, neerudes jm. Arteriovenoossed anastomoosid on rikkalikult varustatud vasomotoorsete (müeliinitute) ja aferentsete (müeliniseerunud) närvikiududega.

Arteriovenoossed anastomoosid aitavad kaasa paikse ja üldise vererõhu reguleerimisele, langetades vererõhku anastomooside avanedes või avardudes ja tõstes seda vere suunamisega läbi arterioolide ja kapillaaristiku, mis langeb kokku organi talitlusliku kõrgseisuga. Samuti reguleeritakse arteriovenoossete anastomooside kaudu hapnikusisaldust venoosses veres. Üksiku organi ulatuses reguleeritakse arteriovenoossete anastomooside kaudu organi alaosade verevarustust vastavalt nende alaliselt muutuva talitluse intensiivsusele.

Veresoonte innervatsioon

Kogu tsirkulatsioonisüsteemi talitlust ja tema füsioloogilise seisundi muutusi reguleerib vegetatiivne närvisüsteem. Selles koordinatsioonis on oluline tähtsus ka humoraalsel lülil (adrenaliini, ainevahetuse lõpp-produktide jt. näol). On mõistetav, et soonte seinas esineb hulgaliselt närvikiude ja -lõpmeid.

Veresooni saadab kõikjal adventitsiaalkestas paiknev müeliniseerunud ja müeliinitute närvikiudude põimik, milles esineb nii-

hästi vasomotoorseid kui ka sensiibleid kiude. Adventitsiaalpõimiku müeliniseerumata kiududest algab teine, meediasisene pleksus. Müeliniseerunud kiud on peamiselt sensiiblid.

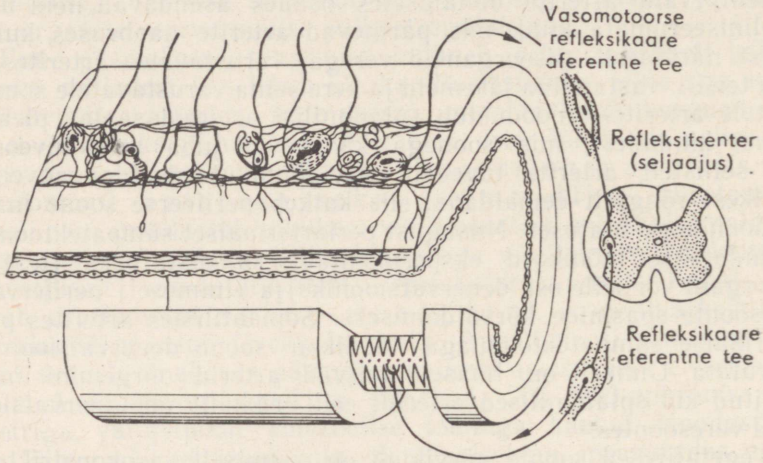
Vaskulaarinnervatsioonil on jäsemetes ja kere seinas kaks algusteed: tüvearterid saavad proksimaalselt närvikiude otse vertebraalganglionidest, kuid need kiud ei ulatu soone lõpphargusteni, vaid arterite distaalsetes osades asendavad neid uued müeliniseerumata kiud, mis pärinevad arterite naabruses kulgevatest närvidest. Siseorganeid verega varustavates arterites on lugu teisiti: vastandina jäsemeid ja kere seina varustavatele somaatilistele arteritele moodustub splanhnilisi artereid saatev pleksus üksnes kiududest, mis soonega kaasnevad juba selle tüveosas. Kui sellistelt arterite tüvedelt närvipõimikut sisaldav adventitsiaalkest rõngjalt eemaldada, siis katkeb perifeerse soone innervatsioon kogu ulatuses. Niisugust periarteriaalset sümpatektoomiat rakendatakse mõnikord eksperimentaalseks otstarbeks (teatava siseorgani või selle osa denervatsiooniks) ja (inimesel) perifeersete veresoonte spasmide kõrvaldamiseks. Somaatilistes arterites periarteriaalse sümpatektoomiaga täielikku soone denervatsiooni ei saavutata. Üldiselt on lihaseid toitvad arterid nõrgemini innerveeritud kui splanhnilised arterid; eriti rikkalik on innervatsioon naha veresoontes.

Vegetatiivsed soonte närvikiud on peamiselt vasokonstriktoorsed. Arteriaalses süsteemis oletatakse ka vasodilatatoorsete kiudude esinemist, kuid selliste kiudude üldisem levik on tänaseni tõestamata. Kindlasti esinevad nad üksikutes parasümpaatiilistes närvides, näiteks trummikeelikus (VII kraniaalnärvi haru).

Vegetatiivsesse närvisüsteemi kuuluvaid ganglionirakke leidub veresoonte seinas harva ja nende tihedus kahaneb jäsemete suunas. Viimane asjaolu on seletatav vegetatiivse närvisüsteemi embrüonaalse arenguga: rakulised elemendid emigreeruvad veresoonte seina mööda kesknärvisüsteemist perifeerses suunas, jõudmata jäsemete distaalsete veresoonteni; viimasteni jõuavad üksnes närvikiud.

Aferentsed närvid algavad peamiselt adventitsiaalsetes lümfiruumides asetsevate mitmekujuliste (angio-) retseptoritena, mis oma talitlusele vastavalt jaotatakse presso- ja kemoretseptoriteks. Vererõhu tõusu või languse kaudu erutuvad pressoretseptorid esinevad osalt vabade nööpjate, öösjate, põõsjate või võrkjate lõpmetena, osalt inkapsuleerunud, Vater-Pacini kehakesi meenutavate mitmekesiste struktuuridena (joonis 34). Vere koostise muutustest erutuvad kemoretseptorid karakteriseeruvad nn. Kargeri kehakestena arteriaalse kapillaaristiku (arteriaalse «imevõrgu») sisaldusega ja koosnemisega kromafiinsetest ja sõmeratevabadest rakkudest. Väljastpoolt ümbritseb neid vahetult adventitsiaalne lümf ja seestpoolt kapillaaristiku kaudu arteriaalne veri. Nii toimivad nad tõenäoliselt sama-

aegselt ka lümforetseptoritena. Väiksemad (diameeter umbes 15 mikronit) neist on seotud otseselt kapillaaristikuga ja on sel puhul tuntud kapillaroretseptoritena. Angioretseptoreid esineb rikkalikumalt kere, pea, jäsemete ja siseorganite lihaselistes arterites, kuid (välja arvatud aort) inkapsuleerunud retseptsiooniorganeid leidub hõredalt elastset tüüpi arterites.



Joonis 34. Veresoonte seinas esinevate retseptoorsete ja efektoorsete närvilõpmete kuju ning paigutus. Joonise paremal poolel on näidatud vasomotoorse refleksi kulgemise tee üle seljaaju. (G. F. Ivanovi järgi.)

Veresoonte arenemist reguleerivad tegurid

Veresoonte karakteerset arenemist tingivad niihästi morfogeneetilised kui ka mehaanilised (hemodünaamilised) tegurid. Nende kahe faktori osatähtsuse eraldi uurimiseks jälgitakse soonte arenemist normaalse tsirkulatsiooni puudumise (südame kõrvaldamise) puhul ja erineva vererõhu ning verevoolu kiiruse (vere hulga) toimel. Kanalootel on tsirkulatsiooni alguseks veresoonte süsteem juba mõnevõrra kujunenud ja tema edasiarenemine ei lõpe mitte kohe pärast südame kõrvaldamist: uute kapillaaride teke jätkub rebukoti pinnal ja normaalsetena arenevad välja ka suured vitelliinveenid. Peamiste kehasiseste veresoonte diferentseerumine aga on südame puudumisel väga piiratud ja omfalomesenteriaalarterid ei arene sel puhul üldse.

Kujundavate faktorite toime seisukohalt eristatakse soonte arenemises kolme staadiumi. Esimene staadium sõltub üksnes geneetilistest faktoritest, teises staadiumis lisanduvad neile aegamööda kohanemuslikud tegurid ja kolmandas, soonte diferentseerumise

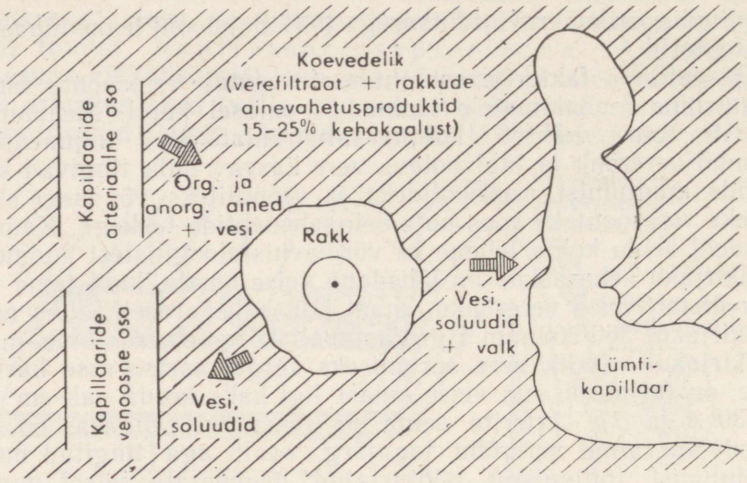
staadiumis, on määrava tähtsusega tsirkulatsiooni hemodünaamilised faktorid.

Geneetiliste faktorite osatähtsusele osutab veresoonte esmane kujunemine madalamatele loomadele omasel kujul. Mehaaniliste tegurite toime nähtub kollateraaltsirkulatsiooni kujunemisest: tõusnud vererõhk ja läbivoolava vere kasvav hulk tingivad kapillaaride muutumist arterioolideks ja veenuliteks või isegi suuremateks veresoonteks koos uute seinaelementide tekkega. Kaudseid tõendeid öeldu kohta leiame ka võrdlevhistoloogilistest andmetest. Kaelkirjaku keharaskus on lähedane veise omale, kuid tema vererõhk ületab veise vererõhku enam kui kahekordselt, olles noorel kaelkirjakul 360/260 mm Hg. Vastavalt kõrgele vererõhule, mis on kaelkirjakul vajalik vere surumiseks kõrgel asetsevasse kaela ja pähe, on tal aordi sein veise omast ligi kaks korda paksem (joonis 30 *A* ja *B*). Arterite seina paksenemine raugaeas on osalt samuti kasvanud vererõhu tagajärg, osalt aga tingitud meedia puudulikust toitumisest põhjustatud degeneratiivsetest muutustest. Samuti pakseneb veenide sein kroonilise äravoolutakistuse puhul ja ka siis, kui tükike veeni seinast transplanteeritakse arteri teele.

Hemodünaamilised faktorid määravad mitte üksnes veresoone suuruse ja ta seina paksuse, vaid ka seina histoloogilise ehituse. Hemodünaamika histogeneetilisele toimele osutab näiteks selliste loodete aordi seina ehitus, kellel endil süda puudub ja kel veri tsirkuleerib vaid paarisloote südame töö tagajärjel. Sel puhul on aort perifeerseks veresooneks ja tema elastne kude on asendunud lihaskoega. Samal ajal aga osutavad veresoonte (eriti arterite) seina ehituse järsud (lühikese distantsi tagant ilmuvad) muutused sellele, et mitte alati ei saa soonte ehituslikku omapära seletada üksnes mehaaniliste teguritega.

LÜMFISOONESTIK

Verega organisse kantud toitained ja hapnik pääsevad rakkude juurde ainult koevedeliku kaudu (joonis 35). Koevedelik on verefiltraat, millele lisanduvad rakkude ainevahetusproduktid. Kui vere ja koevedeliku vahel on osmootse rõhu diferents, võib koevedelikus lahustunud ainevahetusprodukte verekapillaaride venoosse osa kaudu verre pääseda. Kuid organi aktiivse talitluse puhul tasakaalustub sellise osmootse rõhu vahe laienenud kapillaaride kasvanud hüdrostaatiline rõhk. Kui koevedelikul poleks organist teist lahkumisteed, siis täituks töötav organ peatselt transudaadiga ja kujuneks ödeem (turse). Selline tursumine tekib näiteks katselooma jäseme distaalses osas, kui jäsemel kõik koed peale magistraalarteri ja -veeni ning luu on kinni seotud.



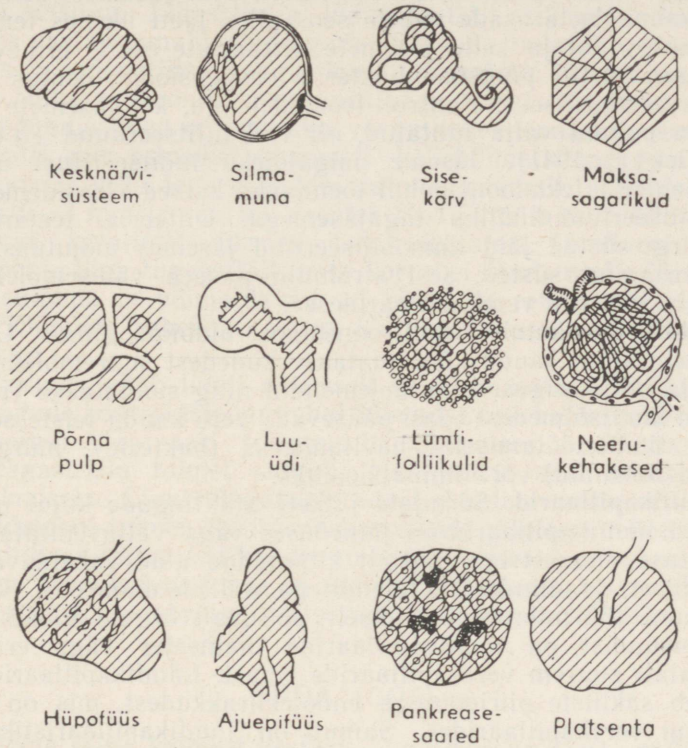
Joonis 35. Raku ainevahetusproduktide lahkumise teed.

Vedelike kogunemist organitesse välditakse lümfisüsteemi abil. Lümfisüsteem kõrvaldab organist liigse koevedeliku koos rakkude ainevahetuse lõpp-produktidega või koos rakkude poolt valmistatud spetsiifiliste ainetega. Läbi lümfikapillaaride seina pääsevad mitte üksnes vees lahustunud kristalloidid, vaid ka valgud (viimaste hulgas mikroobide toksiinid), lipiidid, korpuskulaarsed võõrkehad (nende hulgas patogeensed bakterid) ja rakurusud. Verekapillaarid seevastu hangivad koest tavaliselt üksnes kristalloidseid aineid. Kui koevedelikust resorbeeruvate ainete molekulid suurenevad, siis tõuseb nende eritumise osatähtsus lümfikapillaaristiku kaudu ja verekapillaaride kaudu lakkab selliste ainete lahkumine koevedelikust, millede molekulid on seerumalbumiini molekulide suurused.

Korpuskulaarsed elemendid rakurusude, söe- või tolmukübemete, bakterite jm. näol satuvad lümfikapillaaristikku väljastpoolt kas fagotsüteerivate rändrakkude vahendusel või (länemalt selgitamata viisil) otseselt. Viimasel juhul oletatakse aineosakeste üleminekut kas väikeste, lümfikapillaaride nõrga kahjustuse korral tekkivate avauste kaudu või endoteelirakkude endi teatavamäärale fagotsütaarse talitluse kaasabil.

Lümfisüsteem lümfikapillaaride ja lümfisoonte näol moodustab koevedeliku drenaažsüsteemi, mis saadab veresoonestikku peaaegu kõikides organites ja struktuurides. Lümfisüsteem puudub seal, kus puudub veresoonestik (joonis 36). Aga lisaks sellele pole ta arenenud ka sellistes organites või organite alaosades, kus teda asendavad teistsugused aeglaselt liikuva vedelikuga täidetud

ruumid (maksasagarikkudes Disse ruumid, tsentraalnärvisüsteemis tserebrospinaalvedelikku sisaldavad ruumid, sisekõrvas endo- ja peri-«lümfiga» täidetud ruumid) või kust koevedelik lahkub tänini veel tundmata teid mööda.



Joonis 36. Organeid ja struktuure, milledes lümfikapillaarid ja -sooned puuduvad. Lisaks nimetatud struktuuridele puudub lümfisüsteem ka sellistes organites või organite osades, mis on vaskulariseerimata (vt. joonis 23).
Skeem koostatud (meditsiinikandidaadi E. Kogermani kaasabil) literatuuriandmete põhjal.

Lümfisüsteem viib liigse ja saastunud koevedeliku kõrvalteed kaudu verre tagasi. Peale selle ülesande võtab ta osa ka organismi kaitsereaktsioonidest. Lümfisooned oma teel rinnajuhasse läbivad tavaliselt ühe, sageli aga 8—10 lümfisõlme. Üksnes erandlikult avanevad nad otseselt rinnajuhasse. Lümfi sattunud bakterite suhtes on lümfisõlmed väga efektiivsed bioloogilised filtrid, aidates samal ajal kaasa ka antikehade moodustamisele. Tuleb aga tähendada, et mõnel juhul võib lümfisüsteem infektsiooni levikut

ka soodustada. Selline olukord esineb siis, kui lümf sisaldab liiga palju toksilist materjali ja kui lümfivool on kiire ning ta rõhk suur (näiteks põletiku korral ja jäsemete liikumise puhul).

Bakterid ja nende toksiinid satuvad hõlpsasti lümfisüsteemi, mitte aga verekapillaaridesse. Küülikuil, kelle jäsemete distaalsete ja proksimaalsete osade vahele seos alles jäeti üksnes femoraalveresoonte näol ja kelle jäsemete distaalsete osade erinevatesse kudedesse süstiti püotsüaanbakterite suspensiooni, osutus kõrvaveeni veri steriilseks. Kontroll-loomadel aga, kel jäsemete lümfisüsteem polnud välja lülitatud, oli veri infitseerunud (Barnes ja Trueta, 1941). Jäseme paigaloleku inditseeritust akuutse bakteriaalse infektsiooni puhul tõendavad katsed kipssideme varal immobiliseeritud küüliku tagajäsemega. Difteeria, teetanuse ja maomürgi süsted jäid immobiliseeritud jäsemes mõjutuks, mitte aga strühniini süsted, sest strühniin pääseb väiksemolekuliilise ühendina vahetult verekapillaaridesse.

Esitatust nähtub lümfisoonestiku üldbioloogiline tähtsus: lümfisoonestiku kaudu kõrvaldatakse kudedest suuremolekulilised ained ja mitmesugused vormelemendid ning suunatakse (niivõrd, kui nad lümfisõlmedest edasi pääsevad) vere kaudu teistesse organitesse ümbertöötamiseks, hävitamiseks (bakterid), mürgitustamiseks (toksiinid) või eliminatsiooniks.

Lümfikapillaarid. Sõrmjate jätkete või lingude kujul umbselt algavad lümfikapillaarid on jämeduses väga väljavenitatavad ja ebaühtlase diameetriga: niitjalt kitsenenud alad vahelduvad siin sinusoidsete ja silinderjate laienditega, millede diameeter võib ulatuda kuni 100 mikronini. Üldiselt, sõltuvalt organi funktsionaalsest seisundist, on lümfikapillaaride diameeter väga erinev ja mitte alati suurem verekapillaaride omast. Lümfikapillaaride sein koosneb sakiliste piirjoontega endoteelirakkudest, mis on suuremad kui verekapillaarides. Samuti on lümfikapillaaristiku võrk suuremasilmaline kui verekapillaaristikul ja lümfikapillaaristiku sõlmpunktid asetsevad enamasti verekapillaaride poolt ümbritsetud koeosade keskel. Lümfikapillaarid ei ole ümbritsetud basaalmembraanist ega esine nende saatjaina Rouget' rakke. Lümfikapillaaride endoteel on eraldamatult liitunud ümbritsevate sidekoekiududega ja niiviisi, et koe turse puhul lümfikapillaarid püsivad avatuina. Endoteel on väga tundlik mehaaniliste, termiliste ja keemiliste mõjustuste suhtes: tema permeaablus muutub sel puhul ja rakkude vahele võivad ilmuda pilud.

Lümfisooned. Lümfikapillaarid lähevad isekeskis 2—9-kaupa liitudes üle lümfi koguvateks soonteks. Vastandina verekapillaaride ja veresoonte vahelisele üleminekule, mida markeerib lihasekiudude ilmumine, eristavad lümfisoont kapillaaridest peamiselt kaks tunnust: klappide ja õrna sidekoelise väliskatte ilmumine. Väikestes lümfisoontes lihasekiud puuduvad. Alles suuremate lümfisoonte (alates umbes diameetriga 0,2 mm) seinas on võrd-

selt veresoontega eristatavad kolm kesta (intima, meedia ja adventiitsia), eriti siis, kui seinas leidub lihaskude. Viimane loomadel aga sageli puudub. Isegi rinnajuhas võib hobusel lihaskude paiguti puududa. Hoopis rikkamad on lihasekiudude poolest inimese lümfisooned, millist asjaolu põhjendatakse inimese püstise seisuga. Lihaselistes lümfisoontes paiknevad lihasekiud meedias vastassuunaliste (diagonaale moodustavate) spiraalidena, intimas ja adventiitsias aga longitudinaalselt. Üldse on lümfisoonte ehitus regiooniti ja organiti väga erinev. Koguvad organisisesed lümfisooned on isekeskis võrgutaoliselt anastomoseerunud.

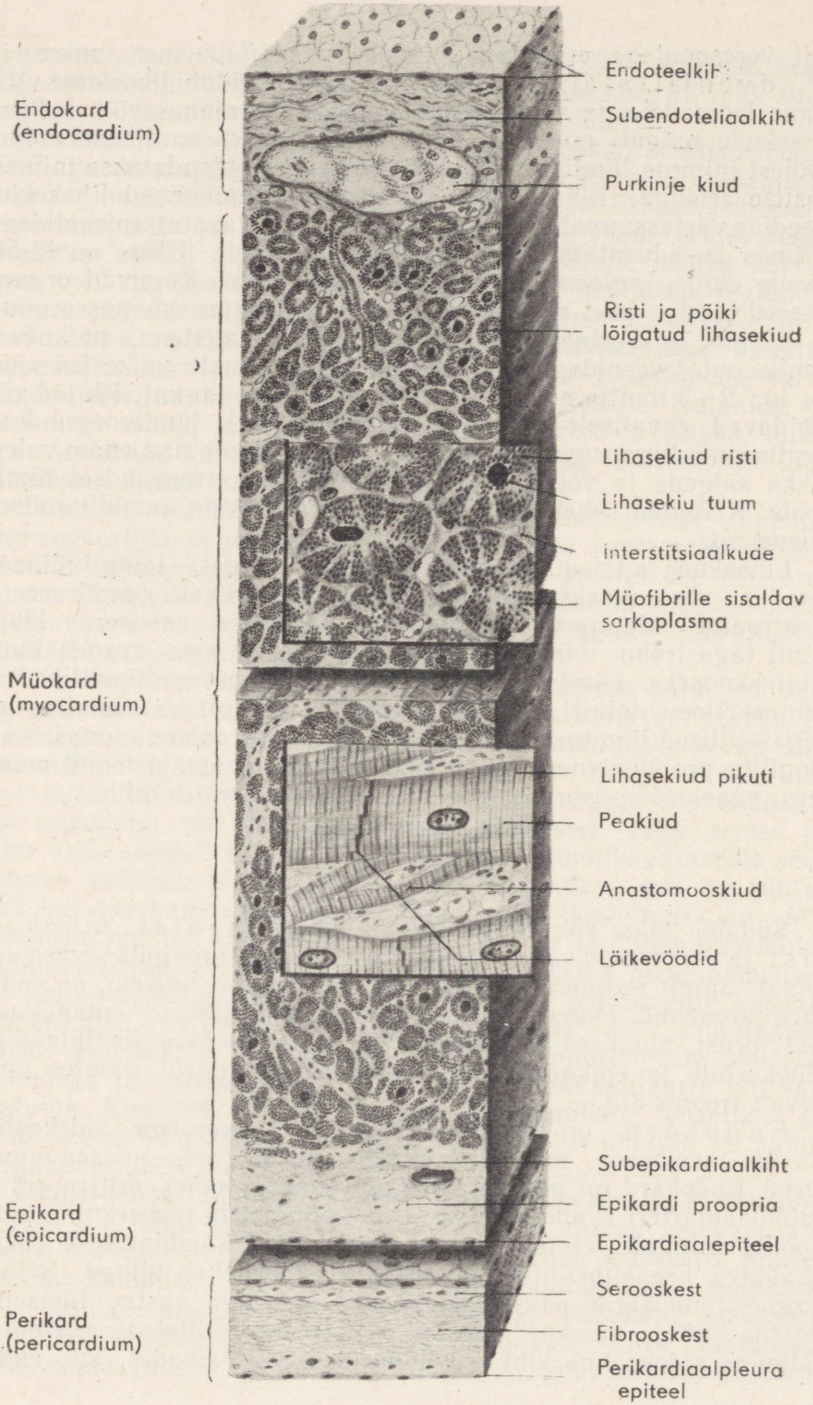
Klapid, mis esinevad enamasti kahehõlmalistena, paiknevad lümfisoontes veenidega võrreldes palju tihedamalt: väikestes soontes iga 2—3 mm ja suurtes soontes 1—1,5 cm tagant. Klapid võimaldavad tavaliselt üksnes tsentripetaalset lümfivoolu, kuid lümfisoonte liiga tugeva täitumise korral ei suuda nad enam valendikku sulgeda ja võimaldavad sel puhul ka retrograadset lümfivoolu. Klappide vahekohtadel on lümfisoonte sein ampullitaoliselt laienenud.

Lihaskude aitab lümfi aktiivselt edasi tõugata. Longitudinaalsete kiudude kontraktsiooni puhul lähendatakse kaks (perifeerne ja tsentraalne) klapipaari teineteisele. Seejuures perifeerne klapp lümfi tagasirõhu toimel sulgub, tsentraalne aga avaneb lümfi läbilaskmiseks. Lümf tõugatakse edasi meedias asetseva lihaskoe kontraktsiooni toimel. Röntgenoskoopiliselt jälgitavad lümfisoonte peristaltilised liigutused kanduvad edasi tsentraalses suunas. Analoogiline propulsiivne toime on skeletilihaste kontraktsioonil nende sees, vahel või naabruses asetsevate lümfisoonte lümfile.

SÜDA (*COR*)

Südame seina kolmest kestast — endokardist, müokardist ja epikardist — vastab ehituselt ja arengult veresoonte seinale ainult seesmine — endokard. Nagu veresoonedki, on endokard arenenud looteeas mesenhüümist ümbritsetud endoteliaalsest torust, müokard ja epikard aga nn. müoepikardiaalplaadist. Müokardile ja epikardile analoogilised struktuurid soontes puuduvad (joonis 37).

Endokard on regiooniti erineva paksusega sidekoelis-elastne membraan, milles on eristatavad soontele omased kihistused. Endokard on paksem südame vasakus pooles, eriti aordi ja pulmonaalarteri avade naabruses, ja kõige õhem trabeekulite peal. Soonte intimale vastab siin endoteel koos kambiaalseid rakke sisaldava peenefibrillilise ja sisemise sidekoelise kihiga. Sellele järgneb endokardi paksemais osades meediale vastav lihaselis-elastne kiht ja müokardi vastas asetseb adventiitsiaga võrreldav välimine sidekoeline kiht ehk subendokard. Paikades, kus endo-



Joonis 37. Südame seina ja perikardi histoloogiline ehitus. (Orig.)

kard on õhuke, eristuvad loetletud kihid raskesti. Subendokardiaalkiht on vere- ja lümfisoonte asupaigaks; samuti ulatuvad siia üksikud Purkinje kiud. Kodade ja vatsakeste piiril kui ka arterioosavades moodustab endokard südameklapid.

Südameklapid moodustuvad endokardi kaksiklehest, mida toetab tihedast sidekoest (kõõlusjas) põhi- ehk vahekiht. Viimane sisaldab (sea, koera ja kassi) aortaal- ja pulmonaalklappides ning klapisõlmekestes erilaadse kondroidse sidekoe saarekesi. Klappide vahekiht seostub kiudvõrudega ja atrioventrikulaarklapid oma vaba serva osas ka kõõlusniitidega. Nii semilunaar- kui ka atrioventrikulaarklapid on veresoonteta; viimased ulatuvad üksnes klappide basaalsesse ossa. Atrioventrikulaarklappides on endokard paksem ja elastsete kiudude rikkam kodadepooolsel küljel, samuti leiduvad siin üksikud silelihasekiud.

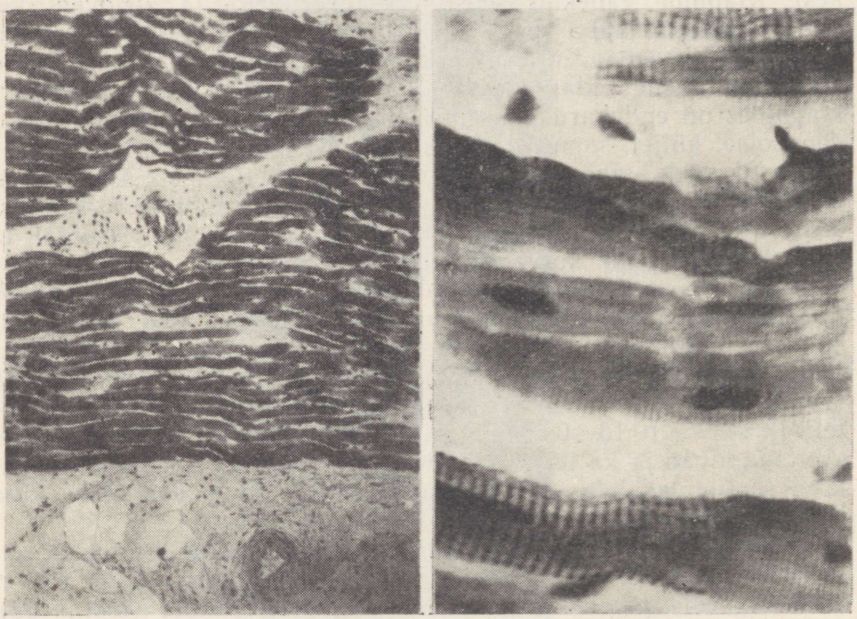
Epikard katab õhukese (0,15—0,5 mm) serooskestana (perikardi vistseraallehena) südant väljastpoolt. See fibroelastne kest seostub tihedasti müokardiga, kuid pärgvagude kohal sisaldab ta (soonte ja närvide kõrval) ulatuslikult rasvkude.

Epikardis eristatakse väljastpoolt sissepoole järgmisi kihte: 1) mesoteeli, 2) basaalmembraani, 3) orienteerunud kollageenkiudude pindmist kihti, 4) elastsete kiudude kihti, 5) orienteerunud kollageenkiudude süva kihti ja 6) müokardi interstitsiaalkoega seostavat kollageen-elastset kihti. Paikades, kus epikard on suhteliselt õhuke (0,15—0,2 mm, eriti kodade kohal), kolmas ja viies kiht puuduvad ja ka teiste kihtide eristamine on raskendatud. Epikardi neljandas kihis paikneb pindmine ja kuuendas kihis süva lümfikapillaaride võrk.

Müokard moodustub sooni ja närve sisaldavast, müokardi epikardi ja endokardiga seostavast sidekoelisest toestikust (interstitsiaalkoest) ja selles asetsevast lihaspõrgastikust (joonis 38). Lihaspõrgad jämenevad südame hüpertrofeerumise puhul, kuid nende arv jääb seejuures üldiselt muutumatuks. Mitoose kui ka hävivaid lihaspõrku leidub müokardis väga harva. Toesena kasutavad lihaspõrgad südameskeletti, mis moodustub atrioventrikulaar- ja arterioosavasid piiravatest kõõlusjatest võrudest (*anuli fibrosi*), ja südamekodade septi membranoosset osa. Elastseid kiude on sellises kõõlusjas sidekoes vähe. Aordivõru sisaldab enamikul koduloomadel ja lindudel hüaliinset või fibroosset kõhre või luud. Lihaspõrgad on südames ümbritsetud tiheda verekapillaaride ja hõredama lümfikapillaaride võrguga.

Kogu müokard näib moodustuvat kiudude ainsast süntsüütiumist; vabalt lõpevad südamelihasekiud üksnes papillaarlihastes ja südameavade naabruses. Anastomoosharude arvu, väljumisnurga ning kiudude ja nendevahelise sidekoe mahulise vahekorra suhtes esinevad olulised liikidevahelised erinevused; ka südame erinevates osades (kodades ja vatsakestes, epikardi ja endokardi naabruses) erineb südamelihaskoe pilt mainitud tunnuste poolest.

Nii on kabjaliste südamelihasekiudude võrgustumine närilistega võrreldes vähem arenenud; kabjaliste südamelihaskude on kompaktne, kuna lihasekiududevahelist sidekude esineb siin vähe, anastomoosharud väljuvad vaid keskmiselt iga 110—130 mikroni (hobusel) või 70—90 mikroni tagant (sõralistel) ja nende väljumisnurk on väga terav. Koeral ja kassil seevastu väljuvad anastomoosharud iga 10—15 mikroni tagant.



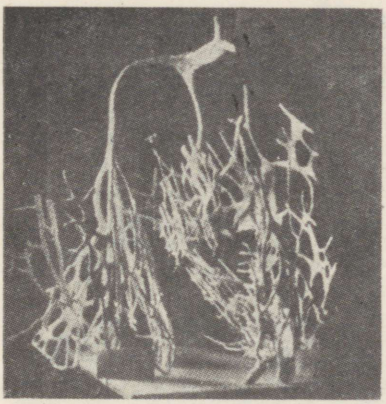
Joonis 38. Hobuse müokardi histoloogiline pilt 90-kordsel (vasakul) ja 900-kordsel suurendusel (paremal). (Orig.)

Tugeva funktsionaalse aktiivsusega loomadel (hobune, kiskjalised) karakteriseerub südame müokard lihaskoe kompaktsuse kõrval ka selgemini väljaarenenud ristvöödilisusega, müofibrillide ja verekapillaaride rikkusega ja suhteliselt suurte tuumadega, kuid peente lihasekiududega. Südamelihasekiudude keskmine diameeter on hobusel 10—21 mikronit, veisel 14—21 mikronit, lambal 20—27 mikronit ja seal 19—21 mikronit. Enamik hobuse südamelihasekiude on linditaolised, teistel loomadel polügonaalse läbilõikega. Hobusel täidavad müofibrillide sambad ja kimbud kogu kiudu, kuid sõralistel jääb perinukleaarne tsoon fibrillidevabaks (Berdongarova, 1954). Sigadel (eriti nuumatavatel) esinevad südamelihasekiududes amitootilisel teel tekkinud mitut

(kuni 8) tuuma sisaldavad ahelikud ning tuumade otstel ja vahel sarkosoomide hulka kuuluvad (oletatavasti oksüdatiivseid fermente valmistavad) sõmerad.

Erutusjuhtesüsteem

Südame kontraktsiooniks vajalik erutuslaine tekib ja kandub edasi modifitseerunud südamelihasekiududest moodustunud erutusjuhtesüsteemi kaudu, mis koosneb: 1) sinuatriaalsõl-



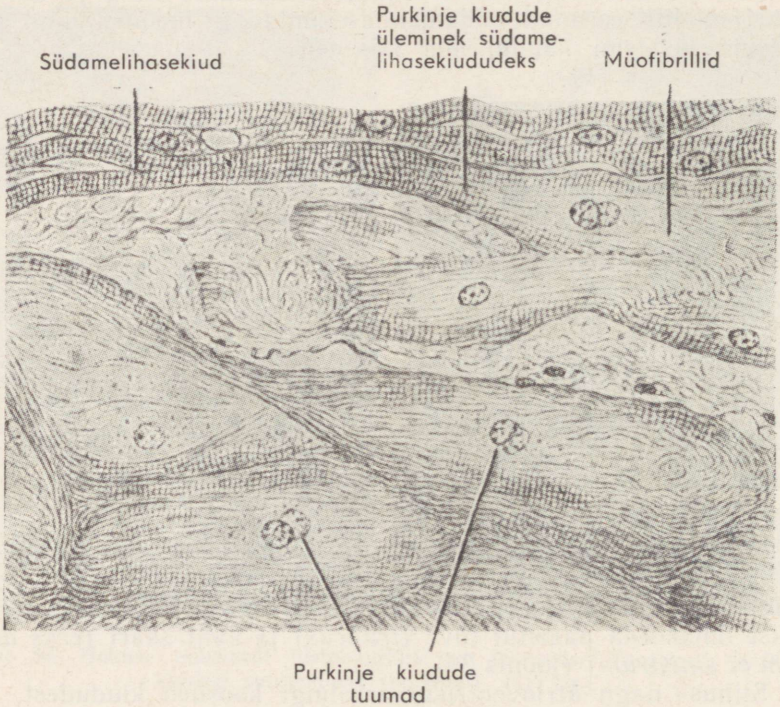
Joonis 39. Vasika südame erutusjuhtesüsteemi mudel. Mudelil puuduvad siinussõlm ja osa vasaku vatsakese põrgastikust.

mest (*nodus sinuatrialis*), 2) atrioventrikulaarsõlmest (*nodus atrioventricularis*) ja 3) atrioventrikulaar- ehk His'i kimbust (*fasciculus atrioventricularis*); viimases eristatakse omakorda paaritut tüve (*truncus*) ja kaht säärt (*crus dextrum et sinistrum*) (joonis 39).

Siinus- nagu atrioventrikulaarsõlmgi koosneb kiududest, mis on tavalistest südamelihasekiududest peenemad, sisaldavad ähmasemat ristvöödilisust ja fibrillide vähesuse ning perifeerse asendi tõttu värvuvad nõrgemini. Olles sõlmedes seostunud korrapäratuks võrgustikuks, lähevad siinsed kiud sõlmede piiril kord-korralt üle tavalisteks südamelihasekiududeks. Modifitseerunud lihasekiud on tihedasti ümbritsetud närvikiududest, kuid ganglionirakke siin alati ei esine. Nii puuduvad siinussõlmes ganglionirakud kõigil koduloomadel peale kassi ja atrioventrikulaarsõlmes puuduvad ganglionirakud hobusel. Samasugustest peentest lihasekiududest koosneb ka His'i kimbu tüvi, kuid lihasekiud paiknevad siin isekeskis paralleelselt. His'i kimbu säärtes aga muutuvad lihasekiud subendokardiaalselt paiknedes märgatavalt jämedamaks, nii et nende diameeter ületab koduloomadel tavalisi südamelihasekiude 2—4-kordselt. Väikseim suuruse diferents esineb

iniinesel. Sellised samuti tavalisteks südamelihasekiududeks üleminevad struktuurid on tuntud Purkinje kiududena.

Kõige karakteersema (embrüonaalseid südamelihasekiude meenutava) ehitusega on erutusjuhtesüsteemi kiud sõralistel (joonis 40); glükogeeni rikkalik sisaldus võimaldab siin makroskoopilist demonstreerimist joodi abil. Glükogeen ei kao juhtesüsteemi lihasekiududest isegi kuusid kestnud türoksiini manustamise korral (mis ainevahetust tõstab).

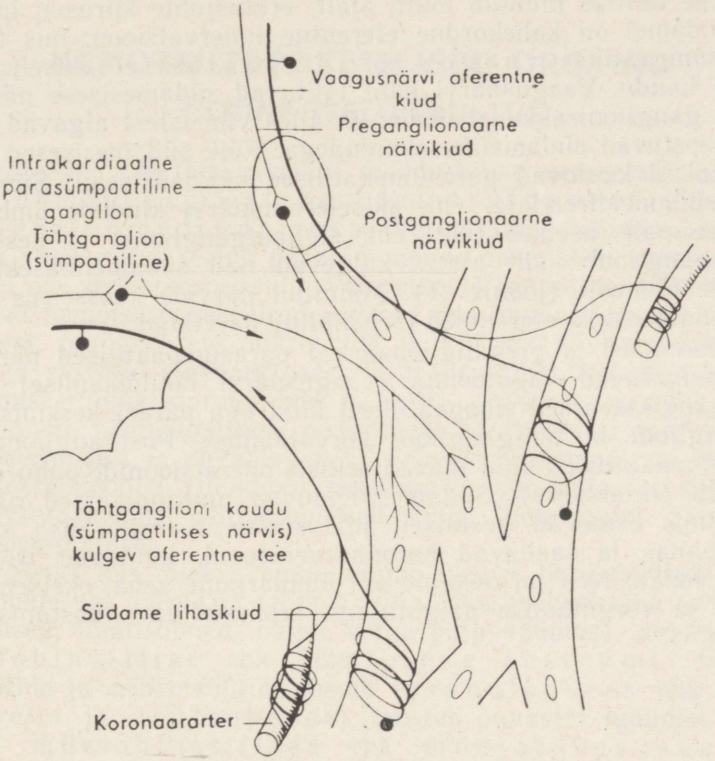


Joonis 40. Purkinje kiud veise südamest. (Bailey' järgi.) Suurendus 500 korda.

Mikrolõigus eristavad sõraliste ja hobuse Purkinje kiude südame töötavatest lihasekiududest nende suur diameeter, nende perinukleaarne hele ala, ristvöödiliste müofibrillide perifeerne paigutus ja kõrge glükogeenisisaldus. Lihatoiduliste, näriliste ja primaatide kohta, kellel Purkinje kiud on morfoloogiliselt vähem diferentseerunud, ükski loetletud iseloomustavatest tunnustest ei kehti. Purkinje kiud on seotud tiheda sidekoe kaudu kuni kuuest kiust koosnevateks väätideks. Kiud ise jagunevad korrapäratute lõhede kaudu umbes 60 mikroni pikkusteks silindrilisteks rakkudeks. Peale tavaliste perifeerselt paiknevate müofibrillide sisaldavad Purkinje kiud veel perinukleaarses sarkoplasmas asetsevaid

Purkinje fibrille, milledel Z-disk puudub. Üksikutes paikades asetsevad müofibrillid sarkolemmi all rõngjalt, haarates kiudu tsirkulaarselt.

Sarkosoomide sisaldus on Purkinje kiududes väiksem kui südame töötavates lihasekiududes; samuti on neil väike hapnikutarve ning nad sisaldavad vähe sulfhüdrüülrühmi, arginiini, türosiini, lipoide, fosforlipoide jt. aineid.



Joonis 41. Südame lihaskoe innervatsiooni skeem. (B. I. Lavrentjevi järgi.)

Sinuatriaal- ja atrioventrikulaarsõlmede vahel otsene atüüpilistest lihasekiududest moodustunud side puudub — erutus kandub siin nähtavasti üle tavaliste kiudude kaudu. Vatsakeste ja kodade vaheline lihaseline seos toimub üksnes atrioventrikulaarkimbu vahendusel.

Erutuslaine tekib sinuatriaalsõlmes ja kandub siit edasi kodadele otseselt ning vatsakestele atrioventrikulaarsõlme ja His'i kimbu kaudu. Erutusjuhtesüsteemi suhteliselt suur juhtekiirus võimaldab müokardil kontraheeruda südamekodade või -vatsakeste

kõikides osades võimalikult üheaegselt. Vastasel korral, kui erutus leviks tavalistele südamelihasekiududele omase kiirusega, võiks ajal, mil erutuslaine jõuab südame tippu, baasil alata juba kiudude lõtvumine, mis takistaks südamesisese rõhu teket ja vere korrapärast väljutamist.

Erutusjuhtesüsteem võimaldab südamel töötada teataval määral ka närvisüsteemist isoleeritult. Neuraalse ärrituse kaudu südame talitlus muutub jõult, ajalt, erutusjuhte kiiruselt jne.

Südamel on kahekordne eferentne innervatsioon, mis teostub parasümpaatilise vaagus- ja sümpaatilise (aktselerants-) närvi kaudu. Vaagusnärvi kiud lülituvad südamesisese närvipõimiku ganglionirakkudel ümber ja alles viimastest algavad aksonid seostuvad südamelihasekiududega. Kõik südamesisesed ganglionirakud kuuluvad parasümpaatilisse närvisüsteemi. Sümpaatilise südamekiirendaja- ehk aktselerantsnärvi kiudude ümberlülitumise paik asetseb täht- ehk stellaatganglionis ja keskmises kaelaganglionis; siit alates kulgevad nad südamelihasekiudude juurde pidevalt (joonis 41). Mainitud närvide koosseisus väljuvad südamest ka aferentsed (sensiiblid) närvikiud.

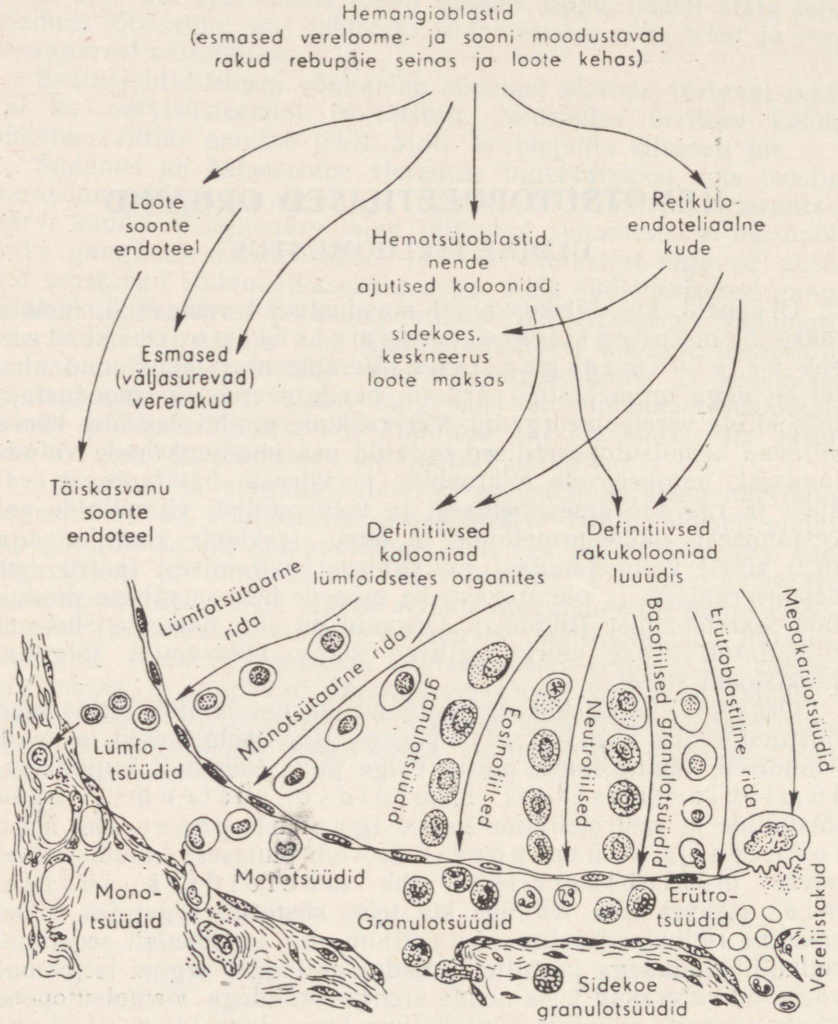
Aferentsed ja preganglionaarsed parasümpaatilised närvikiud degenereeruvad vagotoomia (vaagusnärvi läbilõikamise) puhul, postganglionaarsed sümpaatilised kiud aga pärast keskmise kaelaganglioni ja tähtganglioni kõrvaldamist. Postganglionaarsed parasümpaatilised kiud jäävad selliste operatsioonide puhul vigastamata (intaktseks). Südames leiduvad multipolaarsed närvirakud, mis esinevad peamiselt juhtesüsteemi (eriti His'i kimbu) piirkonnas ja saadavad koronaarveresooni, kuuluvad Dogeli I tüübi hulka. Neil on ovaalne või ümmargune keha, ekstsentriline tuum ja võrgutaolise paigutusega kromatofiilne substants (veisel).

HEMOTSÜTOPOEETILISED ORGANID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Organeid, kus täiskasvanuil moodustuvad vererakud, nimetatakse hemopoeetilisteks, hemotsütopoeetilisteks ehk vereloomeorganiteks. Vereplasmas lahustunud ainetel on väga mitmekesine päritolu; nende peamisteks moodustajateks ei ole vereloomeorganid. Vererakkude produtseerimise kõrval võtavad hemotsütopoeetilised organid osa immuunkehade valmistamisest, patogeensete mikroobide ja viiruste hävitamisest, valkude ja rasvade ainevahetusest ja transpordist, vitamiinide salvestamisest, nukleoproteiidide ja teiste (rakkude kasvuks vajalike) ainete valmistamisest, punaliblede hävitamisest (põrn), vere deponeerimisest ja oletatavasti ka mõnede hormonaalsete produktide sekretsioonist (tüümus). Organid on siin ühtsesse süsteemi rühmitatud nende morfoloogiliselt kõige hõlpsamini jälgitava funktsiooni alusel.

Organid, kus täiskasvanuil toimub üksnes lümfotsüütide moodustumine ehk lümfotsütopoees (lümfisõlmekesed ja nende koondised, lümfisõlmed, põrna valge pulp, tüümus), kujundavad lümfoblastilise ehk lümfoidse süsteemi. Granulotsüütide ja erütrotsüütide loome (granulopoees ehk müelopoees ja erütropoees) teostub punasest luuüdist koosnevas müeloblastilises ehk müeloidses süsteemis (tahvel III). Nii ühe kui teise süsteemi organites esineb rakuline retikulaarkoeline süntsüütium, mis on tihedalt seostunud retikuliinkiududega ja mille silmades asetsevad organi iseloomule vastavad vererakud koos nende arenguvormidega. Hemotsütopoeetiliste organite rakuline süntsüütium koos sinusoidsete verekapillaaride endoteeliga ja histiotsütaarsete rakkudega moodustavad retikuloendoteliaal- ehk makrofaagide süsteemi. Rakulise retiikulumi ja sinusoidsete kapillaaride endoteeli näol on vereloomeorganid seega ka retikuloendoteliaalsüsteemi organiteks. Ontogeneetilise arengu eri faasides talitlevaid (inimese) hemotsütopoeetilisi organeid ja nende poolt produtseeritud rakke demonstreerib joonis 42 ja tahvel III.



Joonis 42. Loote ja täiskasvanu vereliblede päritolu skeem. (Patteni järgi.)

LÜMFOIDSÜSTEEMI ORGANID

Soonteväliselt (ekstravaskulaarselt) paiknevad lümfotsüüdid on retikulaarse (harvemini kollageenkiulise) sidekoe piirkonnas omavahel koondunud, moodustades (koos nende vahele jääva koega) lümforetikulaarse ehk lümfotsütaarse koe.

Difuusselt esinevat lümfotsütaarset kude nimetatakse lümfoidseks, sellist aga, milles osa lümfotsüüte tihedama koondumise ja idutsentrite kujundamise näol moodustab nn. lümfisõlmekesi ehk (sooles, põrnas) -folliikuleid, lümfaatseks koeks. Nii ühest kui teisest koetüübist moodustunud organeid ehk struktuure nimetatakse tavaliselt lümfoidseteks.

Lümfisõlmekesed ehk -folliikulid erinevad lümfoidsest koest ka selle poolest, et neis pole plasmarakke ega müeloidseid elemente (eosinofiilseid granulotsüüte), mida alati leidub lümfisõlmekeste-vahelises lümfoidses koes. Sekundaarsõlmekestena sisaldavad lümfisõlmekesed heledamat idu- ehk reaktsioonitsentrit ja tumedamat ääre- (marginaal-) tsooni.

Lümfoidkude esineb lümfotsüütide korrapäratute koondiste näol üle kogu keha, eriti siseorganite limaskestas, silma konjunktiivis ja mujal.

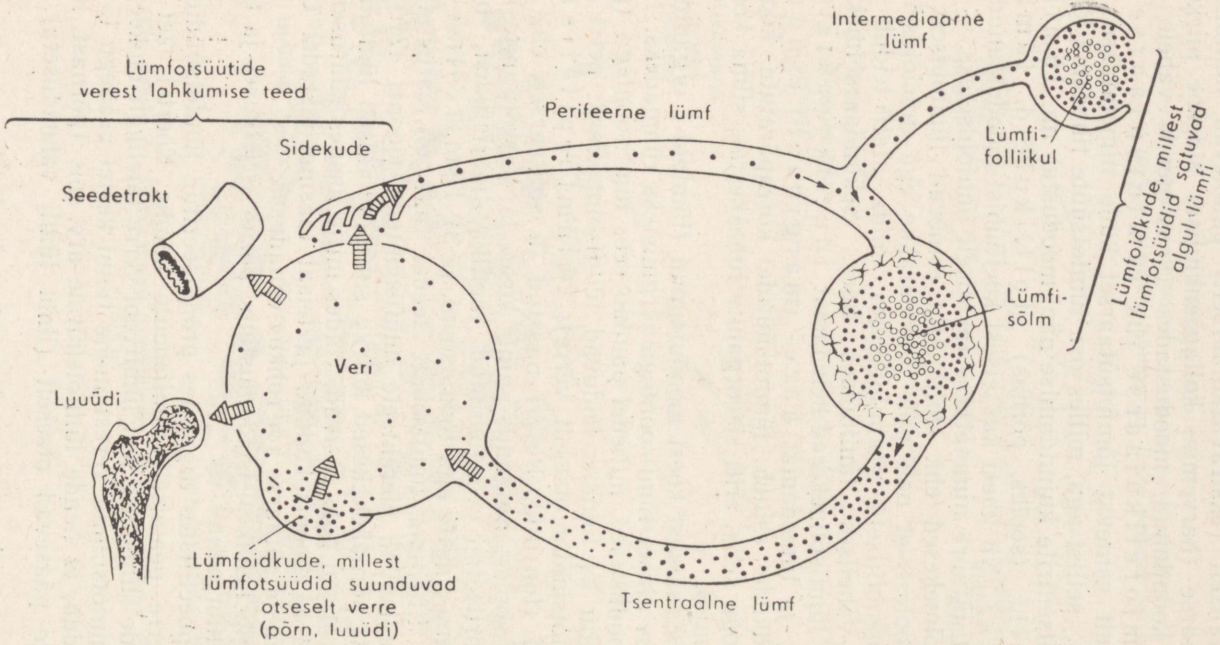
Lümfotsütaarsest koest moodustunud (lümfoid-) organid jagunevad seose alusel lümfisoontega järgmisteks rühmadeks: 1) lümfoidsed moodustised, milledel puudub seos lümfisoontega (põrnas ja harvemini ka luuüdis leiduvad lümfisõlmekesed; neist suunatakse lümfotsüüdid otseselt verre); 2) lümfoepiteliaalsed organid (tonsillid, Peyeri naastud ja solitaarsed ehk üksikfolliikulid sooles, hingamis- ning kuse- ja suguorganites), mis, olles ümbritsetud võrgustunud lümfikapillaaristikust, omavad üksnes viima-, mitte aga toomasooni, ja 3) lümfisõlmed, mis asetsevad filtritena lümfisoonte teedel; nad on varustatud nii aferentsete kui ka eferentsete lümfisoontega (joonis 47).

Niihästi põrnakehakesed kui ka subepiteliaalsed lümfotsütaarsed moodustised pole püsivad, võides mitte üksnes suuruselt muutuda, vaid ka hoopis kaduda ja teisal taasmoodustuda. Üldiselt väheneb lümfotsütaarse koe rohkus vanaduses.

Malpighi kehakesi iseloomustame põrna kirjelduses ja tüümust inkretsiooniorganina.

Lümfopoeetilistes organites produtseeritud lümfotsüüdid suunduvad verre peamiselt lümfisoonte kaudu. Koertel, kel suurte lümfijuhade sulgemise teel lümfivool verre täielikult blokeeritakse, kaovad lümfotsüüdid verest mõne tunni kestel peaaegu täielikult. Siit järeldub, et nende lümfotsüütide arv, mis (põrnast, luuüdist jm.) verre pääsevad otseselt (ilma lümfi vahenduseta), ei ole suur.

Lümfi, mis pole olnud kontaktis lümfoidkoega ega ole läbi voolanud lümfisõlmest, nimetatakse perifeerseks. Inter-



Joonis 43. Lümfotsüütide elutsükli diagramm. (J o f f e y ja D r i n k e r i järgi, mõnevõrra muudetult.)

mediaarne lümf on olnud kontaktis lümfikoega, kuid ta suundub veel läbi eesseisvate lümfisõlmede. Lümfi, mis on läbi voolanud lümfiorganitest ja juba peatumatult suundub verre, nimetatakse tsentraalseks (joonis 43).

Perifeerne on näiteks lümf, mis voolab allpool küünar- või põlveliigest paikneva jäsemeosa lümfisoontes. Mesenteriaallümf võib olla perifeerne või intermediaarne vastavalt sellele, kas ta toob lümfi lümfoidkoevabast või lümfoidkude sisaldavast soole segmendist. Nii ühel kui teisel juhul peab ta aga veel läbima mesenteriaallümfisõlmi, et tsentraalse lümfina pääseda küülusetsisterni ja sellest edasi. Perifeerne lümf sisaldab vähe rakke; kõige rikkam on rakuliste elementide (peamiselt lümfotsüütide) poolest tsentraalne lümf. Kassi mesenteriaallümf, mis pärineb Peyeri naastude alalt, on lümfotsüütide poolest 10 korda rikkam kui lümf, mis pärineb lümfoidkoevabast soole osast. Mesenteriaallümfisõlmedest läbi voolates suureneb lümfotsüütide sisaldus (intermediaarse lümfiga võrreldes) veel umbes 6-kordselt.

Koeral suundub igas tunnis lümfist verre keskmiselt üle 200 miljoni lümfotsüüdi. See hulk võib ööpäeva jooksul kaks korda asendada vere lümfotsüütide koguarvu; ometi jääb vere lümfotsüütide arv seejuures konstantseks. Kassil ja küülikul võib selline uuendumine toimuda isegi kuni viis korda päevas ja näib, et lümfotsüüdid jäävad mainitud loomadel verre ainult umbes viieks tunniks. Oletatakse, et lümfotsüüdid satuvad verest koesisestesse ruumidesse ja sealt lümfisoonte kaudu uuesti verre tagasi. Kuid perifeerse lümfi lümfotsüütide sisaldust arvestades teeb sellise tsirkulatsiooni kaasa ainult umbes $^1/_{30}$ kogu lümfotsüütidest, mis juba verre on sattunud. Üldiselt on lümfoidkoes moodustunud lümfotsüütide saatuse küsimus väga keeruline. Lümfotsüütide arvulise tasakaalu säilitamiseks peab neid kuskil ulatuslikult hävima või nad peavad teisteks rakuvormideks muutuma. On arvatud, et lümfotsüütide intensiivne moodustumine tasakaalustub nende hävimisega seedekanalis, kuid viimase ekstirpeerimisel (hiirel) jääb lümfotsüütide sisaldus veres ikkagi endiseks. Arvestades lümfotsüütide mitmekesist ümberkujunemisvõimet koekultuurides ja silmas pidades märgistatud aatomite varal teostatud uurimiste resultaate, mille põhjal märgistatud lümfotsüüdid kaovad tsirkuleerivast verest punaüdisse, on mitmelt poolt tuldud järeldusele, et lümfotsüüdid muutuvad luuüdis müeloidsete rakkude kambiaalseteks elementideks. Kuid tänaseni on lahendamata küsimus, kas rakul, mida morfoloogilise pildi järgi nimetatakse lümfotsüüdiks, on iseseisev elutsükkel või on ta teiste rakuliikide (plasmarakud, monotsüüdid, makrofaagid, fibroblastid, müeloblastid, proerütroblastid) lähtevormiks.

Lümfoepiteliaalsed organid

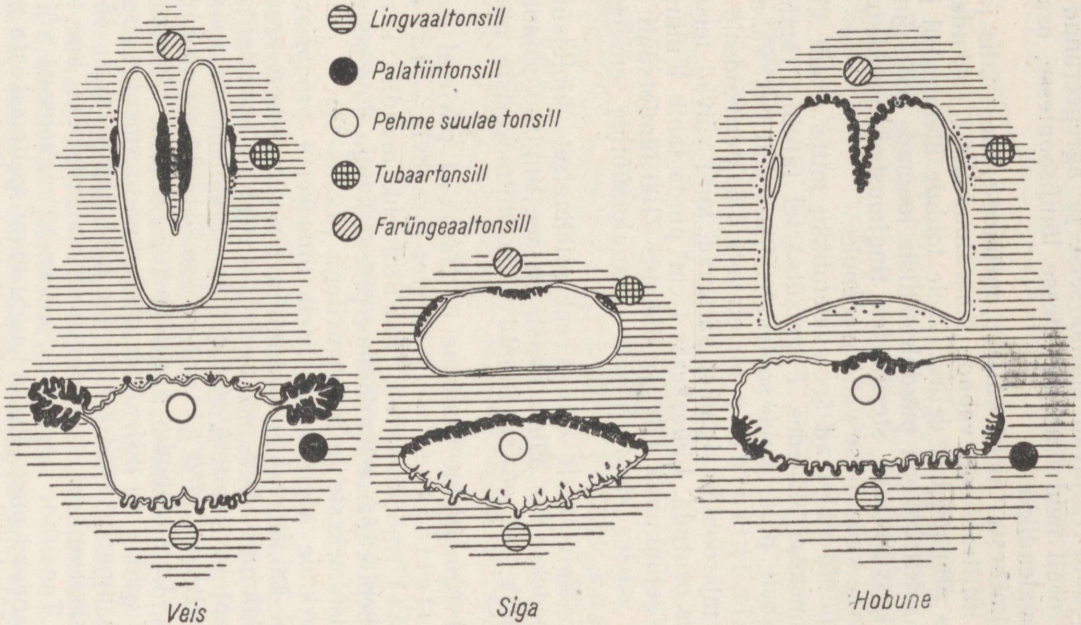
Lümfoepiteliaalsed organid esinevad limaskesta sellistes paikades, kus mikroobide aktiivsus on kõige suurem ja kus limaskesta pinnale väljunud lümfotsüüdid hõlpsasti edasi ei kandu. Mammaalidel on subepiteliaalselt paiknevateks lümfotsütaarseteks moodustisteks 1) seedekanalis: kurgupiirkonnas asetsevad (palatiin-, lingvaal- ja farüngeaal-) tonsillid, söögitorus, maos, peen- ja jämesooles leiduvad lümfisõlmekesed, peensoole antimesenteriaalses seinas paiknevad Peyeri naastud; 2) hingamisteedes: nasofarüngeaaltonsillid, lümfisõlmekesed neelus, trahheas ja bronhides; 3) tupes: lümfisõlmekesed ja 4) silmalaugudes: subkonjunktivaalsed sõlmekesed ja naastud.

Lindudel puuduvad tonsillid neelupiirkonnas. Rikkalikult aga esineb siin subepiteliaalne lümfotsütaarne kude söögitorus, umbsooltes ja kloaagi seinas.

Histoloogilise kirjelduse otstarbel vaatleme mainitud moodustistest eraldi üksikfolliikuleid ehk -sõlmekesi, koondunud lümfisõlmekesi ja tonsille.

Üksiksõlmekesed (*noduli lymphatici solitarii*). Seedekanalis, vähemal määral ka hingamis- ning kuse- ja suguorganites esineb lümfotsütaarne kude peamiselt ümarate või ovoidsete, umbes nööpnõelapeasuuruste, limaskestas üksikult paiknevate moodustistena, mida väljastpoolt ümbritseb tihe vere- ja lümfisoonte võrk, kuid mille sisemusse tungib üksnes verekapillaaristik. Sageli sisaldavad nad tsentraalselt või ekstsentriliselt heledamat, lümfoblaste sisaldavat ala — idutsentrit, mis siin esinevaid mitoose arvestades on lümfotsüütide paljunemise paigaks. Siit perifeeria suunas edasi tõugatuina muutuvad lümfoblastidest tekkinud rakud tihedalt paiknevateks kromatiinirikast tuuma omavateks väikesteks lümfotsüütideks, mis põhjustavad ääretsooni tugevamat värvumist. Lümfifolliikulite nagu teistegi subepiteliaalsete lümfoidsete moodustiste retikulaarne strooma vastab ehituslikult lümfisõlmede rakulisele süntsüütiumile, kuid vastandina viimasele ei deponeeri ta endas vitaalseid värve (liitiumkarmiini jt.) isegi mitte korduva intravenoosse süstimise puhul. Lümfifolliikulite kuuluvust retikuloendoteliaalsüsteemi võib tõestada vaid sel teel, kui vastavat värvilahust süstitakse vahetult neid ümbritsevate lümfisoonte piirkonda.

Koondunud lümfisõlmekesed (*noduli lymphatici aggregati*). Koondunud lümfisõlmekesed esinevad peensooles (selle antimesenteriaalsel küljel) soole- ehk Peyeri naastudeks nimetatavate moodustistena. Prooprias või submukooskihis paiknevad üksikfolliikulid asetsevad siin tihedasti üksteise kõrval. Naastud algavad hobusel ja veisel umbes 1 m kauguselt püloorusest, suurenedes kaudaalses suunas. Arenenumatena esinevad nad noortel loomadel. Naastude arv, mis näib vanaduses mõnevõrra vähe-



Joonis 44. Lümfoidse farüngeaalrõnga skeem. (V o l l m e r h a u s i järgi.)
Üleval — nasofaarünks, all — kurgukitsus.

nevat, on hobusel 150—200 (vanadel loomadel alla 100), veisel 35—60, koeral 21—27. Limaskesta pinnareljeef on nende esinemise paigal mitmeti muutunud (hatud lühemad ja korrapäratu kujuga või puuduvad hoopis).

Lümfotsüüdid väljuvad solitaarseist ja agregeerunud lümfifolliikuleist osalt neid ümbritsevatesse lümfisoontesse, osalt rändavad soolevalendikku.

Lümfisõlmekeste täielik väljakujunemine seedekanalis ja siinse limaskesta infiltratsioon vabade ümaratuumaliste rakkudega toimuvad alles piimatoidult definitiivsele toidule üleminekul ja lümfotsütaarne infiltratsioon puudub selliste loomade soole limaskestas, keda kasvatatakse steriilsetes tingimustes. Viimastel jääb lümfotsütaarne kude üldse vähe arenenuks.

Lümfotsüüdid väljuvad soolevalendikku mitte ainult üksikult, vaid ka sõlmekese lõhkedes. Fagotsütaarset talitlust lümfotsüütidel arvatavasti pole, kuid soolevalendikus hävides vabastavad nad endast leukiinideks nimetatavaid bakteritsiidseid aineid, mis ühtede mikroobide sigimist pärsivad, kuid võivad teiste suhtes mõjutuks osutuda. Limaskesta 1 cm^2 pinda läbib 1 minuti kestel küülikul jejuunumis 4700 ja iileumis 7100 lümfotsüüti. Veelgi suurem on sooles neutrofiilsete granulotsüütide emigratsioon (Sinelnikov, 1950).

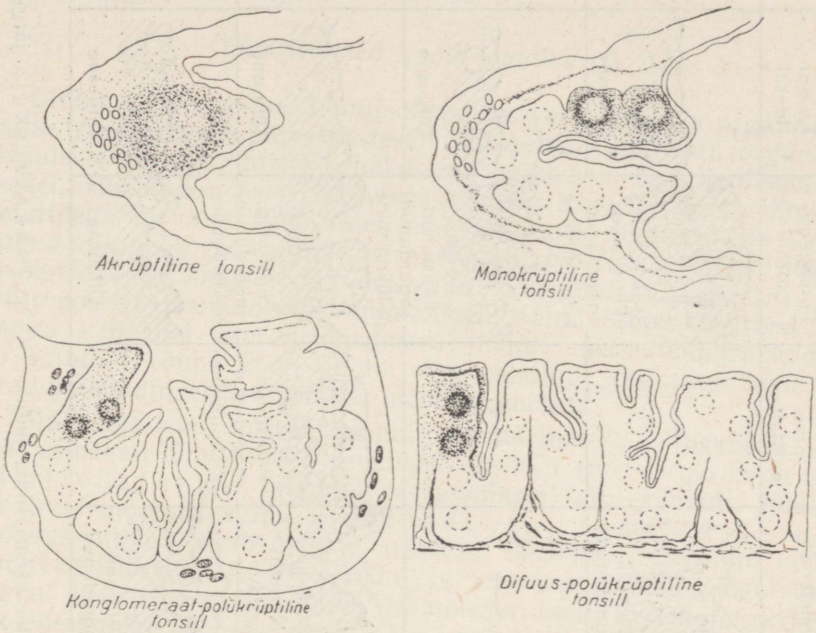
Kõige rikkalikumalt esineb subepiteliaalset lümfotsütaarset kude sea seedekanalis. Oletatavasti on see tingitud asjaolust, et tema looduslik toit on saastunud väga mitmekesiste mikroobidega.

Tonsillid (*tonsillae*). Suuõõne ja faarünksi piirialal esinevad (lümfoepiteliaalset — Waldeyer-Pirogovi — farüngeaalrõngast moodustavad) tonsillid ehk mandlid karakteriseeruvad subepiteliaalse lümfoidkoe pideva kihiga ning selles asetsevate lümfisõlmekeste ja idutsentritega (joonis 44).

Tonsillaarkude asetseb tavaliselt limaskesta prooprias, kuid ulatub vahel ka submukoosasse, olles siin ümbrusest eraldunud sidekoelise kihnuga. Suu- või neeluõõnt eraldab lümfotsütaarsest tonsillaarkoest katteepiteel, mis on siin lümfotsüütide poolt alati tugevasti infiltreeritud (epiteeli lümfotsütaarne infiltratsioon). Lümfotsüüdid kasutavad algul oma rändeks intertsellulaarset teed, kuid hiljem lahustavad nad fermentatiivselt epiteelirakke ja moodustavad endale tee neid ümbritsevate õõnsuste näol. Infiltratsioon on tugevam tonsillaarkrüptides kui tonsilli välispinnal. Tonsillide naabruses asetsevad mukoossed või seganäärmed avanevad oma juhade kaudu tavalise limaskesta pinnale (tonsillide kõrvale), kuid veisel ka palatiintonsillide ja seal farüngeaaltonsilli krüptidesse. Tonsillid on tugevamini arenenud noortel loomadel.

Asendi järgi eristatakse keele- ehk lingvaal-, suulae- ehk palatiin-, neelu- ehk farüngeaal-, kõrvatõrve- ehk tubaar- jne. tonsille

(joonis 44) ning kuju alusel *plaat-* ja *krüpttonsille*. Ainsat epiteliaalset sopist sisaldav tonsill on *monokrüptiline* ja hulgalisi epiteliaalseid sopiseid sisaldav *polükrüptiline* (joonis 45).

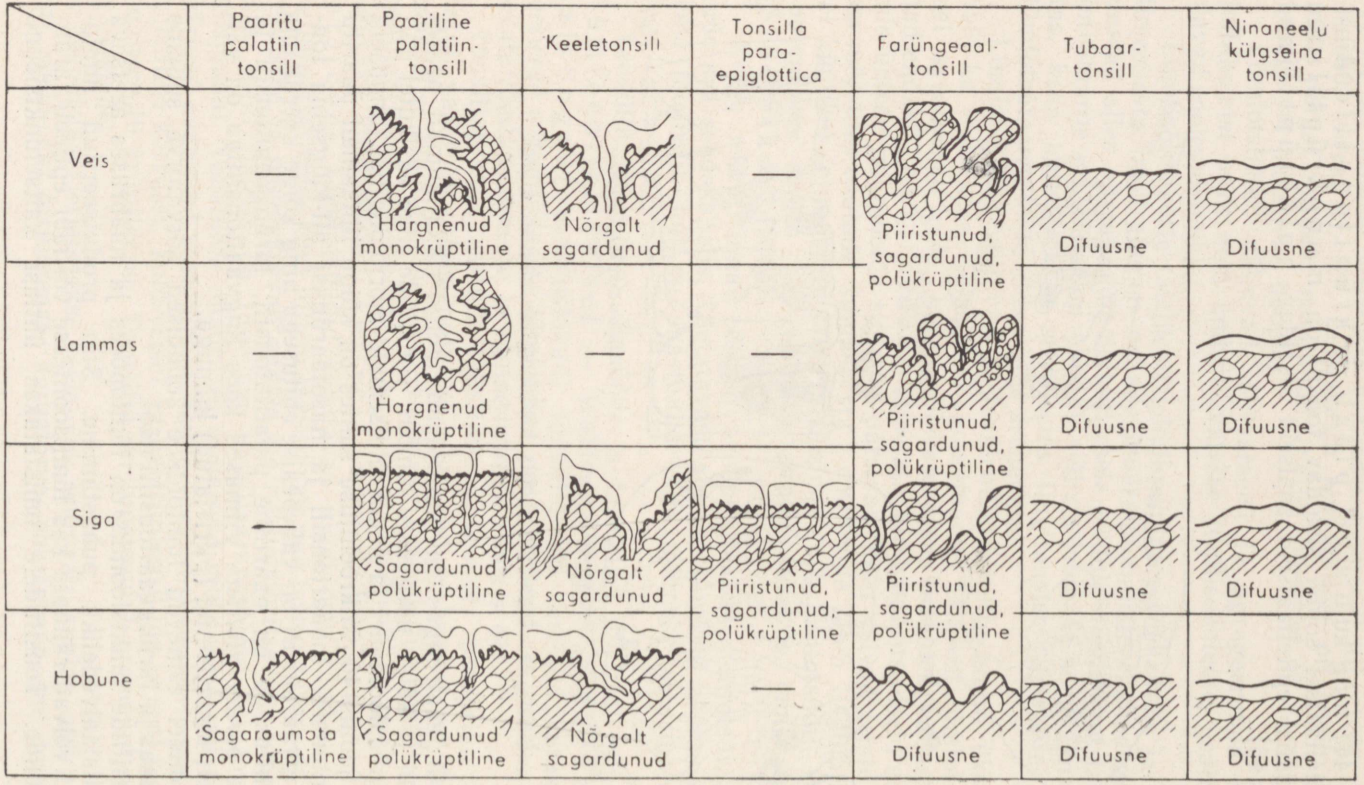


Joonis 45. Tonsillide jaotus histoloogilise ehituse alusel.

Farüngeaalrõngas on lümfoidkude kõige rikkalikumalt arenenud seal ja kõige nõrgemini lambal. Tonsillide liike üksikutel põllumajandusloomadel ja nende üldisemaid morfoloogilisi tunnuseid näitab joonis 46. Mikroehituse suhtes on kõige lihtsamad paaritu palatiintonsill, tubaartonsill ja nasofaarünksi all-külgseina tonsill; lingvaaltonsill on vahepealse ehitusega ning kõige keerukama mikroehitusega on paariline palatiintonsill, farüngeaaltonsill ja *tonsilla paraepiglottica*. Viimased koos lingvaaltonsilliga on väljastpoolt ümbritsetud (piiristatud) kihnuga.

Lindudel esinevad lümfoidkoe koondised kõrvatõrve suudme piirkonnas ja farüngeaaltonsilli näol.

Tonsillide funktsiooniks on lümfopoees ja naabruses asetseva interstitsiaalvedeliku puhastamine. Siin produtseeritud lümfotsüüdid võivad rännata kas lümfisoontesse või läbi epiteeli farüngeaalõõnde. Tonsillidele omistatakse ühtlasi kaitsefunktsiooni.



Joonis 46. Põllumajandusloomade tonsillide skemaatiline ehitus. (R. N. Tšukalovskaja järgi.)

Haigusidud, mis tonsillide kaudu organismi tungivad, nõrgenevad siin ja toimivad seetõttu vaktsiinina. Võimalik on siin ka antikehade moodustumine. Katteepiteeli läbinud lümfotsüüdid lagunevad, vabastades endast sel puhul lähemalt tundmata toimeaineid.

Lümfisõlmed (*nodi lymphatici*)

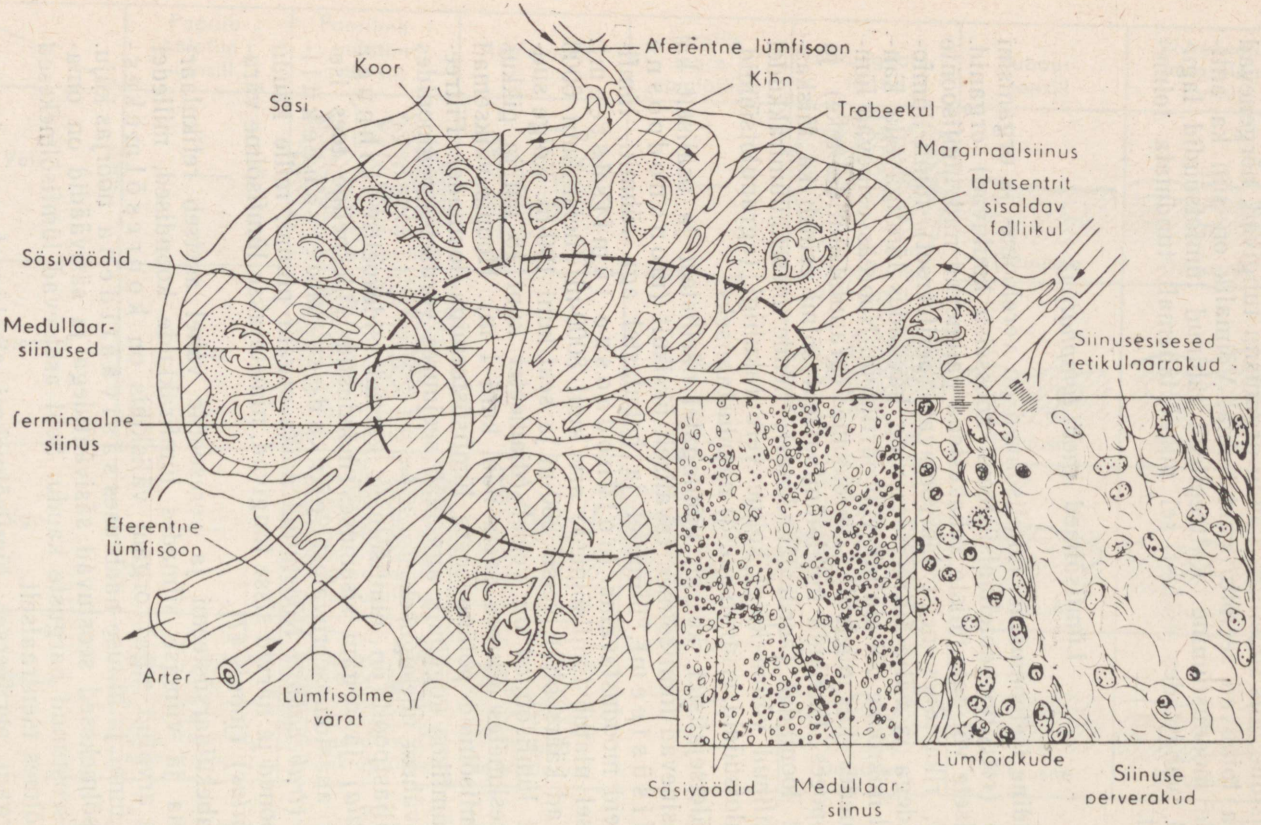
Üldine iseloomustus. Lümfisõlmed on vereloome- ja organismi kaitse (retikuloendoteliaalsüsteemi koosseisu kuuluvad) organid. Ovaalsete või oakujuliste kehakestena paiknevad nad lümfisoonte teedel, rikastades neist läbivoolavat (perifeerset) lümfi lümfotsüütidega ja välja filtreerides ning hävitades lümfiga siia kandunud mikroobe või elutuid võõrpartikleid. Nooreas esinevad lümfisõlmedes ka müeloidne vereloome (granulotsüütide teke) ja erütropoees. Üksikuid müelolümfaatseid sõlmi esineb ka täiskasvanud loomadel (aordi läheduses); nende mesenhüümirakkudel on säilinud võime kõigi kolme vere rakuliigi (agranulotsüüdid, granulotsüüdid, erütrotsüüdid) moodustamiseks.

Mäletsejalistel, koeral, mõningatel närilistest ja osaliselt ka seal esinevad lümfisõlmed tavaliselt üksikult (mononodoosne lümfisüsteem), inimesel ja hobulastel aga rühmiti, lümfitsentreid moodustavaina (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 (diameeter kuni 15 cm ja pikkus soolekeskmetes esineva paela näol kuni 1 m). Hoopis väiksemad on lümfisõlmed polünodoosse lümfisüsteemiga loomadel. Filtreeriva lümfikoe koguhulk aga jääb seejuures võrdsetes regioonides enam-vähem ühesuguseks.

Väljastpoolt on lümfisõlmed kaetud sidekoelise kihnuga (*capsula*) ja organi sisemuses moodustub sidekoeline toes isekeskis anastomoseeruvatest põrkadest ehk trabeekulitest (*trabeculae*). Nõostunud paika organi pinnal, mille kaudu veresooned ja närvid sisse tungivad, nimetatakse lümfisõlme väratiks (*hilus*) (joonis 47).

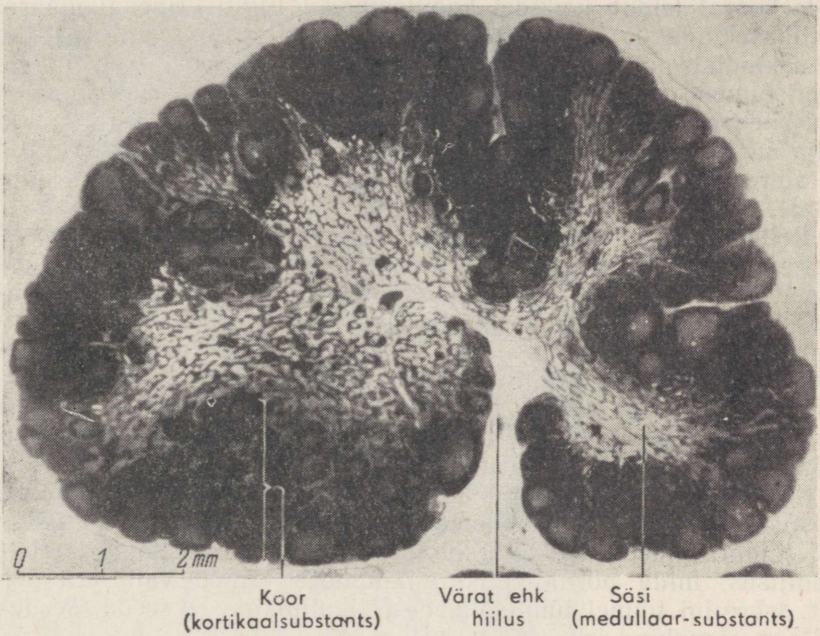
Trabekulaarsüsteemi ja veresoonte vahel asetseb retikulaarstrooma ja viimase silmades lümfirakkude koondised, milledel (välja arvatud siga) organi väliskihis on kooresõlmekestena ümar ja hiiluse naabruses säsiväätidena nöörjas kuju. Kooresõlmekesed seostuvad säsiväätidega ja säsiväädid on omavahel seostunud harguste kaudu. Seal asetsevad lümfisõlmekesed lümfisõlmes tsentraalselt.

Organi perifeerset, lümfisõlmekesi sisaldavat osa nimetatakse kooreks ja tsentraalset osa säsiks (*cortex* ja *medulla*) (joonis 48). Lümfirakkude koondised ei ulatu vahetult kihnu ja



Joonis 47. Lümfisõlme ehituse skeem. Viirutatud alad on lümfisiinused. Paremal all näidatud lümfisiinuste ja lümfoidkoe ehitus tugeval suurendusel.

trabeekulite vastu, vaid on nendest eraldatud retikulaarrakkude poolt läbitud lümfiteede — lümfisiinuste kaudu. Eristatakse kihnu all asetsevat marginaal-, subkapsulaar- ehk ääresiinust, trabeekulite vastas asetsevaid (põrku ümbritsevaid) ja säsiväätide vahel paiknevaid intermediaarsiinuseid ning värati naabruses asetsevat terminaal- ehk lõppsiinust. Intermediaarsiinustes eristatakse nende intrakortikaalset ja intramedullaarset osa.



Joonis 48. Kassi lümfisõlme ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 11 korda. (Orig.)

Kõikidel koduloomadel leidub lümfisõlmedes erineval määral ka lahtisi ehk avatud lümfiteid, s. o. selliseid siinuseid, millede valendikus retikulaarstrooma (rakuline süntsüütium) puudub.

Lümfisõlm varustub lümfiga mitme aferentse lümfisoone (*vasa lymphatica afferentia*) kaudu, mis organisse tungivad selle konveksselt küljelt. Sooned avanevad marginaalsiinusesse, kust lümf intermediaar- ja lõppsiinuste kaudu aegamööda värati suunas edasi liigub ja siit ainsasse või vähestesse viimasoontesse (*vasa lymphatica efferentia*) valgub.

Lümfisõlmi toitvad veresooned suunduvad organisse värati kaudu; seejärel hargnedes tungivad mõned harud trabeekulitesse

(ja nende kaudu ka kihnu), suurem osa hargustest aga lümfoidkoesse, kus nad arterioolide kaudu kapillaaristikuks üle lähevad. Veenid kulgevad arteritega paralleelselt. Kihn ja trabekulaarsüsteem toituvad osaliselt ka nende soonte kaudu, mis kihnu otseselt (konveksselt küljelt) läbivad. Lümfisiinustes veresooni ei esine. Närvid kulgevad lümfisoontes veresooni saatvaina.

Kihn ja trabeekulid. Kihn, mis kõige paksem on hobuse ja veise lümfisõlmedes (400—500 mikronit), koosneb tihedast kollageenkiulisest sidekoest, milles väheste elastsete ja argürofiilsete kiudude kõrval leidub kõikidel koduloomadel liigiti erineval määral silelihasekiude. Trabeekulite koeline koostis on analoogiline. Silelihasekiudude poolest on eriti rikkad hobuse ja mäletsejaliste lümfisõlmede põrgad ja kihn. Oletatavasti aitavad lümfisõlmede lihaskoelised elemendid siit (nagu käsnast) lümfi värati kaudu välja suruda. Lümfi ühesuunaline vool lümfisõlmedes on tingitud nii aferentsetes kui ka eferentsetes lümfisoontes esinevatest klappidest.

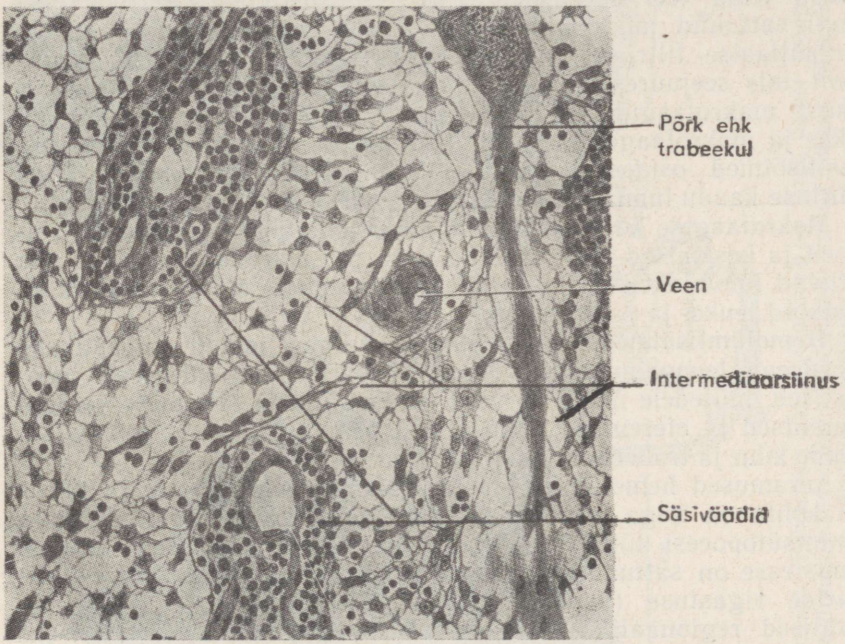
Retikulaarstrooma. Lümfisõlmede põrkade ja veresoonte vahelises ruumis asetseb retikulaarstrooma, mis moodustub süntsütiaalselt seostunud rakkudest ja argürofiilsetest ehk retikuliinkiududest. Retikulaarstrooma rakud seostuvad tihedasti retikuliinkiududega, neid osaliselt ümber haarates. Retikuliinkiud on tugevamad ja paiknevad tihedamalt lümfisiinustes, lümfisõlmekeste pinnal ning samuti veresoonte ja trabeekulite naabruses. Idutsentreis, vastupidi, on retikuliinkiude väga vähe ja strooma koosneb siin peamiselt retiikulumirakkudest.

Lümfisõlmede retikuliinkiud erinevad oma amiinohappelise koostise ja füüsikaliste omaduste poolest põrna retikuliinkiududest. Lümfisõlmede retikuliinkiududel on submikroskoopiline ristvöödilisus, mida põrna retikuliinkiududes esineb vaid erandlikult; trüpsiini toimel lümfisõlmede retikuliinkiud ei seedu, seeduvad aga põrnakiud jne.

Lümfoidkude: lümfisõlmekesed ja säsiväädid. Välja arvatud lümfisiinused, on retikulaarstrooma täidetud lümfopoeetilise koega, lümfirakkudega ja nende moodustajatega (lümfoblastidega). Lümfotsüütide tihedama paigutuse tõttu või (marginaal- ja intermediaar-) lümfisiinuste poolt piiratuna moodustuvad selles koes k o o r e s õ l m e k e s t e n a tuntud koondised. Sõlmekesed asetsevad hobuse, veise ja karnivooride lümfisõlmede kortikaalsubstantsis 2—3 reas, sisaldades endis värvitud preparaadis heledamaid alasid — i d u- ehk r e a k t i i v s e i d t s e n t r e i d. Need suurtest ja keskmistest lümfotsüütidest koosnevad moodustised sisaldavad mitoose ja on (oletatavasti) lümfotsüütide loomepaigaks. Heleda tsentraalse ala piiril asetsevad siin (mõnikord kontsentriliste ringidena) väikesed lümfotsüüdid, mis tiheda paigutuse ja tuumade tugeva värvuse tõttu moodustavad tumeda ringja ä ä r e- (m a r g i n a a l-) t s o o n i. Paljudes folliikulites on idu-

tsentrid ähmased või puuduvad hoopis; sea puhul leidub vastavas paigas ka mitoose vähe. Säsiväätides idutsentrid puuduvad; noortel loomadel puuduvad nad ka kooresõlmekestes.

Tsentrid tekivad perioodiliselt, ilmudes sõlmekeste nn. aktiivses faasis ja kadudes nende soikeperioodil. Sõlmekese aktiviseerumise põhjuseks on toksiliste ainete (mikroobide mürgid), tolmukübemete, söepartiklite jm. sattumine lümfisõlmedesse. Et sellise ärrituse vastusena (reaktsioonina) sõlmekestes tekivad heledamad



Joonis 49. Koera lümfisõlme medullaarsubstants. Suurendus 187 korda. (A. A. Maksimovi järgi.)

alad, siis nimetatakse viimaseid ka reaktiivseteks ehk reaktsioonitsentriteks. Nende talitluses lümfopoeetiliste keskustena on hakatud mitmelt poolt hoopis kahtlema, oletades, et lümfotsüütide tekkimise kohaks on ainult sõlmekeste ääretsoon. Aktiivse faasi algul ilmuvad sõlmekese keskele hulgaliselt keskmised lümfotsüüdid, milledest hiljem diferentseeruvad suured ja väikesed lümfirakud.

Idutsentritest või nende ääretsoonist tekkinud lümfotsüüdid pääsevad lümfisiinustesse või venoossete kapillaaride seina kaudu otseselt verre. Mainitud kapillaaride endoteel on paks, meenutades näärmejuhade epiteeli, ja nende rakkude vahel on pilujad ruumid, mida rakulised elemendid kasutavad seina läbimiseks.

Selliste pilude kaudu pääsevad ka üksikud erütrotsüüdid lümfisiinustesse.

Lümfisiinused on lümfisõlmedesisesed lümfiteed, milledel puudub iseseisev sein peale (nn. perverakkude poolt moodustatud) endoteelkatte ja millede valendik pole vaba, vaid läbitud kolmemõõtmelisest võrgust — retikulaarstroomast (joonis 49). Siinuste kogusäng on aferentsete ja eferentsete lümfisoontega võrreldes mitmekordselt avaram, milline asjaolu tagab lümfi väga aeglast sõlmesisest voolu; seejuures puutub kogu läbivoolav lümf kokku tema teel asetseva rakulise võrgustikuga. Perifeersesse lümfi sattunud mikroobid ja võõrkehad peetakse kinni siinuste süntsütiaalse filtri — siinsete retiikulumi- ja endoteelirakkude poolt, mis seejuures ümarduvad ja vabanevad rakulisest võrgustikust makrofaagidena. Eriti palju fagotsüteerivaid retikulaarrakke ja makrofaage leidub lümfisõlmede kortikaalsetes siinustes. Lümfisõlmed osutuvad seega retiikulumi- ja endoteelirakkude talitluse kaudu lümfi paikseteks filtriteks.

Makrofaagide kõrval leiduvad siinustes vabade rakkudena väikesed ja keskmised lümfotsüüdid koos plasmarakkudega, mis siia satuvad lümfoidkoe teistelt aladelt. Harvemini leidub siinustes ka üksikuid leuko- ja erütrotsüüte.

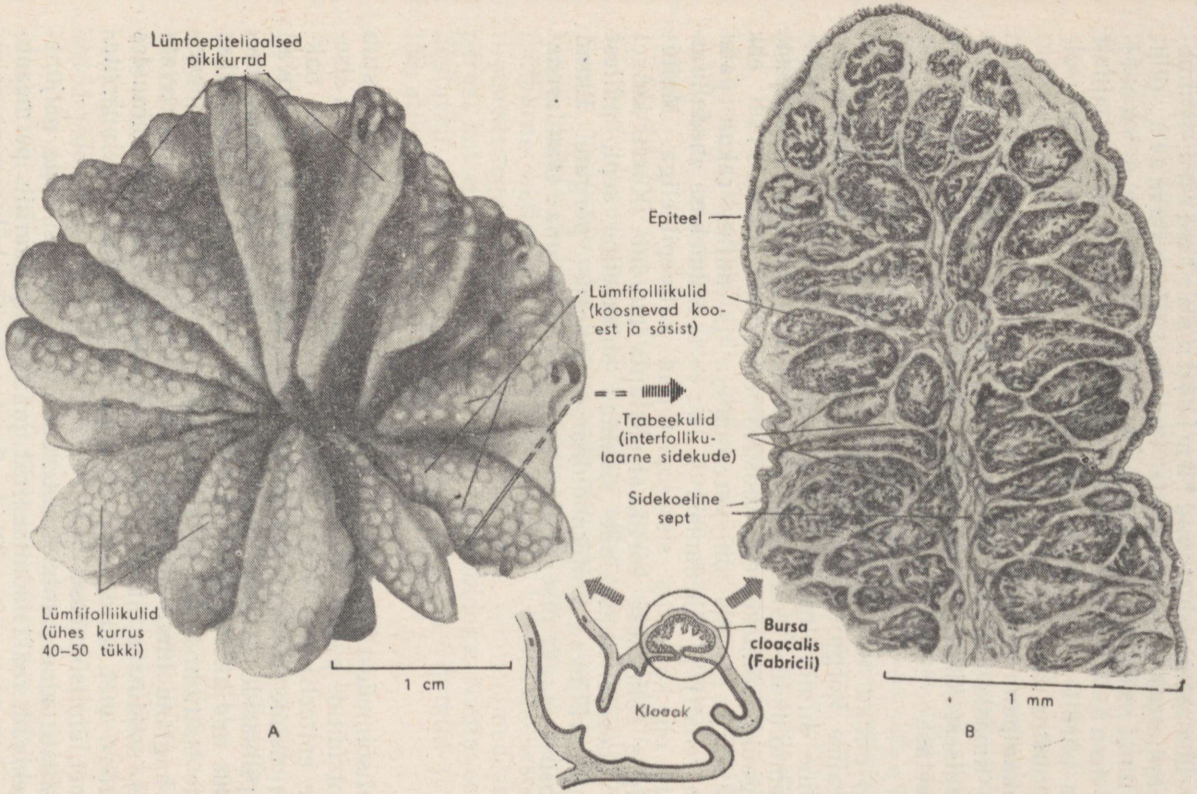
Hemolümfisõlmed. Lümfisõlmede hulgas leidub tumepunase värvusega hemolümfisõlmi. Need on varieeruva ehitusega moodustised, milledele ühine on vaid nende siinuste täitumine verega. Aferentsed ja eferentsed lümfisooned hemolümfisõlmes puuduvad. Nende kihn ja trabeekulid on nõrgalt arenenud.

Arvamused hemolümfisõlmede ülesande või tähtsuse ja päritolu kohta on väga erinevad. Ühelt poolt peetakse neid jätkuva lümfotsütopoeesi tõttu tavaliste lümfisõlmede taoliseks, millede siinustesse on sattunud erakordselt palju erütrotsüüte. Verekapillaaride vigastuse (verevalanduste tekkimise) korral võivad ka tavalised regionaalsed lümfisõlmed hemolümfisõlmede taoliseks muutuda, sest perikapillaarsesse koesse pääsenud erütrotsüütidest kandub suur osa lümfisoonestikku. Teiselt poolt aga nähakse hemolümfisõlmedes moodustisi, mis lümfotsüütide kõrval valmistavad ka teisi vererakke. Nii ongi lugu näiteks veise hemolümfisõlmedega, kus toimub (Winquisti, 1954, andmetel) aktiivne müelopoees.

Põrnataolise ehitusega hemolümfisõlmi kirjeldatakse ka hemaal- ja splenoidsõlmedena.

Lümfoidsed moodustised lindudel

Lindudel esinevad lümfoidsed moodustised (Florensovi, 1951, andmetel): 1) perivaskulaarse lümfoidinfiltraadina (lümfirakkude ja histiotsüütide difuussete koondis-



Joonis 50. Kana kloaagi- (Fabriciuse) paun. (C a l h o u n i järgi, ümber joonistatud.)
A — kloaagipauna limaskesta longitudinaalsed (lümfoepiteliaalsed) kurrud (organi väljapööratud seinal); *B* — üksikkurru ristlõige.

tena perivaskulaarsete lümfiruumide ja lümfisoonte ümbruses); 2) perivaskulaarsete lümfoidsõlmekesten a; 3) sõlmekeste rühmast moodustunud lümfoidnaastuden a; 4) ümbrusest kindla piiriga eraldumata inkapsuleerumata (kihnuta) lümfisõlmeden a; 5) inkapsuleerunud lümfisõlmeden a. Viimased esinevad põllumajanduslindudest ainult hanel ja pardil. Vastandina imetajaile puudub lindude lümfisõlmede siinustes rakuline süntsüütium (nn. lahtised siinused).

Kloakaalpaun on noorlindude lümfopoeetiline organ. Tema sein koosneb limaskestast, välimisest tsirkulaarsest ja sisemisest longitudinaalsest kihist moodustuvast siledakiulisest lihaskestast ja seroskestast.

Limaskest moodustab peamiselt lümfoidkoest koosnevaid (12—14) pikikurde (joonis 50), millede harjad ja küljed on kaetud mitmerealise kõrgprismalise epiteeliga ning millede põhjas on ühekihiline silindriline või kuubikuline karikrakke sisaldav epiteel. Lümfoidkude esineb kurrus arvukate (40—50) sõlmekeste näol. Igaüks sõlmekestest koosneb tsentraalsest säsist ehk idutsentrist (mis on veresoonteta ja milles rakud paiknevad hõredalt) ja tihedamast koorest. Sõlmekese medullaarsubstants on kontaktis sissesopistunud katteepiteeliga. Mainitud paigas sõlmekese kortikaalsubstants puudub. Kurru keskel esineb väheseid lihasekiude sisaldav sidekoeline sept, millest omakorda väljuvad internodulaarse sidekoe põrgad. Linnu suguküpsuse saabumise ajal algab kloaagipauna taandarenemine.

Lümfisõlmede talitlus

Lümfisõlmedest läbi voolates puhastub lümf ja samas rikastub ta lümfotsüütide poolest. Epiteliaalse barjääri (epidermise või siseorganite epiteeli) või haava kaudu koevedelikku pääsenud bakterid ja nende poolt produtseeritud toksilised ained kanduvad lümfikapillaaride ja -soonte kaudu regionaalsetesse lümfisõlmedesse, kus nad hävitatakse või kahjutustatakse; sel teel välditakse bakterite sattumist üldringesse (septitseemiat). Lümfisõlmedes toimuv aeglane lümfivool (läbi rakulist võrgustikku sisaldavate siinuste) soodustab ühest küljest bakterite hävitamist siinustes fagotsütoosi teel, kuid teisest küljest ka toksiliste ainete ärritavat toimet lümfisõlmesse.

Toksiliste ainete toimel intensiivistub lümfotsüütide paljunemine, tekivad reaktsioonitsentrid ja verekapillaaride permeaabluse suurenemise tõttu filtreerub vereplasma hõlpsamini rakuvahelistesse ruumidesse, põhjustades lümfisõlmede turselist paisumist. Koos lümfisõlme tursumisega suurenevad tema konsis-

tents ja tundlikkus, sest kollageenkiuline kihn takistab ulatuslikumat paisumist.

Tavaliselt läbib lümf enne verre pääsemist mitu lümfisõlme ja juhul, kui lümfi sattunud bakteritega ei tule toime regionaalne lümfisõlm, jätkub bakterite hävitamine järgmises lümfisõlmes. Bakterite liigse hulga või toksilisuse puhul hävivad fagotsüteerivad retikulaarrakud ise, mille tagajärjel tekivad lümfisõlmedes mädakolded. Võrdselt bakteritega peetakse lümfisõlmedes kinni ja hävitatakse või deponeeritakse siin ka teised korpuskulaarsed elemendid (eriti söe- ja tolmupartiklid bronhiaallümfisõlmedes). Teistsugune on lugu vähirakkudega: need paljunevad siin esmalt ja rändavad siis mööda lümfiteid edasi, mispärast vähi operatiivsel kõrvaldamisel (inimesel) püütakse eemaldada ka vastavaid eferentseid lümfisooni koos regionaalsete lümfisõlmedega.

Fagotsütoosi kõrval aitavad lümfisõlmed organismi kaitseks kaasa veel antikehade moodustamisega. Antikehad vastavate antitoksiinide, aglutiniinide, pretsipitiinide jt. näol tekivad regionaalses lümfisõlmes juba esimestel infektsioonijärgsetel päevadel, kaasnedes lümfotsüütide hulga suurenemisega. Arvatakse, et antikehade moodustajateks on noored lümfotsüüdid ja plasmarakud.

Steriilsetes tingimustes üleskasvatatud loomadel (merisigadel) on lümfoidkude umbes 25% võrra vähem kui kontroll-loomadel. Nende lümfisõlmedes puuduvad idutsentriga varustatud sõlmekesed, siinustes leiduvate retikulaarrakkude arv ja nende fagotsütaarne aktiivsus on vähenenud jne. Lümfisõlmekesed reaktiivtsentritega ilmuvad selliste loomade lümfisõlmedesse alles pärast katseloomade infitseerimist mikroobidega. Nähtavasti moodustavad bakterite ainevahetusproduktid (B_{12}-vitamiin jt.) vajaliku stiimuli lümfoidkoe arenguks.

Põrn (*lien*)

Üldine iseloomustus. Põrn on kõikidel vertebraatidel esinev, veresoonte teedel asetsev muutuva suurusega ja mõnevõrra (trabeekulite ja lümfoidkoe osas) lümfisõlmi meenutava ehitusega organ, milles täiskasvanud loomadel toimub punaliblede ja vereliistakute (trombotsüütide) lammutamine (hemolüüs), lümfoidsete rakkude moodustumine (lümfopoees), organismi kaitsmine nakkuste vastu humoraalsel ja tsellulaarsel teel ning vere (vereliblede) deponeerumine puhkavas organismis.

Põrn moodustab suurima lümfoidkoe massi organismis, ta on suurim verefilter ja rikkalikumalt kui teistes organites on siia koondunud ka retikuloendoteliaalsüsteemi (histiotsütaarseid) rakke. Puutudes vahetult kokku põrna ekstravaskulaarsete histiotsütaarsete elementidega (retiikulumirakkudega), puhastub siin

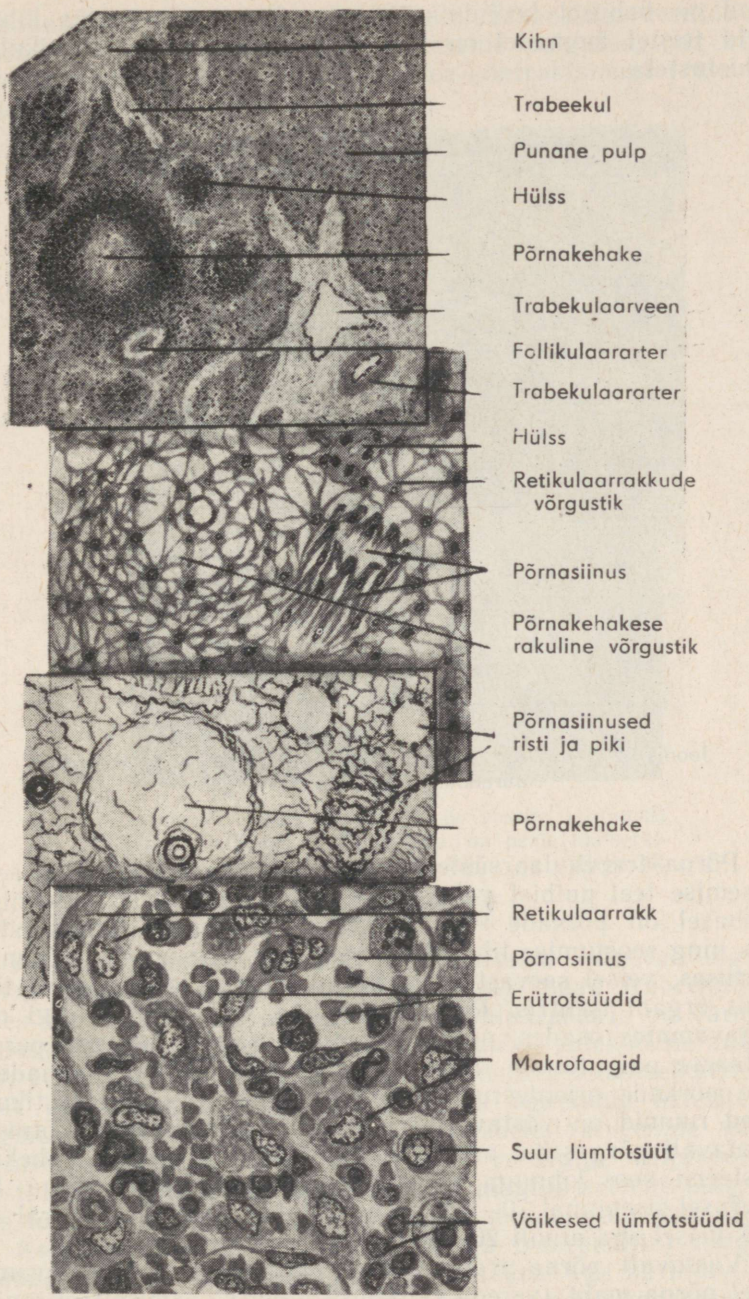
veri atrotsütoosi teel võõrkolloididest ning fagotsütoosi teel raugastunud ja degenereerunud vererakkudest. Asjaolu, et põrna mitmekesisele talitlusele vaatamata katseloomad suhteliselt kergesti taluvad põrna kõrvaldamist (splenektoomiat), seletub sellega, et põrnas pole selliseid koeelemente, mis organismis mujal hoopis puuduksid.

Vere deponeerumise organina on põrnal varieeruv suurus ja aktiivne kontraktsioonivõime. Organi kontraktiilsuse kandjaks on lihaskoelis-elastne kihn (*capsula lienis*) ja kihnuga seostunud organisisesed anastomoseeruvad väädid — põrgad ehk trabeekulid (*trabeculae lienis*). Väljastpoolt katab kihnu peaaegu üleni peritoneum (serooskest), mis, olles moodustunud peamiselt kollageensetest kiududest, toimib võrdselt veresoonte adventitsiaalkestaga, tõkestades põrna liigset paisumist verega täitumise puhul ja vältides organi rebenemist sellisel korral. Põrgad jaotavad organi ebamääraselt eraldunud osadeks — põrna sagarikkudeks (*lobuli lienis*). Veresoonte ja närvide sissetungi paika põrna vistseraalsel pinnal nimetatakse väratiks (*hilus lienis*); tavaliselt on värat pikkades põrnades (hobusel, seal, koeral ja kassil) kraavjas ja lühikestes (inimesel, lambal) lohkjas.

Trabeekulitevaheline kude — põrna pulp (*pulpa lienis*) — jaguneb tumepunase värvusega (kõiki vere rakulisi elemente sisaldavaks) punaseks pulbiks ja natiivses preparaadis organi lõikepinnal valgete täpikestena või väätidena esinevaks valgeks ehk lümfoidpulbiks. Lümfoidkude ümbritseb trabeekulitest pulpi kulgevaid artereid tupekujuliselt, esinedes seejuures osaliselt (täiskasvanud loomadel peamiselt) kerajate, lümfisõlmede folliikuleid meenutavate põrna- ehk Malpighi kehakestena (*folliculi lymphatici lienales* ehk *corpuscula lienis*). Põrnapulp, mida mõnikord ka põrnaparenhüümiks nimetatakse, sisaldab väga karakteerse ehitusega veresoonestikku ja koosneb vabade rakuliste elementide kõrval retikulaarstroomast (retikulaarrakkudest ja retikuliinkiududest; joonis 51). Seal ja ruminantidel esineb punases pulbis ka silelihasekiudude võrk.

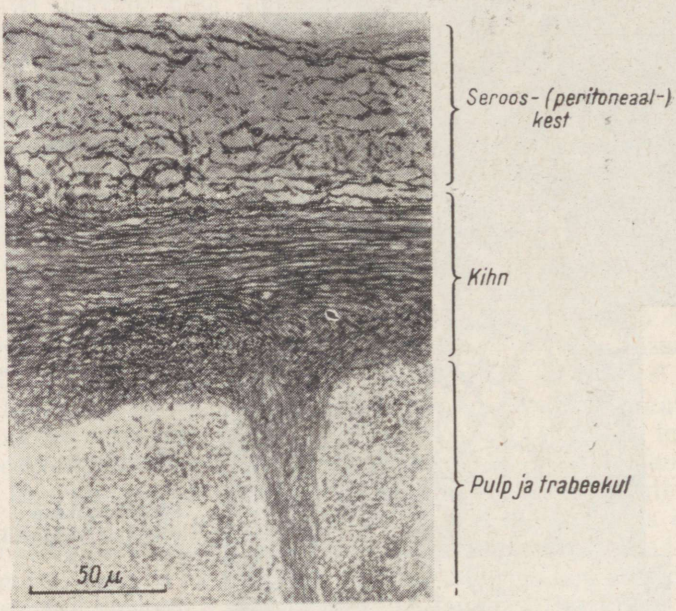
Põrn on organ, milles arteriaalse ja venoosse veresoonestiku vahel puuduvad histoloogiliselt demonstreeritavad ühendusteed: arteriaalsed kapillaarid lõpevad pulbis ja samuti algavad siit veenid iseseisvate kapillaarsete soontena. Selle tõttu pääseb veri siin hõlpsasti soonestikust pulpi ja vastupidi.

Kihnu ja trabekulaarsüsteemi ehitus. Hobusel ja mäletsejalistel koosneb põrnakihn kahest teineteisest dissektsiooni teel kergesti eraldatavast kihist, milledest väljaspoolne, serooskestale vastav, on sidekoelis-elastne ja seespoolne lihaseline (joonis 52). Lihaseline kihn ületab serooskesta paksuses hobusel keskmiselt kahe-, veisel kolme- ja lambal nelja- kuni viiekordselt. Seal ja karnivooridel puudub eraldatav piir serooskesta ja päriskihnu vahel. Tsirkulaarselt ja longitudinaalses suunas kulgevad lihase-



Joonis 51. Põrna skemaatiline ehitus.

kiud on hobusel koondunud enam-vähem erinevateks kihtideks, kuid teistel loomadel on lihasekiudude paigutus põimikuline ja kihistusteta.

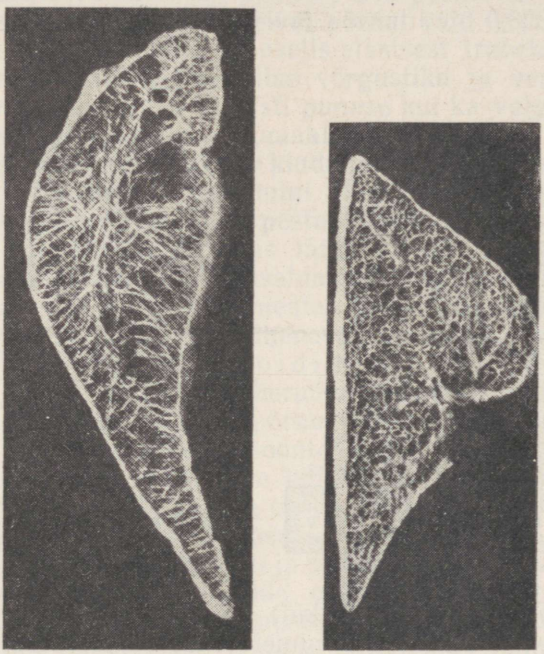


Joonis 52. Veise põrna kihnu elastsete kiudude võrk. Mikrofoto. Suurendus 360 korda. (O r i g.)

Põrna trabekulaarsüsteem meenutab matsereeritud ja seejärel pesemise teel pulbist vabastatud organis pesukäsna (joonis 53). Hobusel on põrkade kuju, jämedus ja omavahelise seostumise viis ning seostumise tihedus enam-vähem ühesugused põrna kogu ulatuses; veisel seevastu jämenevad põrgad ja asetsevad tihedamalt organi tsentris. Ruminantidel on trabeekulid, isegi organi sügavamates osades, põrna välispinna suhtes peaaegu perpendikulaarse paigutusega, kuid hobusel ja teistel koduloomadel selline põrkade orienteerunud paigutus puudub ja põrgastikuvahelised ruumid on vastavalt sellele enam-vähem võrdmõõtmelised. Vastavalt põrgastiku arengule on hobusel ja koeral trabekulaarsüsteemi seos kihnuga väga tihe: hobusel leidub kihnu 1 cm^2 suurusel sisepinnal 70—100 trabeekuli kinnituskohta, koeral umbes 500, veisel aga ainult 20—50.

Vastavalt põrna trabeekulite paigutusele suureneb ruminantidel põrna maht (verega täitumise puhul) peamiselt organi paksuse suunas, hobusel ja teistel loomadel aga kõikides mõõtmetes.

Silelihasekiud paiknevad piki põrkasid. Trabekulaarveenide naabruses on lihasekiududel sageli radiaalne paigutus, mis võimaldab veenide avanemist trabekulaarkoe kontraktsiooni (vere väljutamise) puhul.

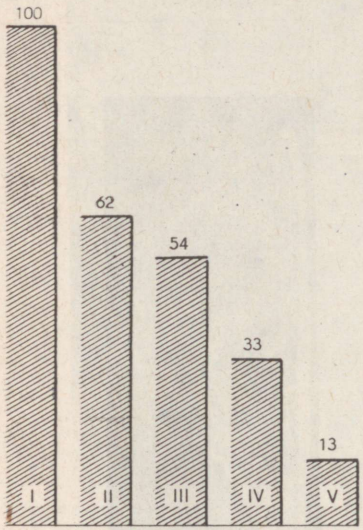


Joonis 53. Veise (vasakul) ja hobuse (paremal) põrna ristlõiked, millest pulp on peale matseratsiooni välja pestud. Näha kihn ja põrgastik. (Orig.)

Kihnust organisse suunduvad veresooned kulgevad algul erinevat (arterid lühemat, veenid pikemat) maad trabeekulites ja alles siit lähevad nad üle pulpi. Trabekulaararterid on varustatud iseseisva seinaga, mida trabeekulist eraldab sidekoeline adventiitsia; veenid seevastu säilitavad siin vaid oma endoteelkatte. Sellisest ehituslikust omapärast tingituna õgvendub arterite kulg organi paisudes, kuid samal ajal trabekulaarveenide valendik aheneb, pidurdades seega suurenenud verehulga väljavoolu põrnast. Põrna kontraheerudes, vastupidi, muutub arterite kulg põrkades looklevaks, kuid veenide valendik samaaegselt suureneb.

Kontraktiilsete elementide (kihnu ja trabeekulite) **ning pulbi mahuline suhe** erineb liigiti, vähemal määral aga ka indiviiditi ja vastavalt eale. Loomadel, kelle põrn on eriti kohanenud vere deponeerimiseks (depoopõrn), on suhteliselt rikkalik trabe-

kulaarkude ning nendel on kihn ja trabeekulid lihaskoerikkad. Üldiselt on depoopõrn omane nn. atleetloomadele (hobune, koer), kes on suutelised püsivateks ja ulatuslikeks pingutusteks (joonis 54). Teistel loomadel, vastupidi, on põrnas ulatuslikult



Joonis 54. Koera põrna suhteline suurus: *I* — koera puhkeajal, *II* — kui koer haistab kassi lõhna, *III* — kui koer kuuleb kassi häält, *IV* — kui koer näeb kassi ja *V* — kui koer kassi taga ajab. Numbrid tulpade kohal näitavad suuruse protsenti.

valget pulpi (näiteks küülikul) ja kuna lümfoidkude peetakse immuunsuse kandjaks, siis nimetatakse sellist põrna immuniseerivaks põrnaks. Koduloomadel näitavad kõnealust suhet ja põrna kihnu paksust järgmised andmed:

Loom	Mahuline suhe trabekulaarkoe+kihnu ja pulbi vahel	Põrna kihnu paksus mikronites
Hobune	1 : 4	400—500
Koer	1 : 5	umbes 50
Lammas	1 : 14	umbes 250
Siga	1 : 18	125—165
Veis	1 : 28	umbes 400

Trabekulaarkoe mahust umbes 50% moodustub hobusel lihaskoest. Rikkad on lihaskoe poolest ka koera trabeekulid. Hobusel kasvab trabekulaarkoe hulk vastavalt eale, võrdudes alla 3 aasta vanustel hobustel umbes 10% ja täiskasvanuil 20—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.

Põrna retikulaarstrooma. Lihaselis-elastsest trabekulaarsüsteemist moodustunud makroskoopilise võrgustiku ja veresoonestiku vahelistes ruumides esineb niihästi punase kui ka valge pulbi alal süntsütiaalselt liitunud mesenhümaalsete rakkude ja viimastega tihedasti seostunud argürofiilsete kiudude võrgustik ehk retiikulum. Nii üks kui teine nähtub selgemini ainult siis, kui pulbi vabad rakud on veresoonte kaudu välja pestud. Selle rakulis-kiulise sõrestiku silmad on valge pulbi osas täidetud mitmekujuliste lümfirakkudega ja punases pulbis sisaldavad nad punaliblede kõrval ka kõiki teisi vere rakulisi elemente. Põrna rakuline retiikulum ja argürofiilsete kiudude võrk tihenevad veresoonte naabruses ja kapillaarseid artereid ellipsoididena ehk hülssidena ümbritsedes kaovad rakkude vaheruumid peaaegu hoopis. Samuti on süntsütiaalne rakuvõrk tihe põrnakehakesi ümbritsevas marginaaltsoonis. Kapillaarsete veresoonte endoteelirakkude ja põrna rakulise süntsüütiumi vahel pole kindlat piiri ning kapillaarsete veresoonte ja põrna siinuste sein on vaadeldav kui vastavalt kujunenud (torustunud) retiikulumi osa.

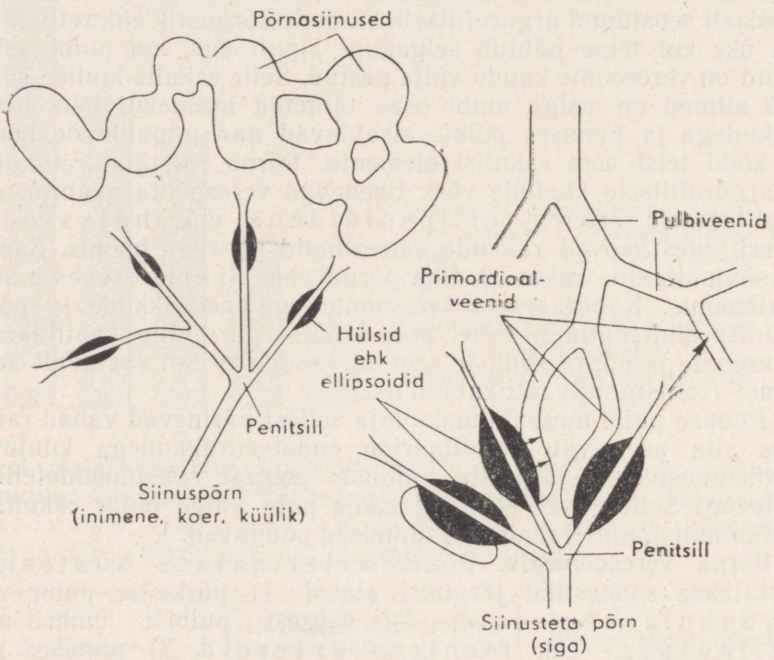
Punase pulbi mesenhüümkudeja sellest pärinevad vabad rakud koos siin asetsevate kapillaaride endoteelirakkudega kuuluvad fagotsütoosivõime ja teiste tunnuste poolest retikuloendoteliaalsüsteemi. Selles osas erineb punane pulp valge pulbi rakulisest retiikulumist, millel mainitud tunnused puuduvad.

Põrna veresoonestik. Põrna arteriaalses süsteemis eristatakse soonestiku järgmisi alaosi: 1) põrkades paiknevaid trabekulaarartereid, 2) valgest pulbist ümbritsetud follikulaar- ehk tsentraalartereid, 3) punases pulbis asetsevaid pintsel- ehk penitsillaarartereid, 4) nn. hülsist ehk ellipsoidist ümbritsetud hülssartereid ja 5) arteriaalseid lõppkapillaare (tahvlid IV ja V).

Venoosses süsteemis eristatakse: 1) põrnasiinuseid või (vastavalt liigile) kapillaarseid primordiaalveene, 2) pulbiveene ja 3) trabekulaarveene (joonised 55 ja 56).

Hiiluse kaudu põrna tunginud põrnaarteri harud kulgevad algul koos põrnaveeni harudega suuremates trabeekulites. Põrkade lihaskoelise koostise puhul, mis on omane peaaegu kõikidele koduloomadele, puudub trabekulaararteritel arenenud adventitsiaalkest ja veenidel isegi iseseisev sein peale endoteelkatte. Trabeekulitest follikulaararteritena lahkuvad veresooned on kaetud liigiti ja eati erineval määral lümfoidkoega; periarteri-

aalne lümfoidkude ehk valge pulp sisaldab ainsa soone teel ühe või mitu põrna- ehk Malpighi kehakeseks nimetatavat lümfisõlmekest. Tavaliselt paikneb arter lümfoidtupes tsentraalselt, kuid põrnakehakese suhtes on tal ekstsentriline paigutus. Tsentraalarteri väikesed harud varustavad lümfisõlmekeste arteriaalset kapillaaristikku. Noorloomadel on lümfoidtuped suhteliselt arenenumad kui täiskasvanuil. Täiskasvanud koeral näiteks esineb periarteriaalne lümfoidkude vaid üksteisest eraldunud sõlmekestena.

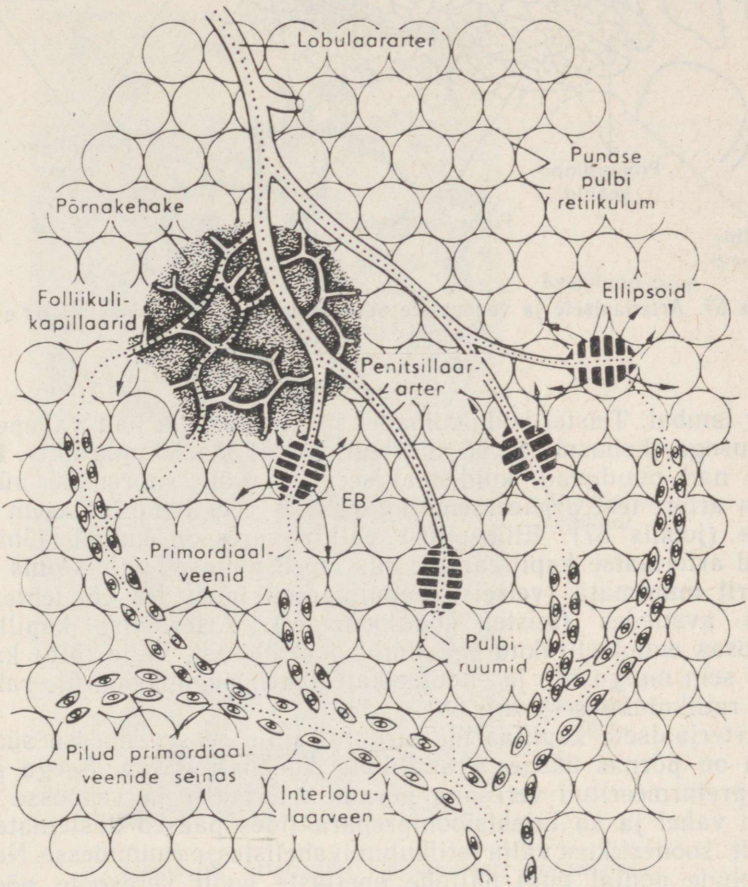


Joonis 55. Põrna arteriaalse ja venoosse süsteemi vaheala ehitus. (Herrathi järgi.)

Valgest pulbist lahkudes hargnevad arterid pintslikujuliselt kord-korralt ahenevateks ja erineva pikkusega arterioolideks — pintselarteriteks (*penicilli*). Nende sein moodustub kollageensete ja elastsete kiudude kõrval tsirkulaarsete silelihasekiudude 1—2 kihist. Seal on pintselarterid sageli spiraalse kuluga (joonis 57).

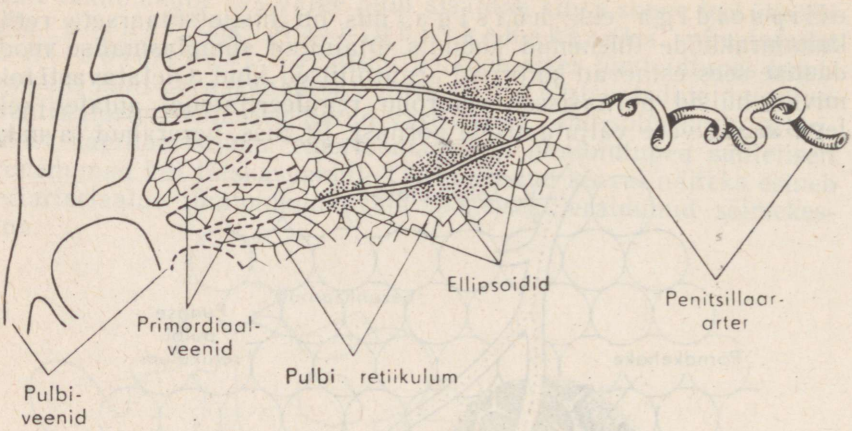
Penitsillaararterite lõpul, kus nende diameeter võrdub veel vaid umbes 10 mikroniga, asendub nende sidekoelis-lihaseline sein ellipsoidse, endoteelkihti katva sümplasmalise moodustisega —

ellipsoidiga ehk hülsiga, mis on histiotsütaarsete retiikulumirakkude tihenenud koondis. Mainitud sümplasmalise moodustise sees esinevad ka õrnad argürofiilsed kiud. Oletatavasti toimivad hülsid põrnasisese vererõhu reguleerijatena, aidates sellega kaasa vere väljutamisele põrnast. Et tušš, vererakud ja mik-



Joonis 56. Põrnasisese tsirkulatsiooni skeem kassil. (McNee' järgi.)

roobid (stafülokokid) verest hülsirakkude vahele pääsevad, mitte aga siitkaudu põrna pulpi, siis iseloomustatakse põrna hülsse ka verd võõrpartiklitest puhastavate filtritena, kuid ka seadistena, mille kaudu osa vereplasmast arteriaalsest sängist vahetult venoossesse pääseb. Hülsid on kõige arenenumad seal (60×195 mikronit) ja kõige väiksemad koduloomadest veisel (10×40 mikronit)



Joonis 57. Arteriaalsete ja venoossete veresoonte seos sea põrnas. (Loreti ja Vogliotti' järgi.)

ning lambal. Teistel koduloomadel ja inimesel on nad vahepealse suurusega (hobusel 28×65 mikronit, koeral 38×80 mikronit). Küülikul nad puuduvad, kuid seal seevastu võib suuremale hülsile sama arteri teel perifeersemalt järgneda veel teine, väiksem abihülss (joonis 57). Ellipsoidist väljuv veresoon kulgeb lühikest maad arteriaalse kapillaarina, mis lõpeb punases pulbis oma diameetrit muutmata (veisel), ampullaarselt laienedes või lehterjalt pulpi avanedes (teistel koduloomadel). Arteriaalse kapillaari lõpposas endoteelirakud eemalduvad üksteisest, mille tõttu kapillaari sein mulgustub ja endoteelkate läheb aegamööda üle rakuliseks retiikulumiks (joonis 58).

Arteriaalsete kapillaaride struktuuriline seos venoosse süsteemiga on põrnas üksnes erandlikult demonstreeritav. Seega puudub preformeeritud veresäng põrnas arteriaalse ja venoosse süsteemi vahel ja ka injektsioonipreparaatides pääseb süstematerjal vabalt soonestikust välja retiikulumivahelistesse ruumidesse. Nende asjaolude põhjal ongi paljude õpetlaste poolt verevoolu põrnas peetud lahtiseks ehk ekstravaskulaarseks. Tõeliselt aga on olukord selline, et vastavalt retiikulumirakkude funktsionaalsele seisundile ja vere äravoolu tingimustele võib veri voolata kord läbi retikulaarstrooma ulatuslikkude alade, kord aga rohkem otsest teed kaudu veenidesse üle minna. Pealegi on ju vedeliku vool kujutletav ka sellisena, et voolav juga pole piiratud kindlate kallaste või seintega.

Venoosse süsteemi algusosade iseloomu alusel jaotatakse põrnad *siinuspõrnadeks* ja *siinusteta põrnadeks* (Snook, 1950).

Siinuspõrn, mis on peale inimese omane koerale, meriseale, küülikule, hiirele jt., karakteriseerub p õ r n a s i i n u s t e k s nimetatavate struktuuride sisaldusega. Viimased on isekeskis anastomoseerunud, inimesel 12—40-mikronise diameetriga venoosse vere-



Joonis 58. Arteriaalse lõppkapillaari avanemine põrna pulpi.

soonestiku algusosadeks, millede sein moodustub endoteelitaolisest paigaliste makrofaagide protoplasmalisest süntsüütiumist ja seda väljastpoolt tsirkulaarselt vitste- või võrudetaoliselt ümbritsevatest retikuliinkiududest. Siinuste pikkade lindikujuliste, ümbritsevate retikulaarrakkudega seostuvate seinarakkude vahele jäävad (muutuva suurusega ja ajutiselt hoopis puuduvad) longitudinaalselt paiknevad pilud (joonis 51). Vähestes sinusoidides, mida kirjeldatakse lamba põrnas, on sein korrapäratum, sõelakuju-

line; samuti väidetakse, et lamba põrnas seostuvat sinusoidid retiikulumivaheliste ruumidega samal viisil nagu arteriaalsed kapillaaridki (Lewis, 1957). Teistel loomadel (nagu inimeselgi) algavad põrnasiinused punases pulbis umbselt. Inimesel ja küülikul esineb punane pulp siinuste vahel kitsaste pulbi- (ehk Billrothi) väätidena, nii et umbes üks kolmandik põrnakoest on siin täidetud siinuste poolt. Lühikeste pulbiveenide kaudu seostuvad siinused trabekulaarveenidega.

Vastavalt talitluse astmele eristatakse põrna retiikulumis puhastatud verega täidetud sulgunud piludega kontraheeruvaid voolusiinuseid, täielikult lõtvunud seinte ja avatud piludega töösiinuseid ja vahepealse kontraktsiooniseisundiga varusiinuseid. Viimastes säilitatakse vererakud, kuid plasma nõrgub välja retiikulumisse.

Seal, veisel, hobusel ja kassil põrnasiinused puuduvad (siinusteta põrn), olles asendunud punasest pulbist iseseisvalt algavate (arteriaalsete kapillaaridega otseselt mitteseostuvate) kapillaarsete (primordiaalsete) veenidega. Viimased (nagu põrnasiinusedki) puuduvad valges pulbis. Kapillaarsed veenid isekeskis ei anastomoseeru; pulbiveenideks ühinevad nad nii nagu puujuured puutüveks (joonis 56).

Primordiaalveenide katkendlik sein on veisel ja seal korrapäratu ehitusega, kuid lambal asetsevad endoteelirakud ja nende tuumad enamasti piki veeni. Primordiaalveenide diameeter on 7—15 mikronit; vastandina alati avatud põrnasiinustele esinevad nad sageli kollabeerunuina ja näivad sel puhul kahekihiliste endoteelväätidena. Primordiaalveenid on koondunud eriti hülsside ja penitsillaararterite naabrusse.

Primordiaalsete põrnaveenide ruumalane vahekord punase pulbi retiikulumiga on (seal ja kassil) palju väiksem kui siinuste vahekord pulbiväätidega. Seal moodustavad primordiaalsed veenid punasest pulbist umbes 4% (ellipsoidid koos pintselarteritega 10%). Seega on primordiaalsete veenide suhe retiikulumiga (86%) 1 : 21. Inimesel ja koeral on hülsse ja penitsille 1%, põrnasiinuseid 32—35% ja retiikulumi 64—67%; siin on põrnasiinuste ja punase pulbi retiikulumi ruumalane vahekord 1 : 2 (Garven, 1953).

Pulbiveenid on hobusel jämedamad ja tugevamini hargnenud kui mäletsejalistel. Pulbiveenid on kõige pikemad seal.

Lümfisooned. Lümfisooned esinevad põrna kihnus, põrkades ja trabekulaararterite adventiitsias. Hobusel (meriseal ja hiirel) saadavad lümfisooned ka valges pulbis kulgevaid artereid. Talitluslikult on nad tihedasti seostunud veresoonestikuga, võimaldades seedimise ajal, mil vererõhk värativeenis tõuseb kõrgele ja raskendab sel teel vere äravoolu põrnast, põrnas filtreerunud vereplasmal lahkuda lümfiteid kaudu. Sellega seletub, et katseloomad taluvad

lienaalveeni kinnisidumist ainult lümfiteede intaktsuse puhul; kui aga vastavate lümfisõlmede ekstirpeerimise teel tõkestada ka lümfiteede kasutamist, siis surevad katseloomad esimese paari päeva jooksul põrna rebenemise tagajärjel. Põrna täitudes on lümfisooned avatud, tühjunud põrnas nad aga sulguvad.

Punane pulp. Punase pulbi retiikulum koos primordiaalsete pulbiveenidega on vere deponeerumise paigaks. Põrnas deponeerunud veri erineb vererakkude kontsentreerituse poolest tsirkuleerivast verest. Vereplasma filtreerub põrnast läbi ja kandub venoosse süsteemi või lümfisoonte kaudu edasi, vere rakulised elemendid aga täidavad põrna puderja massina. Vere koguhulgast mahutab põrn endasse kassil 10—12%, koeral 10—15% ja hobusel veelgi rohkem. 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 mm^3-s 2,5—3,0 miljoni võrra. Seejuures on deponeerunud punalibled mõnevõrra väiksemad ja hemoglobiinirikkamad tavalistest erütrotsüütidest.

Öeldust järeldub, et punases põrnapulbis leidub kõiki vere rakulisi elemente, noortel loomadel aga ka üksikuid erütroblaste ja müelotsüüte. Väga harva (tavalisemalt karnivooridel ja seal) võivad siin leiduda ka üksikud megakarüotsüüdid. Vererakkude pulbisisene hulk ja koosseis muutuvad alaliselt. Hobusel leidub siin suhteliselt rohkesti eosinofiile. Sea ja mäletsejaliste põrna punases pulbis esineb arvukalt silelihasekiudude kimpe.

Vereliblede deponeerumise paik on ühtlasi nende lammutumise kohaks: punane pulp toimib ka hematolüütilise ja fagotsüteeriva koena. Lammutuse teostajaiks on retiikulumirakud ja kapillaarsete veenide (või põrnasiinuste) seina moodustavad endoteelitaolised paigalised makrofaagid; ärrituse puhul võivad nad süntsütiaalsest seosest vabaneda, moodustades splenotsüütideks nimetatavaid fagotsüteerivaid rakke (makrofaage). Erütrofagotsütoos esineb märgatavalt hobusel ja seal. Punaliblede lammutumisel vabanev kollakaspruuni värvusega pigment (hemosideriin) asetseb terakestena kas intratsellulaarselt või vabalt retikulaarstrooma silmades. Rikkalikult esineb pigmenti täiskasvanud hobusel, seal ja mäletsejalistel.

Mammaalide embrüonaalses eas ja müeloidse leukeemia puhul toimib põrn hematopoeetilise organina, moodustades kõiki vere rakulisi elemente. Täiskasvanud loomal säilib sellest võimest vaid lümfo- (tsüto-) poeetiline potents. Lümfotsütopoeesi paigaks on valge pulp.

Valge pulp. Lümfoidkude, mis põrnas esineb üksnes trabeekulitest pulpi suunduvate arterite teedel, on depoopõrnas nõrgalt

arenenud. Nii moodustab valge pulp põrna kogumahust sälul ainult 6—7% ja täiskasvanud hobusel 2,5—4%. Üldiselt on valget pulpi hobusel vähem kui teistel koduloomadel; kõige lümfoidkoerikkam põrn on mäletsejalistel (15—24%). Seal on valget pulpi umbes 11%. Hulgaliselt esineb valget pulpi küülikul (35%), kus ta jämedate väätidena artereid ümbritseb. Kõikidel loomadel väheneb valge pulbi maht puberteedi järel ja vanaduses. Selline lümfoidkoe mahu reduktsioon on konstateeritav organismis kõikjal.

Üksikasjus erineb valge pulbi paigutus põrnas liigiti ja paralleelselt looma eaga. Hobusel esineb ta peamiselt peente, ümbrusest ebaselgelt eraldunud väätide näol, milles sõlmjaid koondisi — folliikuleid ehk põrnakehakesi — leidub harva. Vähe on lümfoidkoes folliikuleid ka seal, kuid hästi on arenenud lümfifolliikulid veise põrnas ja punasest pulbist piirab neid selge, umbes 150-mikronise paksusega marginaaltsoon. Täiskasvanud koeral on lümfoidkude peamiselt folliikuliteks koondunud. Põrnakehakeste keskel leiduvad ajutiste moodustistena idu- ehk reaktiivtsentrid, mis meenutavad analoogilisi tsentreid lümfisõlmedes. Hobusel on põrnakehakestes noores eas heledad (nõrgemalt värvuvad) tsentrid, mis väljastpoolt on piiristunud tumedama lümfotsüütide valliga. Vanemate loomade põrnas seevastu on põrnakehakeste tsentraalne osa tumedam ja perifeerne ääretsoon heledam. Täiskasvanud hobuse põrnakehakeste idutsentrites mitoose ei leidu, milline asjaolu osutab hobuse põrnakehakeste väikesele tähtsusele lümfotsütopoeesi seisukohalt. Teistel loomadel on mitoosid siin sagedasti konstateeritavad. Lümfotsüütide kõrval sisaldavad põrnakehakesed vähesel määral ka monotsüüte ja plasmarakke. Põrna lümfopoeetilise talitluse tõttu on siit tagasi- (välja-) voolav veri lümfotsüütide ja monotsüütidega mitmekordselt rikastunud; samuti tõuseb siin vere antikehade sisaldus.

Lümfoidkoe rakuline retiikulum (strooma) kunstlikult injitseeritud aineid ei salvesta, kuid ta on suuteline fagotsüteerima kohapealse päritoluga degenereeruvaid rakke. Hobusel ja seal esineb põrnakehakestes ka erütrofagotsütoos.

Põrna veresooned ja lihaskude on varustatud peamiselt müeliniseerumata närvikiududega. Müeliniseerunud (sensiiblitest) närvikiududest suunduvad paljud hülssidesse. Ganglionirakud põrnasiseste närvide teedel puuduvad.

K a n a (siinusteta) põrnas puuduvad põrnakehakesed ja tugevamad trabeekulid, mille tõttu ta lõikepind on makroskoopiliselt homogeenne. Osaliselt leidub siin müeloidse hematopoeesi koldeid (L e v a d i t i jt., 1960).

Regeneratsioon. Põrnal on suur regeneratsioonivõime. Ta suurus taastub katseloomadel (koeral, kassil) isegi siis, kui temast on kõrvaldatud $^3/_4$. Põrna lõikehaavad paranevad armkoeta. Täieliku splenektoomia puhul suurenevad lümfisõlmed.

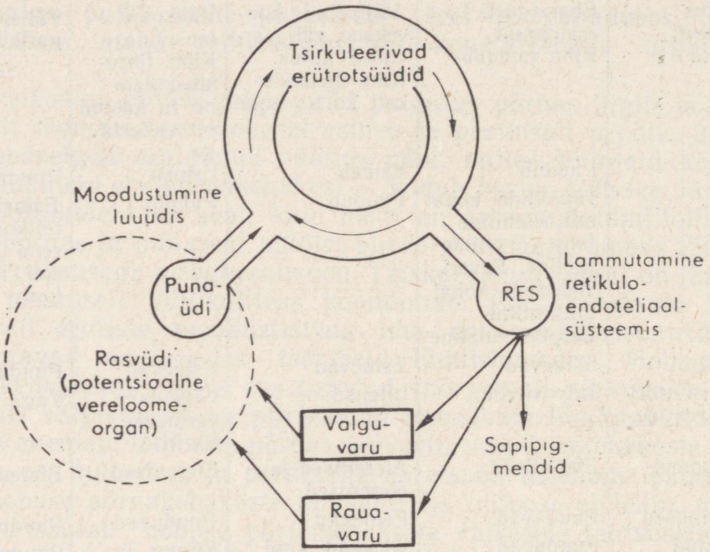
Võrdlevaid andmeid lümfopoeetiliste organite kohta

Võrdluse alused	Lümfoepiteliaalsed organid	Lümfisõlmed	Põrn	Tüümus
Eraldatus ümbrusest; välispind	Ebaselgesti eraldunud. Kihn puudub	Välispind konveksne, välja arvatud hiilus. Kihn ülekaalukalt kollageenne	Välispind lausaline. Kihn fibromuskulaarne ja kaetud serooskestaga	Välispind sagarikuline
Hiilus	Puudub	Esineb	Esineb	Puudub
Epiteel	Tonsillide kohal mitmekihiline lame või mitmerealine, Peyeri naastude kohal ühekihiline kõrgeprismaline	Puudub	Puudub	Esineb retikulaarsena ja Hassali kehakeste näol
Idutsentrid	Esinevad	Esinevad	Esinevad	Puuduvad
Lümfotsüütide moodustumine	Intensiivne	Intensiivne	Väheldane (erinedes liigiti)	Väga väike
Lümfisooned	Eferentsed	Aferentsed ja eferentsed	Eferentsed	Eferentsed
Lümfisiinused	Puuduvad	Esinevad	Puuduvad	Puuduvad
Lihasekiud	Puuduvad	Üksikud kiud esinevad kihnus ja põrkades	Kihnus ja trabeekuleis rikkalikult	Puuduvad
Punane pulp	Puudub	Puudub	Esineb	Puudub
Jagunemine kooreks ja säsiks	Puudub	Esineb	Puudub	Esineb sagarikes
Maksimaalse arengu aeg	Puberteediaeg	Puberteediaeg	Postpuberteetselt	Prepuberteetselt

ÜDI (*MEDULLA OSSIUM*)

Üldine iseloomustus. Täiskasvanud imetajail eristatakse luude punaüdi (*medulla ossium rubra*) ja kolla- ehk rasvüdi (*medulla ossium flava*). Viimane täidab toruluude keskosi (diafüüse), moodustudes rasvkoest. Punaüdi esineb luu spongioosses substantsis (selgroolülides, roietes, rinnakus, proksimaalsete toruluude epifüüsides, plaatjate luude diploes; puudub näokolju luudes); ta on hemotsütopoeetiline kude, moodustades vere punaliblesid, granulotsüüte ja vereliistakuid (joonis 59). Punaüdi värvuse kandjaks on erütrotsüüdid koos nende hemoglobiini sisaldavate arenguvormidega. Puna- ja kollaüdi omavaheline üleminek toimub

ilma kindla piirjooneta. Rasvüdi moodustab vereloomeorganite reservi, sest suurte verekaotuste puhul võib ta muutuda punaseks. Nälguse või vaegtoitumise, raukuse ja kurnavate haiguste korral asendub kollaüdi sültja või limase koega (*želatiin-ehk limaüdi*). Imetajate loodetel leidub üksnes punaüdi.



Joonis 59. Erütrotsüütide loome, tsirkuleerimise ja lammutamise (erütrooni) skeem. (*Wintrobe'i* järgi.)

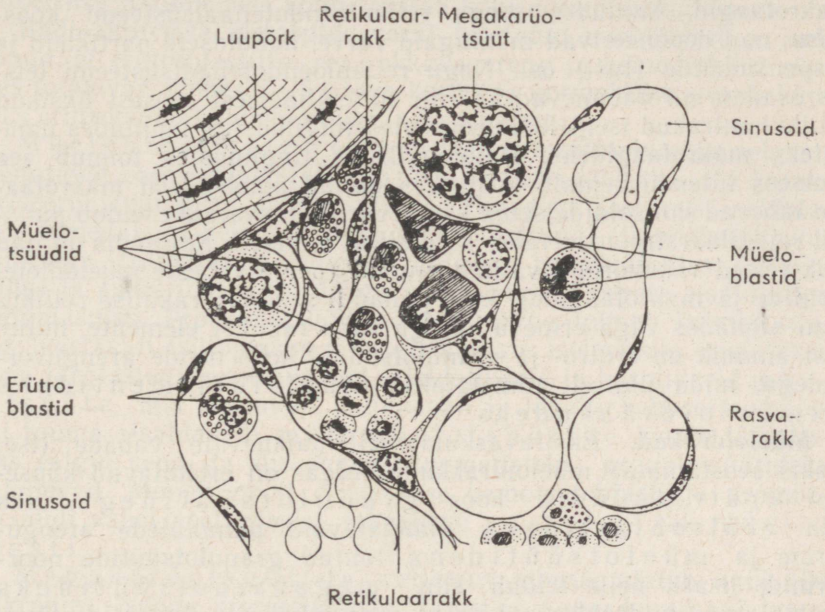
Punaüdi on täiskasvanud imetajail füsioloogilistes tingimustes ainsaks erütro- ja müelo- (granulotsüto-) poeesi paigaks. Looteeas tekivad mainitud rakud algul rebukoti seinas ja erinevates paikades lootekehas ning hiljem maksas ja põrnas. Üdi- ja maksasisene hemotsütopoees toimub mammaalidel ekstravaskulaarselt (väljaspool veresooni), rebukoti seinas aga peamiselt soontesiseselt.

Ka lindudel moodustuvad erütro- ja granulotsüüdid üdis. Luude osalise pneumatiseerituse tõttu on lindudel luuüdi vähe. On tõepärane, et sellega seletub nende tundlikkus verekaotuste suhtes.

Erütro- ja müelopoees toimuvad optimaalselt kehatemperatuuri tasemel. Jäsemete ja saba distaalsetes osades, kus temperatuur on keskmisest kehatemperatuurist mõne sentikraadi võrra madalam, on kollaüdi suhteliselt rohkem kui proksimaalsetes luudes. Roti sabaotsa kõhuõõnde implanteerides on leitud sabaotsa luudes (kõrgema temperatuuri tõttu) punaüdi mahu suurenemist. Hematopoeesiga on seega temperatuuri suhtes lugu vastupidine kui spermato-

geneesiga; viimane toimub vaid kehatemperatuurist mõnevõrra jahedamas keskkonnas, mida tagab skrootum.

Punaüdil on poolvedel konsistents, mille tõttu ta on uurimiseks hangitav ka punktsiooni teel (rinnakust) ja uuritav äigepreparaadina.



Joonis 60. Punaüdi ehituslikud elemendid.

Hematopoeesi kõrval võtab punaüdi osa ka organismi immunobioloogilistest protsessidest, vere puhastamisest ja endosti kaudu luu moodustamisest. Rikkalikkude interoretseptorite tõttu on ta ka oluline retseptoorne ala. Siit väljuvate ja üdisse suunduvate impulsside kaudu reguleeritakse hematopoeesi.

Punaüdi mikroehitus. Punaüdi strooma moodustub veresoonte (arterite, kapillaaride, venoossete siinuste ja veenide) süsteemist ja selle vahel asetsevast argürofiilseid kiude sisaldavast retikulaarsest koest (joonis 60).

Punaüdis on tihe veresoonestik. Kapillaarid suunavad oma vere sinusoidsetesse veenidesse, milledel on suur ja korrapäratu valendik. Sinusoidsetesse veenidesse pääsevad üdist üksnes valminud vererakud, granulotsüüdid aktiivse liikumise teel ja erütrotsüüdid tundmatul viisil. Oletatavasti tekivad sinusoidide endoteelis ajutised pilud. Lümfisoonte esinemine on üdis kaheldav. Retikulaarkoe silmad on üdis suuremad kui lümforetikulaarkoes.

Punaüdi retikulaarrakkudest moodustuvad hemotsütoblastid (polüpotentsed vererakkude moodustajad) kui ka monotsüüdid. Võimalusele, et hemotsütoblastid on tekkinud üdisse kandunud lümfotsüütidest, oleme viidanud teisal. Osa retikulaarrakkudest kui ka sinusoidsete kapillaaride endoteelirakud on paigalised makrofaagid, kuuludes seega retikuloendoteliaalsüsteemi koosseisu; nad deponeerivad mõningaid värve, kolloidseid partikleid ja suspensioonide (tuši) osi. Nagu retikuloendoteliaalsüsteemi teistes osades, nii vabanevad ka siin süntsütiaalsest seosest üksikud retiikulumirakud isegi füsioloogilistes tingimustes, muutudes ümarateks makrofaagideks. Patoloogilistes tingimustes toimub see protsess intensiivsemalt, kusjuures paljud amöboidsed makrofaagid lähevad sinusoidide seina kaudu verre. Rasvarakke leidub punaüdi retikulaarstroomas vähe, kuid siiski alaliselt. Kollaüdis on nad kõik teised rakuvormid välja tõrjunud (peale väheste müeloidelementide ja makrofaagide), kuid punaüdi sisaldab rakulise retiikulumi silmades väga erineva kujuga vabu rakulisi elemente, milledest enamik on erütro- ja granulotsüüdid koos nende arenguvormidega, mida üldiselt nimetatakse müeloidelementideks ehk müeloidrakkudeks.

Müeloidrakud. Ekstravaskulaarselt paiknevate vabade (isekeskis seostumata) müeloidrakkude hulgas on eristatavad küpsenud erütrotsüüdid koos granulotsüütidega, siis rida erütroblastideks nimetatavaid punaliblede arenguvorme ja müelotsüütidena tuntud granulotsüütide noorvormid; lisaks neile leidub siin megakarüotsüütideks nimetatavaid hiidrakke ja kõikide vere rakuliste elementide tüverakke — hemotsütoblaste ehk lümfoidotsüüte, mis meenutavad suuri lümfirakke. Vähem konstantsetena leidub punaüdis lümfotsüüte, monotsüüte, plasmarakke, rasvarakke, paljutuumalisi osteoklaste ja (veresoonte adventiitsias) nuumrakke (joonis 60).

Hemotsütoblastid on 12—25-mikronise diameetriga, basofiilse tsütoplasmaga ümarad või ovaalsed rakud, mis sisaldavad väga õrna struktuuriga kompaktset tuuma. Nad on oletatavasti polüpotentsed, võides vastavalt neurohumoraalsetele tingimustele areneda kas erütropoeesi, müelopoeesi, lümfopoeesi või monopoeesi suunas.

Erütroblastide hulgas eristatakse mitut arenguastet. Esmast arenguvormi, mis suuruselt, kujult ja tinktsioonilt on hemotsütoblastist eristatav, nimetatakse proerütroblastiks, järgmist, tugevasti basofiilselt tingeeruvat tsütoplasmat omavat basofiilseks erütroblastiks; vormi, mille tsütoplasmas hakkab ilmuma hemoglobiin ja mis seetõttu on varieeruva värvusega, nimetatakse polükromatofiilseks erütroblastiks; rikkalikult hemoglobiini sisaldavat, kuid tinktsioonilt küpsenud erütrotsüütidest erinevat vormi nimetatakse oksüfiil-

seks erütroblastiks ja viimast (tuuma sisaldavat) arengufaasi normoblastiks. Erütrotsüütideks muutudes kaotavad viimased oma ümara püknootilise tuuma kas väljaheitmise (enukleatsiooni) või lahustumise (karüolüüsi) teel. Erütroblastide rea mitootilise paljunemise võime kestab kuni normoblastiastmeni.

Radioaktiivsete isotoopide varal teostatud uurimistest on selgunud, et erütroblastilise rea rakkude areng ja hemoglobiini süntees toimuvad umbes 2—5 päeva kestel ja normoblast areneb küpseks erütrotsüüdiks umbes paari päeva jooksul.

Müeloblastilise rea noorimat, hemotsütoblastist selgesti eristatavat vormi nimetatakse promüelotsüüdiks. Ta karakteriseerub tuuma nn. müelotsütaarse ehitusega (selgesti eraldatavate tumedate ja heledate alade vaheldumisega), tuumakeste puudumisega, tsütoplasma suurema hulgaga hemotsütoblastiga võrreldes ja asurofiilsete (asuuriga värvuvate) sõmerate sisaldusega tsütoplasmas. Promüelotsüüdi edasine areng toimub kolmes suunas: vastavalt tsütoplasmasiseste sõmerate iseloomule eristatakse tema järglastena neutrofiilseid, atsidofiilseid ja basofiilseid müelotsüüte, mis korduvalt paljunevad ja lõpuks hobuserauakujulist tuuma sisaldavate metamüelotsüütide kaudu tüüpilisteks (algul kepp- ja siis segmenttuumalisteks) granulotsüütideks kujunevad. Mõnelt poolt eristatakse hemotsütoblasti ja promüelotsüüdi vahel veel edasist rakuvormi — leuko- ehk müeloblasti.

Megakarüotsüütide varieeruv suurus ulatub kuni 100 mikronini. Nende kromatiinikehv tuum on sagardunud või koosneb hoopis mitmest osast; väiksemates rakkudes võib tuum esineda ka ümarana. Megakarüotsüütide basofiilselt tingeeruv tsütoplasma sisaldab asurofiilseid sõmeraid ja sadu tsentrioole. Tsütoplasmajätked ulatuvad pseudopoodidena venoossiinustesse ja eralduvad siin vereliistakutena. Veresoonestikku megakarüotsüüdid ise terves organismis ei pääse. Atrotsütoosi- ja fagotsütoosivõime megakarüotsüütidel puuduvad.

Megakarüotsüüdid esinevad üdis hajutatult. Üldiselt aga on ühe ja sama kategooria rakud üdis isekeskis rühmitunud (näiteks müelotsüütide erinevad arenguastmed) ning ühe ja sama ema- (tüve-) raku järglased on enam-vähem ühel ja samal arenguastmel.

Nagu võib järeldada rakkude paljunemisest luuüdis, on valgu süntees siin väga intensiivne. Igas tunnis moodustub näiteks inimesel keskmiselt 8—10 miljardit erütrotsüüti, 300 miljonit granulotsüüti ja 13 miljardit vereliistakut (Thorell jt., 1953).

Üdi rakulise koostise uurimisel (diagnostiliseks otstarbeks) kasutatakse (äigepreparaadi valmistamiseks) sternaalpunktaati (0,1 ml), mida hangitakse suurte loomade puhul 7 cm pikkuse (mandrääniga varustatud) õõnsa nõela kaudu süstla abil. Punktaat sisaldab koevedelikku, veresiinuste rakke ja retikulaarstrooma

rakke koos vererakkude arenguvormidega. Täiskasvanud ja tervete põllumajandusloomade sternaalpunktaadi müelogrammide keskmised näitajad on esitatud järgnevas tabelis.

Täiskasvanud tervete põllumajandusloomade sternaalpunktaadi müelogrammi keskmised näitajad (S. I. Smirnovi järgi)

Müelogrammi näitajad	Hobune	Veis	Lammas	Siga
Erütrotsüüte 1 mm^3-s miljonites	5,5	5,7	7,8	6,4
Hb-sisaldus Sahli järgi	56	56	53	62
Tuuma sisaldavate elementide arv tuhandetes	105	88	90	140
Müeloblaste	üksikud	0,1	0,2	0,6
Promüelotsüüte	0,2	0,5	0,2	1,1
Neutrofiilseid müelotsüüte	0,6	1,9	0,8	4,0
Eosinofiilseid „	0,2	0,3	0,1	0,7
Basofiilseid „	üksikud	—	—	0,1
Neutrofiilseid metamüelotsüüte	2,3	5,8	2,8	7,4
Eosinofiilseid „	0,4	2,4	1,3	2,2
Basofiilseid „	0,1	0,1	0,1	0,3
Kepptuumalisi neutrofiile	12,3	15,4	4,8	32,7
Kepptuumalisi eosinofiile	0,8	4,7	1,9	2,2
Kepptuumalisi basofiile	0,1	üksikud	0,2	0,2
Segmenttuumalisi neutrofiile	10,8	5,4	11,6	6,6
Segmenttuumalisi eosinofiile	1,6	1,4	2,3	0,4
Segmenttuumalisi basofiile	üksikud	0,1	0,2	üksikud
Lümfotsüüte	5,9	8,3	3,2	17,7
Monotsüüte	0,5	0,6	0,4	0,9
Plasmarakke	0,2	0,8	0,2	0,7
Retikuloendoteliaalrakke	0,1	1,0	1,0	0,7
Megakarüotsüüte	üksikud	0,1	üksikud	üksikud
Erütroblastilisi vorme	63,0	51,1	68,7	21,5
Müeloblastiliste vormide regeneratsiooni koefitsient	3,9	7,9	4,2	12,5

Asjaolu, et tsirkuleerivas veres iga 700—1000 erütrotsüüdi kohta leidub ainult üks valgelible, üdis aga erütroblastide ja müelotsüütide hulk peaaegu võrdne on, seletub erütrotsüütide pikema eaga veres ja nende lühema valmimisajaga üdis. Tänini pole teada, millise neurohumoraalse regulatsioonimehhanismi kaudu valmistab üdi vererakkude kindla hulga ja produtseerib neid karakteerses arvulises vahekorras. On vaid teada, et hematopoeesi normaalseks kulgemiseks on vajalikud mitmed vitamiinid (B_{12}, B_6, foolhape, askorbiinhape), hüpofüüsi ja suprarenaalnäärme teatavad hormoonid ja mõningad teised hematopoeetilised ained. Tihe funktsionaalne seos näib eksisteerivat punaüdi ja põrna vahel.

Nagu veres, nii muutub ka üdis rakuline koostis füsioloogilistes tingimustes vähe, märgatavalt aga üldiste patoloogiliste protsesside puhul. Nii suureneb mädaprotsesside korral eosinofiilsete

müelotsüütide arv ja verekaotuse või punaliblede ulatusliku hävingu puhul kasvab erütroblastilise rea rakkude osatähtsus üldis.

Denervatsiooni tagajärjel vaesub üldi granulotsüütide noorvormide poolest, kuid samal ajal kasvab kepp- ja segmenttuumaliste neutrofiilide arv.

RETIKULOENDOTELIAALSÜSTEEM

Retikuloendoteliaalseks (retoteliaalseks, retoteel-histiotsütaarseks, histiotsütaarseks) ehk makrofaagide süsteemiks nimetatakse selliste mesenhüümaalse päritoluga rakkude kogumikku organismis, mis atrotsütoosi, fagotsütoosi ja pinotsütoosi kaudu võtavad osa organismi kaitse- ning puhastusreaktsioonidest ja ainevahetusest, on mobiilsed või võivad liikuvaks muutuda ja on suure plastilisusega, võides ümber kujuneda väga mitmekesisteks teisteks rakulisteks elementideks (joonis 61). Siia süsteemi kuuluvad rakud on väga heterogeense päritoluga, kuid kõiki neid ühendavad funktsionaalsed reaktsioonid. Viimastest on kõige karakteersem nende atrotsütoosivõime — elektronegatiivsete kolloidide (happeliste vitaalvärvide, kolloidaalsete metallide jt.) akumuleerimine endas sõmeralises vormis. Kui katseloomale süstida vitaalvärvidest trüpaansinist, isamiinsinist, liitiumkarmiini või teisi, muutuvad looma alusnahk, põrn, maks jt. organid väheste tundide jooksul neis asetsevate värvi deponeerivate rakkude tõttu värviliseks. Samal teel toimub nende identifikatsioon mikroskoopilises preparaadis.

Üldiselt eristatakse retikuloendoteliaalsüsteemis kahte liiki rakke — histiotsüüte (laiemas mõttes) ja nende aktiivseid vorme — makrofaage.

Histiotsüüdid on väikese aktiivsusega paigalised rakud, mis on varustatud tsütoplasmajätketega ja sisaldavad üsna vähe inklusioone. Makrofaagid seevastu on väga liikuvad ümarad vabad rakud, mis sisaldavad arvukalt neutraalpunasega värvuvaid vakuoole ja on varustatud purjetaolise unduleeriva membraaniga. Viimase kaudu teostavad makrofaagid pinotsütoosi — nad võtavad endasse ümbrusest vedelikku, jaotavad selle oma kehas tilgakesteks ja väljutavad uuesti nähtamatul kujul. Ühe tunni jooksul võib rakk niiviisi intertsellulaarset vedelikku filtreerida (puhastada) koguses, mis tema enda mahtu ületab 2—3-kordselt.

Morfoloogilistele erinevustele vaatamata on histiotsüüdid ja makrofaagid oma bioloogiliste omaduste ja arengupotentside poolest võrdsed. Neid ühendavad arvukad üleminekuvormid ja nad võivad vastavalt keskkonna iseloomule üksteiseks ümber muutuda. Koekultuuris näiteks võivad subkutaanse sidekoe histiotsüüdid heades toitumistingimustes lühikese aja jooksul muutuda makro-

faagideks ja toitumistingimuste halvenedes makrofaagidest uuesti tagasi histiotsüütideks.

Siinses mõistes histiotsüütideks nimetatavad rakud esinevad kas hajutatult või koeks koondunult järgmistes paikades ja järgmiste rakuliikidena.

1) Histiotsüüdid kitsamas mõttes esinevad kohevas sidekoes ja nad moodustavad retikuloendoteliaalsete rakkude koguhulgast kuni poole. Tavalistes tingimustes on makrofaage kohevas sidekoes histiotsüütidest märgatavalt vähem, kuid põletikkude puhul makrofaagide arv kasvab.

2) Monotsüüdid ehk vere histiotsüüdid (makrofaagid). Koesse üle minnes võivad nad muutuda kas tavalisteks histiotsüütideks või makrofaagideks. Viimased võivad tungida verre ja siin taas moodustada monotsüüte.

3) Venoossete sinusoidide endoteelirakud esinevad akendunud süntsütiaalset endoteelkatet moodustades põrnasiinustes, maksa sinusoidsetes kapillaarides (lakuunides) ja punaüdi venoossetes sinusoidides. Maksas kannavad mainitud rakud täht- ehk Kupfferi rakkude nimetust.

4) Retikulaarsed rakud, mis koos retikuliinkiududega moodustavad retikulaarse koe (esineb lümfoidsetes ja müeloidsetes organites).

5) Suprarenaalnäärmete koore, hüpofüüsi eessagara, tüümuse jt. inkretsiooniorganite sinusoidide endoteelirakud.

6) Rasvkoe histiotsüüdid, mis tekivad sekundaarselt rasvarakkudest.

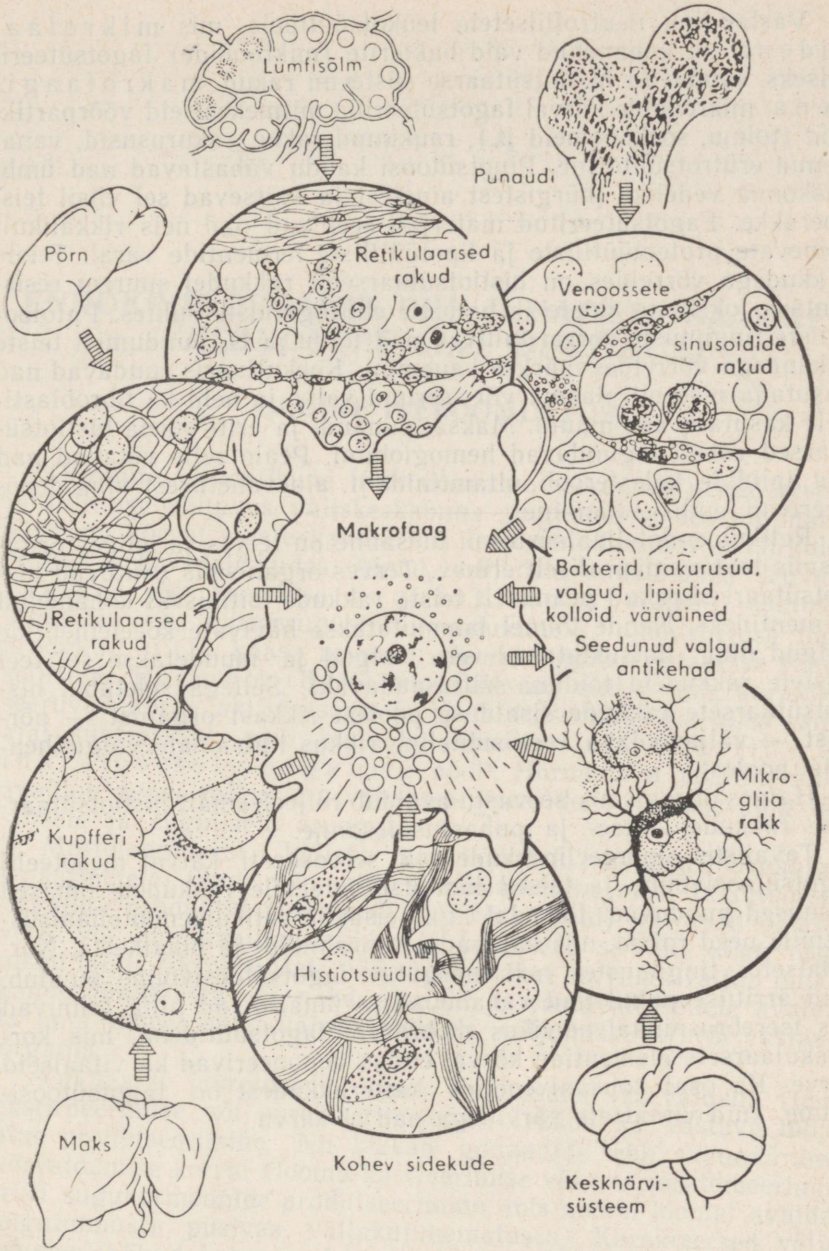
7) Kapillaaride adventitsiaalrakud (kambiaalrakud).

8) Tsentraalnärvisüsteemis esinevad mikrogliiarakud.

Osa loetletud rakkudest pole ei retikulaarsed ega endoteliaalsed, kuid nad kõik võivad muutuda makrofaagideks. Seepärast eelistatakse retikuloendoteliaalsüsteemi nimetusele mitmelt poolt histiotsütaarse või makrofaagide süsteemi nimetust.

Vastavalt oma kaitse- ja puhastusfunktsioonile asetsevad histiotsüüdid eeskätt (venoosse) vere- ja lümfiteedel: Kupfferi rakkudena kontrollivad nad soolest tulevat (maksa läbivat) verd, kogu verega on kontaktis monotsüütide kõrval põrna retikulaarse koe rakud (histiotsüüdid) ja põrna ning luuüdi sinusoidide endoteelirakud. Perifeerset lümfi puhastab lümfoidsete organite retikulaarne kude ja ekstravaskulaarset (koe-) vedelikku koheva sidekoe histiotsüüdid.

Histiotsütaarsetel rakkudel on lähedane sugulus vererakkudega: retikulaarse koe näol moodustavad nad hemopoeetiliste organite rakulise strooma ja on ka ise vererakkude moodustajaiks. Veri võib retikulaarsest koest läbi voolata, ilma et ta seejuures koaguleeruks.



Joonis 61. Retikuloendoteliaalse süsteemi skeem.

Vastandina neutrofiilsetele leukotsüütidele, mis mikrofaagidena on kohanenud vaid bakterite (mikroobide) fagotsüteerimiseks, suudavad histiotsütaarse süsteemi rakud makrofaagidena mikroobide kõrval fagotsüteerida mitmekesiseid võõrpartikleid (tolmu, söekübemeid jt.), raukunud rakke, rakurususid, vananenud erütrotsüüte jne. Pinotsütoosi kaudu vabastavad nad ümbruskonna vedeliku mürgistest ainetest ja kaitsevad sel viisil teisi koerakke. Fagotsüteeritud materjali seedivad nad neis rikkalikult esinevate proteolüütiliste ja lipolüütiliste fermentide varal. Teiste rakkudega võrreldes on histiotsütaarsetel rakkudel suurem resistentsus toksiliste ainete ja halbade elutingimuste suhtes. Patoloogiliste tingimuste korral taluvad nad toidu ja O_2 puudumist teiste rakkudega võrreldes märksa kauemini. Koekultuuris suudavad nad kasutada otseselt plasma või seerumi valke ja neid ka fibroblastidele kasutatavaks muuta. Maksa, punaüdi ja eriti põrna histiotsütaarsed rakud lagundavad hemoglobiini. Peale selle võtavad nad osa lipiidide, kolesterooli, vitamiinide jt. ainevahetusest ning deponeerivad endis vitamiine.

Retikuloendoteliaalsüsteemi ülesanne on terves ja haiges organismis teatavamääraliselt erinev. Terves organismis osutuvad histiotsütaarsed rakud peamiselt teiste rakkude toitmiseks kohanenud elementideks. Nende toimel lammutatakse hävivate koeelementide valgud ning lihtsustatakse vere valgud ja muudetakse sel teel teistele rakkudele toiduna kättesaadavaks. Sellega seletubki histiotsütaarsete rakkude sisalduse poolest rikkast organist — põrnast — väljavoolava vere suhteline rikkus lihtsamate valguühendite poolest.

Haiges organismis seevastu avaldub reljeefsemalt histiotsütaarsete rakkude kaitse- ja puhastusülesanne.

Tavalistel endoteelirakkudel ja serooskesti katval mesoteelil fagotsütoosivõime ja teised histiotsütaarsetele rakkudele omased tunnused puuduvad. Lähedal aga seisavad retikuloendoteliaalsüsteemile need rakud, mis katavad aju arahnoid- ja piaalkesta. Normaalsetes tingimustes neil märgatav fagotsütoosivõime puudub, kuid ärrituse puhul nad vabanevad ja ümarduvad ning toimivad siis tserebrospinaalvedelikus mobiilsete fagotsüütidena, mis korpuskulaarsete elementide kõrval endas deponeerivad ka vitaalseid värve. Ka osal kopsualveoolide katterakkudest on fagotsütoosivõime, kuid vitaalsete värvidega nad ei värvu.

ENDOKRIINORGANID EHK JUHADETA NÄÄRMED
(GLANDULAE SINE DUCTIBUS)

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Organite vastastikune funktsionaalne seos ning nende arengu ja talitluse sõltuvus väliskeskkonna tingimustest teostub närvisüsteemi kõrval ainete kaudu, mis lahustunult esinevad tsirkuleerivates kehavedelikkudes. Ained, milledele omistatakse humoraalse ehk keemilise regulatsiooni võimet, osutuvad organite väga mitmesugusteks produktideks, ainevahetuse lõppproduktid (CO_2) kaasa arvatud. Nende hulgas eristatakse rühma selliseid, hormoonideks nimetatavaid aineid, mis karakteriseeruvad kõrge aktiivsusega ja spetsiifilise toimega, olles samal ajal sünteesitud vaid kindlate elundite — endokriin- ehk inkretoorsete organite poolt. Hormoonide põhiline toime avaldub nende mõjus ainevahetusprotsessidele, kasvule ning füüsilisele ja sugulisele arengule.

Morfoloogilisest küljest on kõikidele endokriinorganitele (-näärmetele) ühine viimasüsteemi puudumine neis. Inkretoorsete organite produktid (inkreedid ehk hormoonid) väljuvad otseselt vere- või lümfikapillaaristikku ja kanduvad siit üle kogu organismi laiali. Eksokriinsete näärmete sekreet seevastu väljub juhade kaudu limaskesta või naha pinnale ja vastavalt sellele avaldab ta oma toimet enam-vähem paikselt, väljumiskohal või vastavas organis.

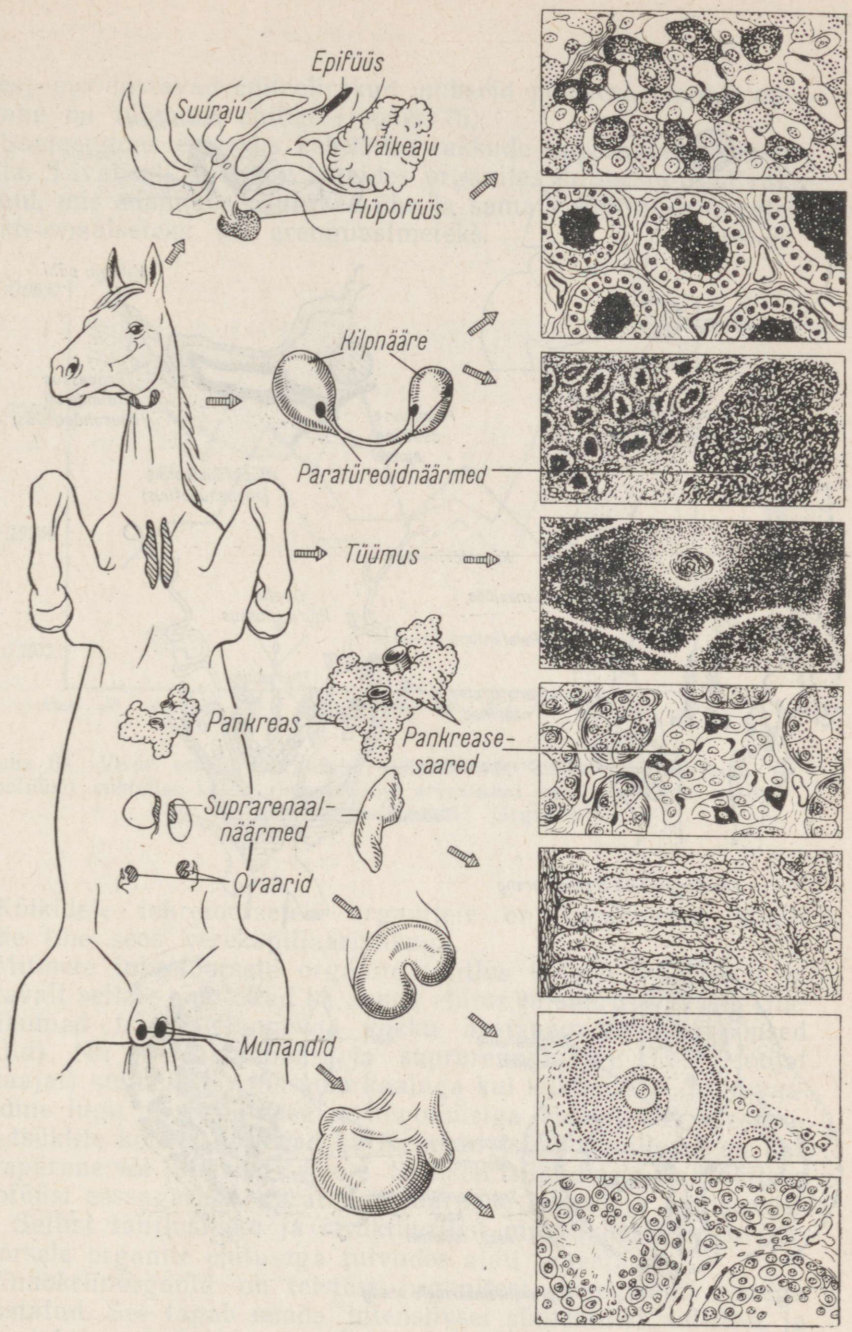
Kui teatav inkretoorne organ organismist kõrvaldada (tema ekstirpeerimise või ektomeerimisega), lakkab ka vastava mõjuaine produtseerimine. Nii lakkab gonaadide ehk sugunäärmete kõrvaldamise korral (looma kastreerimise või ovarioektomeerimise teel) suguhormoonide produtseerimine, mis noorel loomal avaldub sugutunnuste püsivas väljakujunematuses. Karakteersed väljalangemisnähud kaasnevad ka teiste inkretoorsete organite ekstirpatsiooniga (operatiivse kõrvaldamisega). Väljalangenud endokriinorgani talitlust teised organid vastava hormooni produtseerimise näol asendada ei saa. Iga endokriinorgan produtseerib ühte

või mitut erinevat hormooni, mis oma mõju avaldavad enamvähem ühtlaselt ka erinevatel loomadel ja liikidel. Vastavalt sellele kõneleme hormoonide spetsiifilisusest organite ja mittespetsiifilisusest liigi suhtes. Hormoonide teiste organite arengut ja talitlust mõjutav toime avaldub katalüsatoorselt ja seega väga väikeste kontsentratsioonide puhul. Nii avaldub türeoidea hormooni (türoksiini) mõju konnavastsete metamorfoosi kiirendamise näol juba ühemiljondikulises lahuses ja üks miljondik milligrammi folliikulihormooni põhjustab 150 g raskusel rotil inda.

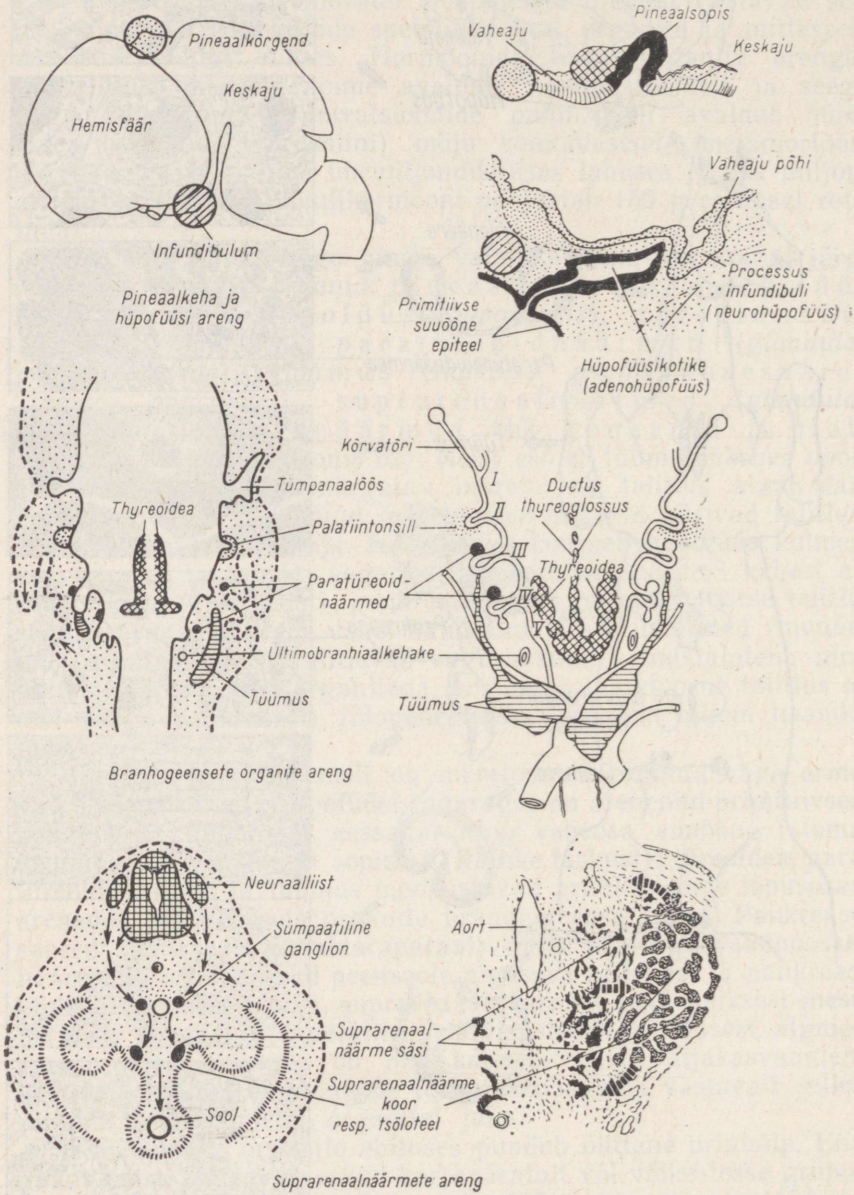
Loetletud omadustega ainete valmistajatena on tuntud järgmised inkretoorsed organid: pineaalkeha ehk ajuepifüüs (*corpus pineale*), hüpofüüs (*hypophysis*), türeoidnääre (*glandula thyreoidea*), paratüreoidnäärmed (*glandulae parathyreoideae*), tüümus (*thymus*), pankreasesaared (*insulae pancreatis*), suprarenaalnäärmed (*glandulae suprarenales*), sugunäärmed ehk gonaadid ja platsenta (*placenta*) (joonis 62). Neist esineb tüümus üksnes nooreas ja sugunäärmete märgatav inkretoorne talitlus algab vaid puberteedi ajal. Ülejäänud inkretoorsed organid püsivad talitlusvõimelistena kogu eluaja. Nimetatuist koosneb hüpofüüs kolmest (ees-, vahe- ja taga-) sagarast, suprarenaalnäärmed kahest eri osast (koorest ja säsist), pankreasesaared on ekskretoorse talitlusega näärme-lõpposade vahel hajutatud ja sugunäärmed (munandid ja munasarjad) talitlevad sugurakkude valmistajatena ning ühtlasi inkretoorsete organitena, kusjuures inkretoorne talitlus on neil (nagu pankreasel) fülogeneetilises arengus hiljem lisandunud.

Arengult ja struktuurilt on inkretoorsed organid väga erinevad. Pineaalkeha ja hüpofüüsi tagasagar on arenenud primitiivsest peaajust ja hüpofüüsi eessagar ning vaheosa suuõõne (stomadeumi) ektodermaalsest sopisest (Rathke taskust); türeoidea, paratüreoidnäärmed ja tüümus moodustavad primitiivsoole lõpusosast arenedes inkretoorsete organite branhiogeense grupi. Pankreasesaared (pankrease insulaaraparaat) nagu pankrease atsinoossed näärmedki on arenenud peensoole algusosa epiteelist ja pankrease viimasüsteemi epiteelist, suprarenaalnäärmete koor paiksest mesodermist ja säsi sümpaatilise närvisüsteemiga ühisest algmest (joonis 63). Seejuures on nad katteepiteelist väljakasvanutena kõikjal kaotanud oma sideme tekkimiskohaga ja vastavalt sellele puudub inkretoorsetel organitel juha.

Inkretoorsete organite ehituses puudub ühtlane printsiip. Enamikus neist asetsevad rakud korrapäratult või väikestesse gruppidesse koondunult (pineaalkeha, hüpofüüsi eessagar, paratüreoidnääre, pankreasesaared, suprarenaalnäärme säsi, kollaskeha), harvemini korrapärase kuju ja asendiga rakuväätidena (suprarenaalnäärme kortikaalsubstants); üksnes türeoideas (ja munasar-



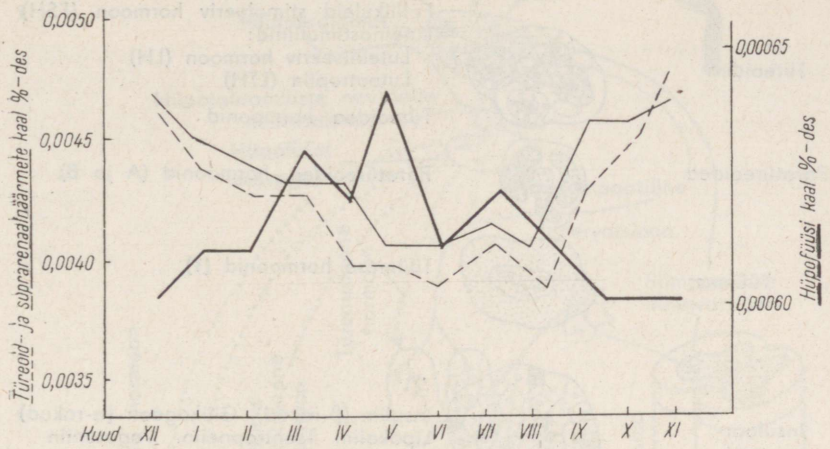
Joonis 62. Endokriinorganite paigutuse, kuju ja histoloogilise ehituse skeem. (Orig.)



Joonis 63. Endokriinorganite embrüonaalse päritolu skeem.

jades) moodustavad epiteelirakud umbseid põiekesi. Hoopis omapärane on tüümuse ehitus (joonis 76).

Samasugune erinevus kehtib ka rakkude kvalitatiivse koostise kohta. Tavaliselt leiduvad kõikides organites mitmesugused rakutüübid, mis enamikus osutuvad ühe ja sama rakuliigi erinevateks funktsionaalseteks või arenguastmeteks.



Joonis 64. Veise endokriinorganite (kilpnäärme, suprarenaalnäärmete ja hüpofüüsi) suhtelise kaalu (kehakaalust arvestatud kaaluprotsendi) sesoonsed muutused. (K i r s t i järgi.)

Kõikidele inkretoorsetele organitele on karakteerne ainult nende tihe seos verekapillaaristikuga.

Mitmete inkretoorsete organite talitlus kulgeb tsükliliselt ja vastavalt sellele muutuvad ka nende ehitus ja suurus (kaal). Ulatuslikumad tsüklid langevad kokku aastaaegadega (sesoonsed tsüklid). Nii on türeoidnääre ja suprarenaalnääre suvel (soojal aastaajal) suhteliselt väiksema kaaluga kui külmal ajal, kuid vastupidine lugu on pankrease ja hüpofüüsiga (joonis 64). Sesoonsete tsüklite kõrval esinevad ka lühemad tsüklid, milledel on kas korrapärane või juhuslik iseloom. Sellised tsüklid esinevad näiteks hüpofüüsi eessagaras, suprarenaalnäärmete koores ja munasarjades. Sellist talitluslikku ja struktuurilist muutlikkust tuleb inkretoorsete organite ehitusega tutvudes alati arvestada.

Endokriinorganid on teistest organitest tugevamini verega varustatud. See tagab nende intensiivset sünteetilist talitlust ja hõlbustab samas hormonaalsete produktide kui suuremolekuliliste või raskesti lahustuvate ühendite pääsemist verre.

Aferentsete närvide kõrval on endokriinorganid varustatud

Hüpofüüs



Neurohüpofüüsi (tagasagara) hormoonid: 1) oksütotsiin
2) vasopressiin
Vahe- (intermediaar-) osa hormoon (intermediin)

Adenohüpofüüsi (eessagara) hormoonid: 1) Somatotropiin (kasvuhormoon, STH); 2) Türeotropiin (TSH); 3) Kortikotropiinid (AKTH); 4) Gonadotropiinid

Folliikuleid stimuleeriv hormoon (FSH)
Luteinostimuliinid:
Luteiniseeriv hormoon (LH)
Luteotropiin (LTH)

Türeoidea



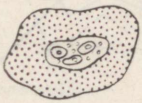
Türeoidea hormoonid

Paratüreoidea



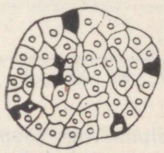
Paratüreoidea hormoonid (A ja B)

Tüümus



Tüümuse hormoonid (?)

Insulaar-aparaat



Insuliin (β-rakud). Glükagoon (α-rakud) Lipokaiin. Tsentropneiin. Vagotoniin

Suprarenaalnäärе

korteks

medulla



Koore hormoonid: 1) Mineraalkortikoidid (aldosteroon jt.)
2) Glükokortikoidid (kortisool jt.)
3) Androkortikoidid
4) Östrokortikoidid (östroon jt.)
5) Väljaselgitamata iseloomuga kortikoidid.
Säsi hormoonid (adrenaliin, noradrenaliin)

Ovaarium



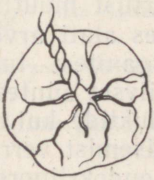
Emas-suguhormoonid: 1) Östrogeenid (östroon, östradiool, östriool); 2) Gestageen (progesteroon)

Testis



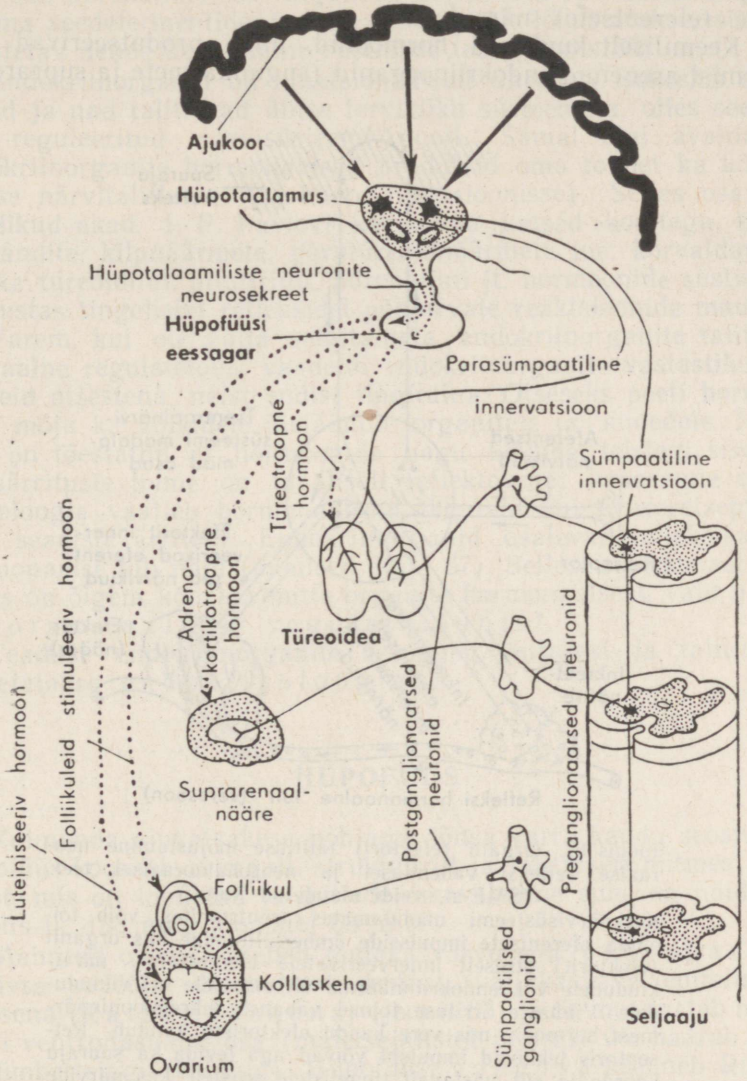
Androgeenid (isas-suguhormoonid: testosteroon, androsteroon jt.)

Platsenta



Koriogeensed gonadotropiinid (LH, LTH, FSH)
Kortikotropiin. Somatotropiin. Östrogeenid. Progesteroon. Oksütotsiin, relaksiin jt.

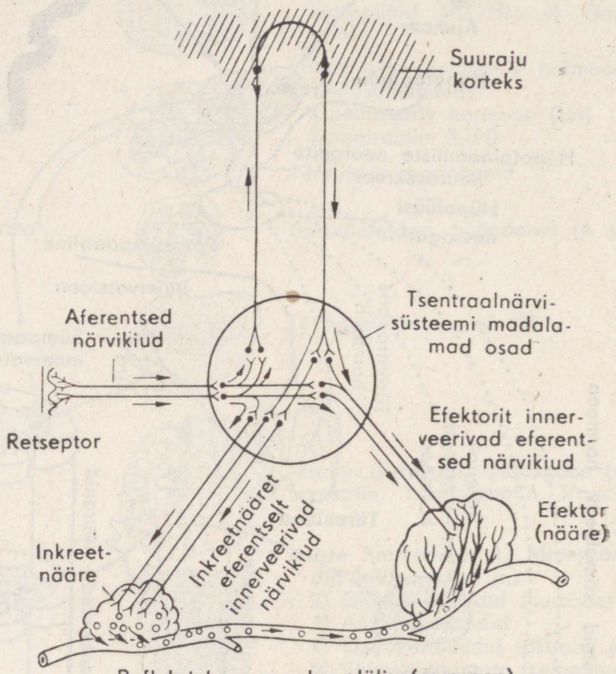
Joonis 65. Endokriinorganite poolt produtseeritavad hormoonid.



Joonis 66. Endokriinorganite arengu ja talitluse transhüpofüsaarne (neurohormonaalne) ja parahüpofüsaarne (neuronaalne) regulatsioon. (B. V. Aljošini järgi.)

vegetatiivsesse süsteemi kuuluvate vasomotoorsete ja sekretoorsete (eferentsete) närvidega.

Keemiliselt kuuluvad hormoonid, mida produtseerivad mesodermist arenenud endokriinorganid (sugunäärmete ja suprarenaal-



Joonis 67. Organi (efektori) talitluse mõjustamine neuraalse refleksi vahendusel ja neurohumoraalsel teel. (SME-st, veidi muudetud kujul.)
Kesknärvisüsteemi madalamates tsentrumites võib toimuda aferentsete impulsside ümberlülitumine kas organit (efektorit) otseselt innerveerivatele eferentsetele närvikiududele või endokriinnäärme eferentsetele närvikiududele. Viimaste ärrituse toimel vabaneb inkretsiooninäärmest hormoon, mis vere kaudu efektorisse kandub. Retseptoris tekkivad impulsid võivad aga levida ka suuraju koorde ja siit vastavalt tingelistele seostele kas närvide kaudu või endokriinnäärmete vahendusel efektorisse.

näärmete koore hormoonid), steroolide hulka (östroon, progesteroon, testosteroon, kortikosteroon) ja nad on koostiselt üksteisega lähedalt sarnased. Ektodermaalse ja entodermaalse päritoluga endokriinnäärmed (hüpofüüs, kilpnääre, pankreasesaared) seevastu valmistavad valgulise iseloomuga hormoone või selliseid,

mis sisaldavad vähemalt lämmastikku (suprarenaalnäärmete säsi hormoon adrenaliin). Et valgulised hormoonid suu kaudu manustatuina seedefermentide (proteaaside) poolt lõhustatakse, siis on mõistetav nende kasutamine süstimise teel (joonis 65).

Endokriinorganid on funktsionaalselt tihedasti isekeskis seostunud ja nad talitlevad ühtse tervikliku süsteemina, olles seejuures reguleeritud närvisüsteemi poolt. Samal ajal avaldavad endokriinorganite hormonaalsed produktid oma toimet ka kõrgemasse närvitalitlusse (ajukoore funktsioonisse). Selles osas on õpetlikud akad. I. P. Pavlovi koolkonna katsed koertega, kellel munandite, kilpnäärmete, paratüreoidnäärmete jne. kõrvaldamine kui ka türeoidiini, pituitriini, adrenaliini jt. hormoonide süstimine põhjustas tingelistel refleksidel põhinevate reaktsioonide muutusi.

Varem, kui oli välja selgitamata endokriinorganite talitluse neuraalne regulatsioon, vaadeldi endokriinorganite vastastikuseid suhteid otsestena, neist endist tingituina. Otseseks peeti hormoonide mõju ka kõikidele ülejäänud organitele ja kudedele. Nüüd aga on tõestatud, et hormoonide nagu kõikide teistegi sise- ja välisärrituste toime on tavaliselt reflektoorne; kaasaegne endokrinoloogia vaatleb hormonaalseid tegureid kui neuroretseptoorsete seadiste ärriteid. Endokriinorganid osalevad refleksikaares hormonaalse lüli näol (joonised 66 ja 67). Sellest seisukohast lähtudes on õigem kõnelda mitte organite hormonaalsest, vaid *neurohormonaalsest regulatsioonist*.

Teadust endokriinorganite arengust, ehitusest ja talitlusest nimetatakse *endokrinoloogiaks*.

HÜPOFÜÜS

Kolmanda ajuvatsakese põhjaga õõnsa varre kaudu seostunud hüpofüüs koosneb arengult, struktuurilt ja talitluselt mitmest alaosast, mis on loetletud ja millede omavaheline suhe on näidatud tabelis lk. 138 ning joonistel 68 ja 69.

Mainitud osadest areneb punaka värvusega *eessagar* primitiivse suuõõne dorsaalsest seinast väljakasvava epiteliaalse sopisena (*Rathke taskuna*) (joonis 63) ja ta moodustab hüpofüüsi ventronasaalse osa (mäletsejalistel ja seal) või haarab nääret ümbertringi (hobusel). Hüpofüüsi *vaheosa* kujuneb Rathke tasku dorsaalsest seinast, kollaka värvusega glioosne *neurohüpofüüsi distaalosa* (tavaliselt *neurohüpofüüsiks* ja *tagasagaraks* nimetatav) areneb vaheajust. Nimetatuile lisandub *lehtri* ehk *infundiibulumina* suprasellaarse ehk proksimaalse hüpofüüsi neurohüpofüsaarne osa ning viimast eest või alt kattev ja eessagaraga seostuv ektodermaalne *tuberaalosa*.

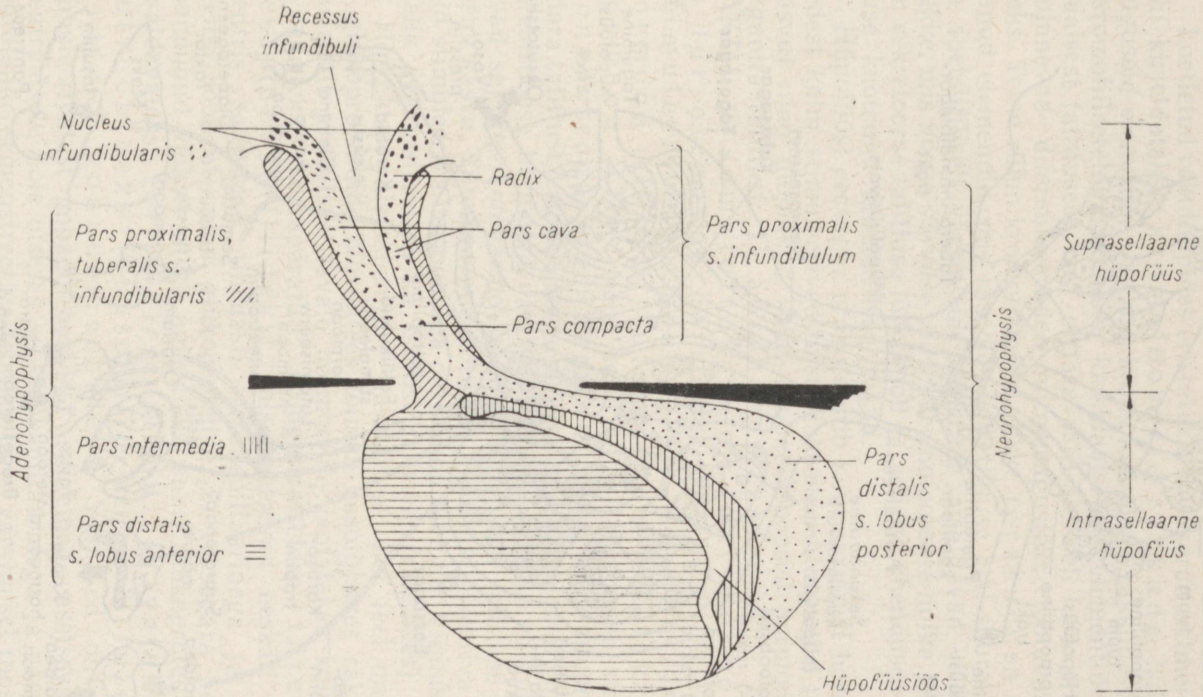
Erinevatel alustel eristatavad hüpofüüsi koostisosad

Embrüonaalsed algmed	Geneetilised alaosad	Anatoomilised alaosad	Sagarad
Oraalne ektoderm	Adenohüpofüüs	Tuberaal-, infundibulaar- ehk proksimaalosa (*pars tuberalis, proximalis seu infundibularis*) Distaalosa (*pars distalis*) Vaheosa (*pars intermedia*)	Eessagar (*lobus anterior*)
Neuraalne ektoderm	Neurohüpofüüs	Proksimaalosa ehk infundiibulum (*pars proximalis seu infundibulum*) Distaalosa (*pars distalis*)	Tagasagar (*lobus posterior*)

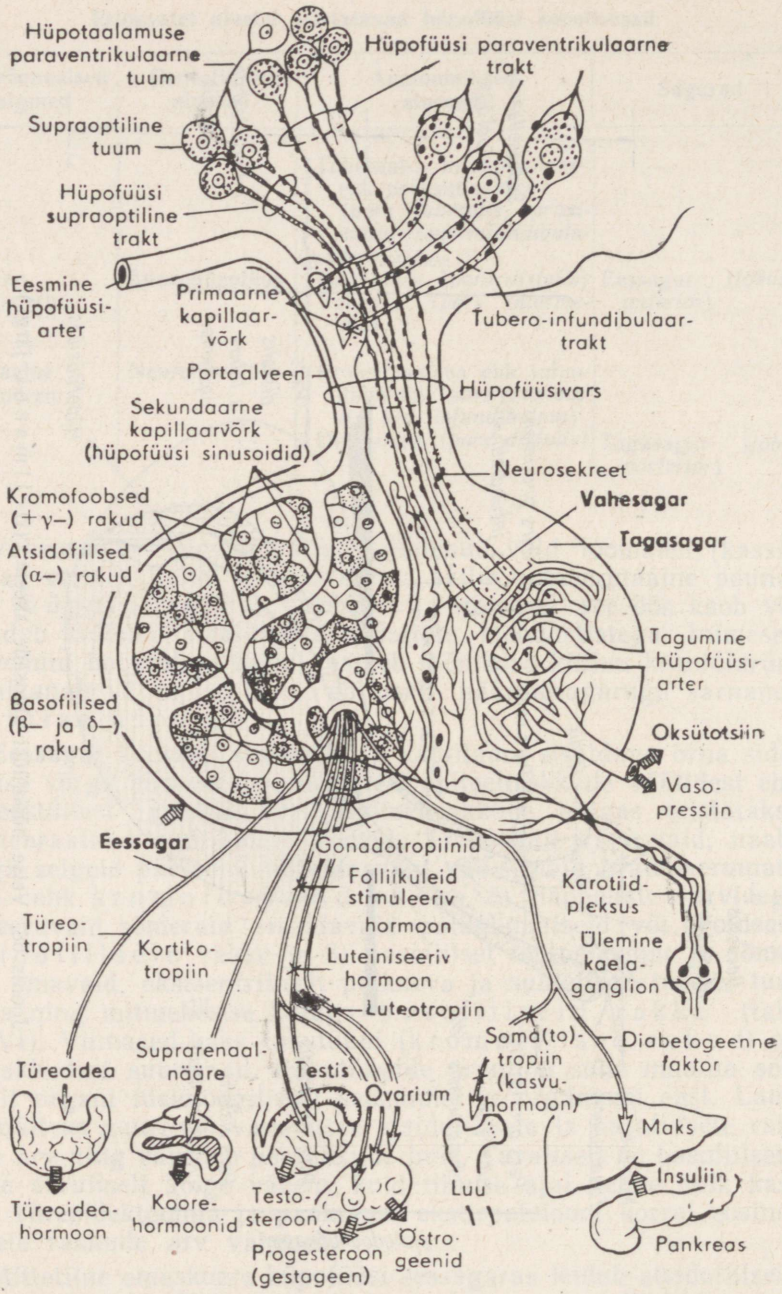
Vaheosa on selgesti välja kujunenud vaid loomadel (kassil, koeral, veisel), kellel täiskasvanuna säilib ektodermaalne paunaõõs (hüpofüüsiõõs). Hobusel ja inimesel see õõs kaob või asendub kolloidi sisaldavate tsüstjate moodustistega. Inimesel, harvemini hobusel ja kassil, esineb mõnikord kiilluu kraniofarüngeaalkanali väljumise kohal ehituselt näärmesagaraga sarnanev neelulae hüpofüüs.

Eessagar koosneb sinusoidseid kapillaare sisaldava õrna sidekoelise võrgu silmades asetsevatest epiteelirakkude väätidest ehk trabeekulitest (joonis 69). Epiteelirakkude hulgas eristatakse (vertebraatidel amfiibidest alates): 1) nõrgalt värvuvaid, naabritega selgeid piirjooni mitteomavaid väiksemaid granuleerumata pea- ehk kromofoobseid rakke, 2) happeliste värvidega tingeeruvaid sõmeraid sisaldavaid polügonaalseid või ovoidseid atsidofiilseid rakke ja 3) basofiilset tsütoplasmat ja sõmeraid omavaid, ekstsentriliselt paikneva ja suhteliselt heleda tuumaga ning mitmekesise kujuga basofiilseid rakke (tahvel VI). Viimased kaks rakutüüpi (kromofiilsed rakud) on pearakkudest suuremad. Rakutüüpide arvuline suhe muutub sõltuvalt organi füsioloogilisest seisundist ja organismi east. Lambal näiteks suureneb vanaduses atsidofiilsete ja basofiilsete rakkude arv ning väheneb pearakkude hulk. Tavaliselt on basofiilseid rakke arvuliselt kõige vähem, kuid tiinuse ajal nende hulk kasvab. Türeoidektoomia ja pankrease ekstirpatsiooni korral eosinofiilsete rakkude arv väheneb.

Mittetiine emaskoera hüpofüüsi eessagaras leidub atsidofiilseid rakke keskmiselt 58%, kromofoobseid 31% ja basofiilseid umbes 8%. Poolteiseaastasel lambal leidub mainitud rakutüüpe 33,3%,



Joonis 68. Veise hüpofüüsi alaosade skeem. (Dellmanni järgi.)



Joonis 69. Hüpofüüsi ehituse, verevarustuse, innervatsiooni ja hormonopoeesi skeem. (Koostatud peamiselt Netteri skeemide alusel.)

59,1% ja 7,6%; seal on vastavad arvud 38—54,7%, 24,5—38% ja 21—27%.

Loetletud rakutüüpides eristatakse omakorda mitmeid alavorme. Nii kirjeldatakse kromofoobsete rakkude hulgas kolmesuguseid elemente. Üks osa kromofoobsetest rakkudest on teistele (kromofiilsetele) rakkudele kambiaalseteks elementideks; hormonaalsest talitlusest nad oletatavasti oluliselt osa ei võta, vaid kujunevad diferentseerudes mitmesugusteks töötavateks rakkudeks. Teine rühm kromofoobseid rakke (γ-rakud) on diferentseerunud elemendid, mis raseduse ehk tiinuse ajal suureks kasvavad ja spetsiifiliselt värvuvaid sõmeraid sisaldavad. Kolmas rühm rakke, mis nõrga värvuse alusel kromofoobsete hulka paigutatakse, on sekretoorse talitluse lõpetanud ja sellega ühenduses oma sõmeruse kaotanud kromofiilsed rakud.

Hüpofüüsi eessagar produtseerib kuut järgmist hormooni, milledest kolm stimuleerivad teiste inkretsiooniorganite talitlust (ja kasvu) ning ülejäänud kolm (gonadotroopsed hormoonid) suguorganite talitlust: 1) adrenokortikotroopne hormoon (AKTH), 2) somatotroopne ehk kasvuhormoon (STH), 3) türeotroopne hormoon (TTH), 4) folliikuleid stimuleeriv hormoon (FSH), 5) luteiniseeriv hormoon (LH) ja 6) luteotroopne ehk laktogeenne hormoon (LTH). Neist kolm viimast hormooni stimuleerivad gonadotroopsete hormoonidena suguorganite ja udara talitlust, esimese kolmena loetletud hormoonid (mis on peale türeotroopse hormooni disulfiidrühmi sisaldavad valgud) reguleerivad suprarenaalnäärme koore ja türeoidea talitlust ning organismi kasvu. Türeotroopne hormoon koos luteiniseeriva ja folliikuleid stimuleeriva hormooniga on glükoproteiidid. Viimaseid on võimalik demonstreerida ka tsütokeemiliselt (rakkudes) McManuse ja Hotchkissi histokeemilise meetodiga. Sel teel on selgunud, et glükoproteiidide biosüntees toimub basofiilsetes rakkudes, mis vastavalt produtseeritavale hormoonile jaotatakse kolme rühma: 1) suurteks, korrapäratult polügonaalseteks türeotroobideks (β-basofiilideks), mis asetsevad eeskätt eessagara tsentris, seostuvad tihedasti verekapillaaridega ja sisaldavad peente sõmerate näol glükoproteiide, 2) eessagara perifeeriasse koondunud väiksemateks ümarateks, suuri glükoproteiidisõmeraid sisaldavateks folliikuleid stimuleerivateks gonadotroobideks (δ-basofiilideks) ja 3) luteiniseerivateks gonadotroobideks. Viimased on folliikuleid stimuleerivatest gonadotroobidest suuremad, asetsevad sagaras tsentraalselt, pole otseses seoses kapillaaridega ja värvuvad glükoproteiide demonstreeriva tehnika järgi värvimisel roosaks; Golgi aparaadi kohal on neis tumepunane ala.

Selliste basofiilsete rakkude alavormide esinemist tõestavad ka eksperimentaalsed mõjustused (türeoidektoomia, türoksiini ja

östrogeenide süstimine, kastratsioon jne.). Türeotroobid degranuleeruvad (kaotavad rakusisese sõmeruse) türoksiini süstimise korral.

Atsidofiilsed rakud produtseerivad vähemalt kahte (somatotroopset ja laktogeenset) hormooni. Vastavalt sellele eristatakse nende hulgas rakkude peenehituse (sõmeruse, mitokondrite ja Golgi aparaadi iseloomu ning paigutuse) ja tsütokeemiliste reaktsioonide alusel alavorme (α-rakud, ε-rakud jt.).

Adrenokortikotroopse hormooni moodustamist on ühelt poolt omistatud atsidofiilsetele rakkudele, teiselt poolt aga basofiilidele.

Kasvuhormooni (somatotropiini) moodustamisele atsidofiilsete rakkude poolt osutavad mitmed asjaolud. Nii puuduvad atsidofiilsed rakud kääbushiirtel. Veisel on atsidofiilsed rakud rikkalikumalt koondunud hüpofüüsi eessagara välisossa (ja basofiilid hüpofüüsi tsentrisse). Veise hüpofüüsi välisosast valmistatud ekstrakt põhjustab konnavastsete kasvu kiirenemist, kuid organi tsentraalsest osast valmistatud ekstraktil sellist toimet ei ole. Ka lambal on hüpofüüsi eessagara rakutüüpide paigutuses märgata tsonaalsust, kusjuures kromofiilseid rakke esineb rohkem hüpofüüsiõõne naabruses, pearakke aga arvukamalt organi perifeersetes osades. Seal on atsidofiilsed rakud koondunud peamiselt eessagara lateraal- ja tagaossa, basofiilsed rakud aga ees- ja keskossa.

Kromofiilsete rakkude suurus ja granulatsiooni hulk muutuvad östraaltsükli kestel. Sea hüpofüüsi basofiilsetes rakkudes leidub sõmeraid kõige rohkem proöstrumis ja sõmerate hulk väheneb kiiresti innaajaks. Kastratsiooni järel sisaldab roti hüpofüüs märgatavalt rohkem gonadotroopset hormooni ning samal ajal on kasvanud basofiilsete rakkude arv ja osaliselt ka nende suurus. Nõrga viljastamisvõimega isasloomadel on basofiilsed rakud puudulikult diferentseerunud või mitmeti degeneratiivselt muutunud. Lindudel (tuvil) langeb basofiilsete rakkude talitluse maksimum munemisajale ja atsidofiilsete rakkude talitluslik kõrgseis haudumisperioodile, s. o. laktogeense hormooni eritumise ajale.

Östraaltsükliga paralleelselt kulgevate muutuste kõrval kirjeldatakse hüpofüüsi eessagaras ka ulatuslikke sesoonseid muutusi, mis on tingitud eeskätt päevase valgusaja pikkuse ja valguse intensiivsuse muutustest ning mis avalduvad eosinofiilsete ja basofiilsete rakkude ja nende tuumade suuruse muutumises.

Adenohüpofüüsi **tuberaal-, infundibulaar-** ehk **proksimaalosa** asetseb keelekujulise moodustisena hüpofüüsi varre eespinnal, ulatudes kuni tuhkurköbruni. Ta koosneb peamiselt pikuti paiknevatest rakuväätidest, mille keskel leiduvad üksikud kolloidiga täidetud mitmekihilise lame-epiteeliga vooderdatud põiekesed. Väätideks rühmitunud rakkudest sarnaneb enamik γ-tüüpi kromofoobidega (tuberaalrakud), üksikud rakud aga meenutavad basofiile.

Tuberaalosa on vahetult kontaktis hüpofüüsi lehtriga; viimase pinnal puudub siin glioosne kattemembraan ja tuberaalosa sina-

soidsed kapillaarid ulatuvad vääniliste lingudena osaliselt ka hüpofüüsi infundiibulumisse. Selline tihe kontakt võimaldab adenohüpofüüsi ja neurohüpofüüsi vahelist ainete vastastikust üleminekut.

Tuberaalosa juurde kulgeb hüpotaalamusest nn. tuberoinfundibulaartrakt, mille kiudude lõpmed asetsevad sinusoidsete kapillaaride naabruses. Mainitud trakt on tihedas seoses sugunäärmete talitlusega. Ühelt poolt väidetakse, et tuberoinfundibulaartrakti kiudude lõpmetest vabaneb tundmatu koostisega aine, mis tuberaalosa sinusoidsetesse kapillaaridesse üle läheb ja siit edasi eessagarasse satub, kus ta reguleerivalt mõjutab hormoonide produtseerumist. Teiselt poolt aga peetakse tuberoinfundibulaartrakti aferentseks teeks, mis tuberaalosa spetsiaalsetest produktidest põhjustatud erutuse hüpotaalamuse seksuaaltsentrisse üle kannab. Tuberoinfundibulaartrakti intaktsus on normaalsete seksuaalfunktsioonide eelduseks.

Tuberaalosa verekapillaaristik läheb üle lühikeseks (hüpofüüsi portaal-) veeniks ja alles viimase kaudu saavad verd hüpofüüsi eessagara sinusoidsed kapillaarid (joonis 69).

Hüpofüüsi vaheosa asetseb hüpofüüsi ööne ja tagasagara vahel, olles viimasega tihedasti kokku kasvanud. Ta koosneb peamiselt basofiilsetest rakkudest, mis esinevad osaliselt kihistunult. Paiguti on rakud koondunud erineva suurusega, kolloidi sisaldavateks põiekesteks. Veisel leidub temas saarekestena ka eessagara kude. Siinse intermediiniks nimetatava hormooni toimel laienevad melanofoorid amfiibide ja kalade nahas (tingides nahavärvuse muutumist), kuid selle hormooni toime kõrgemate loomade puhul pole lähemalt teada.

Hüpofüüsi ööst on kaetud kuubikulise kuni kõrgeprismalise, osaliselt ripsmetega varustatud ja karikrakke sisaldava epiteeliga.

Infundibulaaröönt katavad ependüümirakud.

Tagasagara parenhüüm koosneb neurogliiakiududest, nende vahel asetsevatest pituitsüütidest, erineva suurusega neurosekretoorsetest (jämedamate närvikiudude teedel asetsevatest) hüaliinikänkudest — Herringi kehakestest, veresoontest ja (peamiselt müeliniseerumata) närvikiududest. Viimased suunduvad siia hüpofüüsi lehtri kaudu hüpotaalamuse tuumadest. Kiudude põimiku vahel asetseb struktuuritu interfibrillaarne substants koos sidekoe ja veresoontega. Ependümaalse päritoluga glioossetel pituitsüütidel on siin väga omapärane ja mitmekesine (kuid kesknärvisüsteemi astrotsüütidest, oligodendrogliia- ja mikrogliiarakkudest erinev) kuju. Enamik neist on varustatud erineva arvu jätketega (uni-, bi- või multipolaarsed rakud) või kiududega. Mõningaid pituitsüüte on (nähtavasti ekslikult) peetud närvirakkudeks, kuid enamik küsimust selgitada püüdnud teadlasi eitab närvirakkude esinemist tagasagaras.

Inimesel kirjeldatakse pituitsüütide nelja ehituslikku ja talitluslikku alavormi: 1) tsütoplasmarikkaid, hargnenud ja naabritega võrgutaoliselt seostunud retikulopituitsüüte, 2) tsütoplasmajätketega varustatud, enamasti naabritega seostumatult esinevaid väikesi mikropituitsüüte, 3) pikkade kiudjate jätketega varustatud fibropituitsüüte ja 4) protoplasmarikkaid, näärmerakke meenutavaid jätketeta adenopituitsüüte.

Hüpofüüsi lehtri ehk neurohüpofüüsi proksimaalosa kaudu seostub tagasagar hüpotaalamusega. Kokku moodustavad nad nn. hüpotaalamuse-tagasagara süsteemi ehk kompleksi. Hüpotaalamuse paraventrikulaarsest ja supraoptilisest tuumast väljuvad närvikiud kulgevad samanimeliste traktidena läbi lehtri tagasagarasse.

Anatoomiliselt eristatakse hüpofüüsi lehtris juurt, õõnsat ja kompaktset osa (infundibulaarvart) ning struktuuri alusel paksemat sisemist ja õhemat ning rakuvaesemat välimist tsooni. Sisetsoonis paiknevad arvukate pituitsüütide vahel paralleelsed närvikiud, mis kuuluvad ülalnimetatud närvitraktidele. Välistsoonis leidub mitmesuguse päritoluga närvikiudude lõpmeid ja ridastikku asetatud (fibro- ja mikro-) pituitsüüte. Ependüümirakkude kiud ja pituitsüütide jätked annavad sellele tsoonile jutilise ilme.

Tagasagara hormoonid vasopressiin ja oksütotsiin moodustuvad neurosekreedi näol hüpotaalamuse mainitud tuumades (oksütotsiin paraventrikulaartuumas ja vasopressiin supraoptilises tuumas) ning rändavad siis närvikiudude kaudu tagasagarasse, kontsentreerudes närvilõpmetes ja Herringi kehakestes (joonis 69). Pituitsüütide osatähtsus mainitud normoonide väljutamisel on tundmata.

PINEAALKEHA

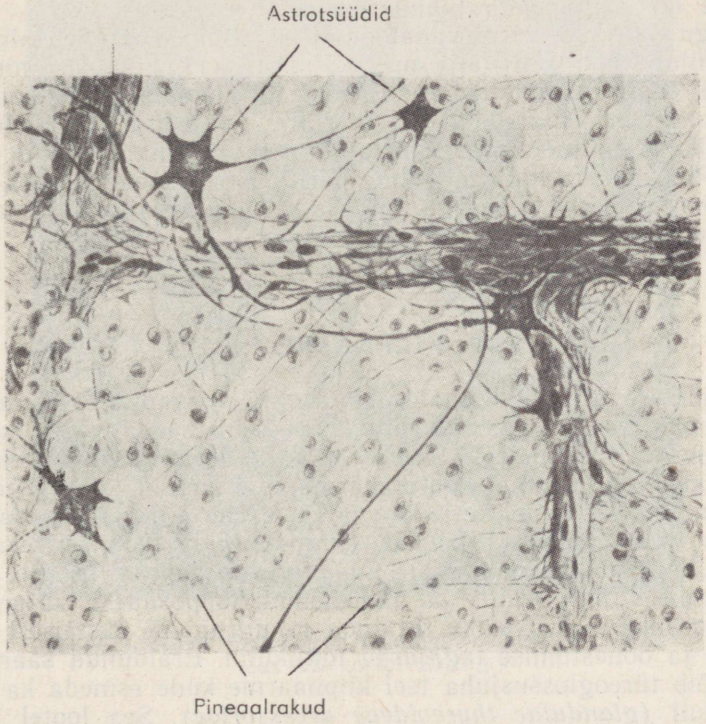
Pineaalkeha ehk ajuepifüüs on otsaju hemisfääride ja väikeaju vahel paiknev, embrüonaalses eas vaheaju dorsaalse seina väljasopistumisel tekkinud (joonis 63) käbi- (veisel, seal) või pirnikujuline (hobusel, lambal) organ, mis maksimaalselt on arenenud noorloomal. Organi sisse ulatub osaliselt kolmas ajuvatsake ependüümiga kaetud pineaalsopisena.

Organit väljastpoolt katva, aju piaalkestast moodustuva kihnuga seostub organisisene trabeekulite võrk, mis jaotab pineaalkeha ebamääraselt eraldunud sagarikkudeks. Põrkade sees kulgevad soonpõimikust algavad ja piaaltupega ümbritsetud veresooned.

Trabekulaarvõrgu silmades asetsevad neuraalse päritoluga kahte liiki rakud. Ühed neist, pineaalrakud ehk pineotsüüdid, on epiteelitaolised rakud, teised aga on neuro-

gliaalsed elemendid, astrotsüüdid ja mõningad mikrogliiarakud (joonis 70).

Pineaalrakud moodustavad organi rakulistest elementidest peaosa. Omakorda jaotatakse nad alaliikidesse selle järgi, kas nende tsütoplasma sisaldab basofiilset või atsidofiilset granulatsiooni või lipoiditilgakesi või on tsütoplasma hoopis homogeenne. Enamik pineaalrakke on varustatud arvukate peente ja pikkade jätketega, mis kolbjalt lõpevad kas interlobulaarses sidekoes või veresoonte pinnal.



Joonis 70. Kassi ajuepifüüsi histoloogiline ehitus. (Krölling i ja Grau järgi.)

Peale tähendatud rakuliikide leidub pineaalkeha parenhüümis üksikuid lümfotsüüte, mastotsüüte, pigmendirakke, kihistunud amüloidkehasid, lubjakonkremente ning veisel sile- ja vöötlihasekiude. Organ on varustatud hulga müeliin- ja müeliinita närvikiududega.

Looma vananedes suureneb sidekoe, gliia, konkrementide ja tsüstide hulk. Teatavamääraliselt muutub pineaalkeha ehitus ka kastratsiooni järel ja tiinuse ajal.

Pineaalkeha kuulub inkretoorsete organite hulka vaid tingimisi. Tänini pole kindlalt välja selgitatud tema füsioloogilist osa organismis ega ole korda läinud temast eraldada karakteerseid aktiivseid aineid. Organi ekstirpatsiooni ja tema ekstraktide injektsiooni varal on saadud erinevaid ja sageli vasturääkivaid tulemusi. Pineaalkeha hävitavate kasvajate puhul on lastel täheldatud enneaegset sugulist arengut ja sugunäärmete kiirenenud kasvu. Tema teatavat bioloogilist seost suguorganite talitlusega järeldatakse ka asjaolust, et pineaalkeha hakkab puberteedi saabumise eel aegamööda taandarenema.

Nagu näitavad võrdlevanatoomilised andmed, areneb pineaalkeha fülogeneetiliselt välja nn. p a r i e t a a l s i l m a s t, mis esineb ja osaliselt funktsioneerib mõnedel madalamatel loomadel (selgroogsetest silmudel ja hateerial). Seliepärast vaadeldakse pineaalkeha mitmelt poolt imetajate puhul rudimentaarse organina. Pineaalkeha fülogeneetiline päritolu teeb mõistetavaks tema anatoomilise seose peaajuga, millest ta moodustab osa, ja samuti selle, et pineaalkehas esinevad elemendid (pigmendi- ja gliiarakud, lihasekiud jt.), mis on tüüpilised tavalisele silmale.

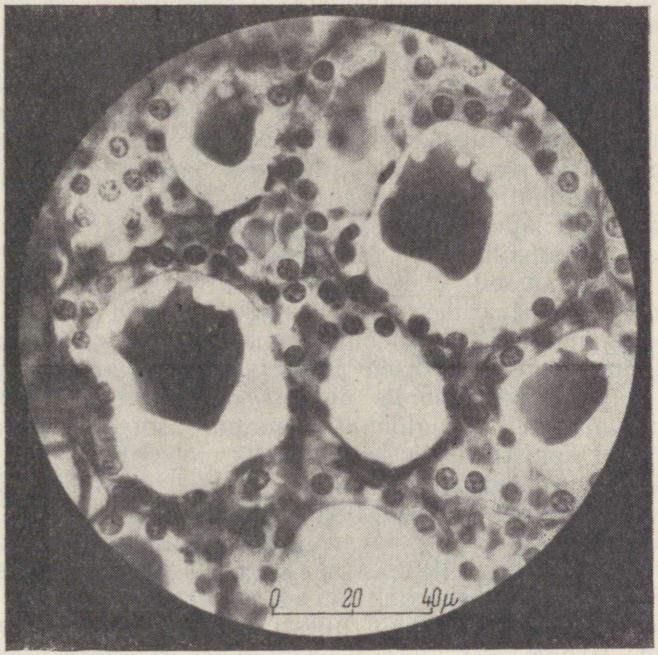
KILPNÄÄRE

Kilpnääre on ektodermaalse päritoluga organ, mis varajases embrüonaalses eas paaritu epiteliaalse sopistisena välja kasvab primitiivsoole ventraalsest seinast 1. ja 2. lõpusetasku vahekohal. Tema kunagist tekkimiskohta märgistab inimesel keele *foramen caecum* ning loomadel keelepära ja keelekeha piiriala. Kaudaalses suunas vohav umbne rakuväät (*ductus thyreoglossus*) eraldub hiljem oma tekkimiskohast ja taandareneb lõpuks ka ise, kuid tema kaheks hargnenud ja jämenenud lõpposadest kujunevad intrauteriinse ea keskpaiku tekkinud rakugruppide üksteisest eraldumise ja ööonestumise tagajärjel folliikulid. Eraldunud saarekestena võib türeoglossusjuha teel kilpnäarme kude esineda ka täiskasvanuil (*glandulae thyreoideae accessoriae*). Sea lootel lõpeb kilpnäärme folliikulite moodustumine 45. päevaks, kolloid ilmub 50-päevasel ja aktiivne hormoon (türoksiin) 55 päeva vanusel lootel. Suurel valgel seal jätkub folliikulite keskmise diameetri suurenemine kuni 11. sünnijärgse kuuni.

Kilpnäärme hormoon t ü r o k s i i n suurendab organismis hapnikutarvet (põhiainevahetust) ja hapniku piisava hulga tagamiseks rakkudes ka südame tööd ehk verevarustust.

Kahesagaraline pruuni värvusega kilpnääre on väljastpoolt kaetud sidekoelise k i h n u g a ja jaguneb organi sisemusse tungivate sidekoeliste septide kaudu s a g a r i k k u d e k s (*lobuli glandulae thyreoideae*). Näärme inkretoorne parenhüüm moodustub erineva suurusega (diameeter 20—500 mikronit) ümmargus-

test, ovaalsetest või mõikjatest põiekestest — kilpnäärme folliikulitest, millede sein koosneb ainukihilisest submikroskoopiliste sõrmjate hattudega kaetud epiteelist ja millede sisemus (õõs) on täidetud varieeruva konsistentsiga kollaka (türeoidea hormooni sisaldava) massiga — kilpnäärme kolloidiga (joonis 71). Folliikulite küljel ja vahel leiduvad para- ja



Joonis 71. Kassi kilpnäärme mikropilt. Mikrofoto. Suurendus 530 korda. (Orig.)

interfollikulaarsete rakkude kogumid, mida peetakse ühelt poolt uute folliikulite reservmaterjaliks, teiselt poolt aga tavaliste folliikulite tangeeritud lõikudeks. Asjaolu, et nad hüpofüüsi eessagara ekstirpatsiooni korral, mil folliikulite epiteel atrofeerub, säilivad, et nad vastandina folliikuliepiteelile sisaldavad argürofiilseid sõmeraid ja lipoide ning et nad ei muutu hüpofüüsi türeotroopse hormooni ja metüültiouratsiili toimel, osutab parafollikulaarsete rakkude iseseisvusele. Parafollikulaarsete ehk heledate rakkude seose tõttu närvikiududega ja atsetüülkoliinesteraasi positiivse reaktsiooni tõttu neis oletatakse muu hulgas nende osavõttu erutusprotsessi edasiandmisest näärmes. Mitoosid leiduvad niihästi folliikulite rakkudes kui ka interfollikulaarsetes raku-

kogumikes. Mitooside arv kõigub ööpäeva jooksul (diurnaalselt), olles näiteks hiirel maksimaalne kella 23 ja 8 vahel. Samuti sõltub mitooside arv (hiirel) östraaltsükli faasist, suurenedes östraaltsükli algul, jõudes maksimumini tsükli lõpul ja langedes siit alates järsku uuesti.

Kilpnäärme folliikulite diameeter ja folliikulirakkude kõrgus ning ehitus sõltuvad näärme talitluse faasidest. Viimaste hulgas eristatakse suhtelise soikefaasi kõrval sekretoorset ja ekskretoorset staadiumi. Mõnikord võivad mainitud funktsionaalsed staadiumid näärme eri osades üheaegselt esineda.

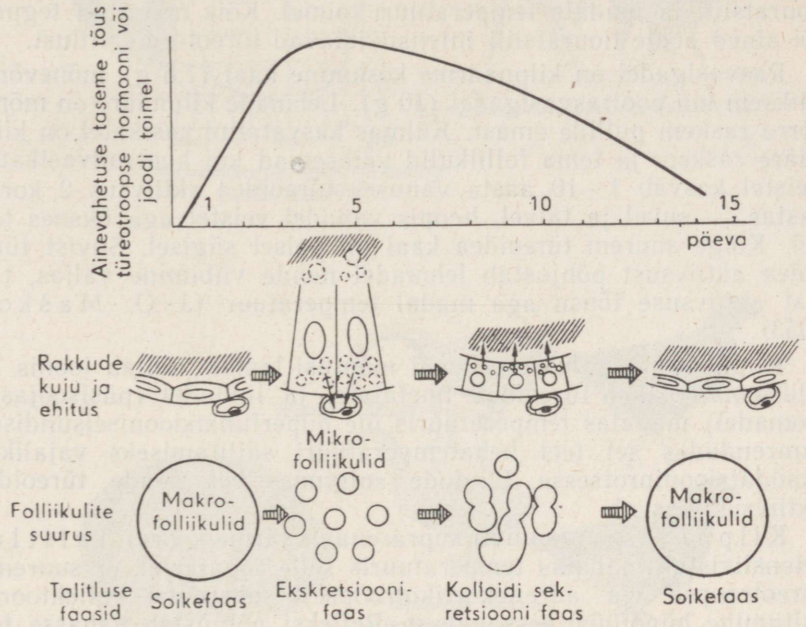
Rakud, millede apikaalsete otste vahel asetseb alati selge sulgeliistustik, on näärme puhkeseisundis madalad, muutuvad aga iso- või kõrgeprismaliseks näärme aktiivses faasis. Sekretsioonifaasis produtseerivad rakud folliikulitesse kogunevat kolloidi, mille tagajärjel folliikulid suurenevad. Selles faasis on rakud kuubikulised ja nende apikaalses osas leiduvad kolloiditilgad. Ekskretsioonifaasis proteolüüsivad rakud varem tekkinud või tekkiva kolloidi ja suunavad selle väikestesse heledatesse vakuoolidesse kogunenuna verekapillaaridesse. Sel puhul on rakud kõrged ja rakusisesed organoidid (kondrioom ja Golgi tsoon) hästi arenenud. Analoogilised hüdrolüütilised protsessid toimuvad vähemal määral ka kilpnäärme kolloidis näärme puhkeajal. Kõrge molekulkaaluga valkaine türeoglobuliin muutub proteolüütiliste ensüümide toimel lõhustudes ja seejuures hormooni türoksiini vabastades difundeeruvaks ning sellisena pääseb ta läbi epiteliaalse seina, ilma et rakkude struktuur muutuks.

Näärme puhkefaasis täituvad folliikulid pikkamööda kolloidiga ja muutuvad isekeskis liitudes *makrofolliikuliteks*. Aktiivseks muutudes viimased vähenevad, nende sein kortsub ja ainsa makrofolliikuli asemele tekib uuesti hulgaliselt *mikrofolliikuleid* (joonis 72). Näärme kogumass seejuures oluliselt ei muutu. Nääre, mis koosneb üksnes makrofolliikulitest, on suhteliselt inaktiivne, kuid hulgaliselt hormooni produtseeriv (aktiivne) kilpnääre koosneb peamiselt mikrofolliikulitest.

Kollakas läbipaistev viskoosne amfoteerse reaktsiooniga *kolloid* sisaldab kahesugust valkainet — joodivaba nukleoproteiidi ja joodirikast türeoglobuliini. Nende ainete protsentuaalne suhe muutub ühe ja sama näärme eri folliikulites. Kolloid sisaldab fikseerituna folliikulis perifeerseid või tsentraalseid vakuoole. Kolloidi viskoossus varieerub eri folliikulites, samuti muutub viskoossus vastavalt näärme talitlusfaasidele. Kolloid võib normaalselt, eriti aga patoloogilistes tingimustes, sisaldada väga mitmesuguseid rakulisi elemente (deskvameerunud epiteelirakke, erütrotsüüte, granulotsüüte jt.).

Folliikulite basaalmembraan moodustub retikuliin- ja kollageensete kiudude tihedast võrgust, millest rakud on raskesti eraldatavad.

Kilpnäärmes eristatakse kahte kapillaaristiku süsteemi: tavalise perifollikulaarse verekapillaaristiku kõrval esineb siin teine, väikeste kapillaaride süsteem, mille osad meenutavad sinusoide ja mis on tihedasti seotud setserneerivate rakkudega. Avatuina esinevad nad vaid vajaduse korral ja demonstreeritavad on nad üksnes injitseerituina.



Joonis 72. Kilpnäärme struktuuriliste muutuste skeem (P o l i c a r d'i järgi.)

Võrgutaoliselt seostunud l ü m f i s o o n e d esinevad eriti kassil niivõrd arenenuina, et nad meenutavad kihnu all lümfisiinust, mille harud tungivad organi sisemusse.

I n n e r v a t s i o o n. Folliikulite ümbruses asetsevad müeliinitud närvikiud seostuvad niihästi epiteelirakkudega kui ka veresoontega. Osa kiude pärineb sümpaatikuse tüve kaelaosast, parasümpaatilised kiud aga algavad mitmest allikast (*n. laryngeus cranialis, n. recurrens, plexus caroticus communis*). Kihnu all ja parenhüümis leiduvad (koeral, kassil) ka üksikud multipolaarsed parasümpaatilisse süsteemi kuuluvad närvirakud. Aferentsete närvikiududega varustab kilpnääret (samuti paratüreoidnääret) peamiselt vaagusnärv. Näärmesisesed retseptoorsed lõpmed on põõsakujulised (G o l i k o v a, 1957).

R e g e n e r a t s i o o n. Kilpnääre on suuteline osaliselt rege-

nereeruma ja ta talub ka transplantatsiooni hüpotüreoidismi ja joodinappuse korral. Joodi lisamine toidule tõkestab organi regeneratsiooni.

Kilpnäärme kaal, struktuur ja talitlus erinevad või muutuvad sõltuvalt organismi east, tõust, sugupoolest, sesoonist ning pidamis- ja söötmistingimustest. Katsetingimustes esinevad temas kõige ilmekamad muutused hüpofüüsi türeotroopse hormooni, joodi, tiouratsiili ja madala temperatuuri toimel. Kõik mainitud tegurid või ained peale tiouratsiili intensiivistavad türeoidea talitlust.

Rasvasigadel on kilpnäärme keskmine kaal (7,6 g) mõnevõrra väiksem kui poolrasvasigadel (10 g). Lehmade kilpnääre on mõnevõrra raskem pullide omast. Külmas kasvatatud vasikatel on kilpnääre raskem ja tema folliikulid väiksemad kui kontrollvasikatel. Veistel kasvab 1—10 aasta vanuses türeoidea aktiivsus 2 korda aastas — suvel ja talvel, hoopis vanadel veistel aga üksnes talvel. Kõige suurem türeoidea kaal on veisel sügisel. Suvist türeoidea aktiivsust põhjustab lehmadel nende viibimine väljas, talvist aktiivsuse tõusu aga madal temperatuur (J. O. Maškov, 1953).

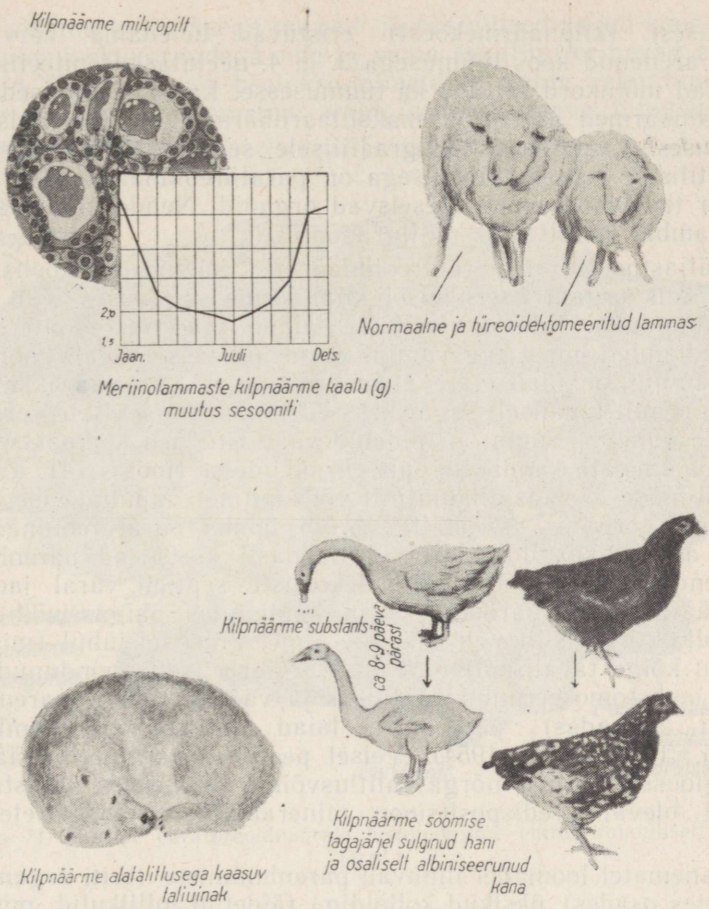
Kilpnäärme kaalu sesoonseid muutusi lambal näitab joonis 73. Üldisemalt läheb türeoidea imetajatel ja lindudel (püsisoojastel loomadel) madalas temperatuuris üle hüperfunktsiooniseisundisse, suurendades sel teel kehatemperatuuri säilitamiseks vajalikke oksüdatsiooniprotsesse. Lindude sulgimise eel nende türeoidea aktiivsus kasvab.

Kilpnäärme (samuti suprarenaalnäärme koore) talitlus intensiivistub madalas temperatuuris selle tagajärjel, et suureneb türeotroopse (ja adrenokortikotroopse) substantsi reflektoorne eritumine hüpofüüsi eessagarast. Refleksi põhjustab nahasse toimiv madal temperatuur; tekkinud erutus kandub mööda närviteid läbi seljaaju hüpotaalamusse ja sealt edasi hüpofüüsi eessagarasse. Katseloomadel, kel läbi lõigatakse seljaaju või hüpofüüsi infundibulaarosa, madal temperatuur kilpnäärme (ja suprarenaalnäärme koore) hüperplaasiat ei põhjusta.

Kilpnäärme kõrvaldamine (türeoidektoomia) tingib nahaaluste tursetega ja looma loidusega karakteriseeruvat müksödeemi. Kilpnäärme talitlushäirete puhul nooreas (mida esineb joodivaestel mägistel ja soistel aladel) tekivad kasvu ja arengu peetuse tõttu värdjalikud kääbused ehk kretiinid.

Türoksiin kiirendab amfiibide metamorfoosi ja tingib lindudele söödetuna sulgimist. Samuti seostatakse looma taliuinakut kilpnäärme talitluse taseme muutumisega (joonis 73).

Rakenduslikult on püütud türoksiini või türeoidea substantsi ära kasutada jäärade viljastamisvõime tõstmiseks (varakevadel ja suvekuudel) ning lehmadel laktatsioonivõime suurendamiseks. Viimases osas on resultaadid vasturääkivad. Sigade nuumamisel



Joonis 73. Kilpnäärme kaalu sesoonne muutumine ja türeoidea hormonaalse toime mitmesugused avaldused.

on katseliselt kasutatud tiouratsüüli kui türoksiini ainevahetust intensiivistavat toimet pidurdavat ainet.

Postbranhiaalseteks kehadeks nimetatakse noorloomadel kilpnäärme koes või naabruses esinevaid tsüstjaid ühekihilise ripsepiteeliga kaetud moodustisi, mis tekivad ventraalse neeluseina sopistumisel tagapool viimast lõpusetaskut.

PARATÜREOIDNÄÄRMED

Paratüreoidnäärmeid leidub tavaliselt kummagi kilpnäärme (külg-) sagaras kaks (üks sees- ja teine välisküljel), kus nad

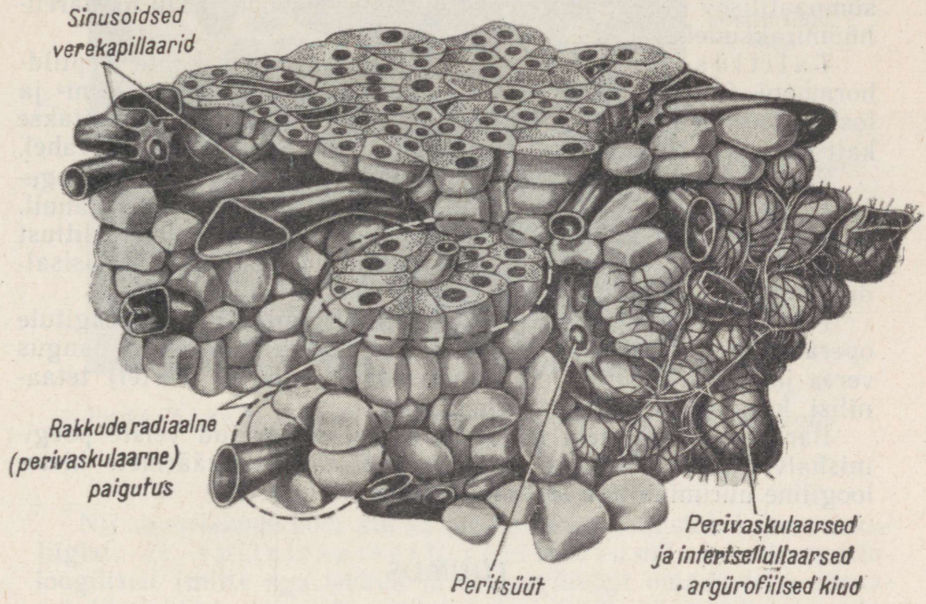
ümbrusest (kilpnäärmekoest) eristuvad heledama värvusega. Olles arenenud koos tüümusega 3. ja 4. neelutasku epiteelist, võivad nad mõnikord sattuda ka tüümusesse. Lamba välimised paratüreoidnäärmed asetsevad maksillaarnäärme kaudodorsaalse tipu läheduses. Vaatamata topograafiilisele seosele kilpnäärmega ja geneetilisele seosele tüümusega on paratüreoidnäärmed struktuurilt ja talitluselt ometi iseseisvad organid. Nende kogukaal ulatub lambal ainult 100 milligrammini.

Väljastpoolt on paratüreoidnäärmed kaetud sidekoelise kihnuga, mis organi asetsemisel kilpnäärme sügavuses võib mõnikord puududa. Interstitsiaalkude leidub vaid veresoonte teedel. Ta on lamba omast tugevamini arenenud veisel, seal, hobusel ja koeral ning sisaldab erineval määral nuum- ja rasvarakke. Sidekude organit tavaliselt sagarikeks ei jaota. Sinusoidsete verekapillaaride vaheline ruum on täidetud väätidena või kompaktse massina paiknevate kandiliste epiteelirakkudega (joonis 74). Rakkude rühmitumise üksikasjalikum pilt võib mitmeti muutuda isegi ühes ja samas organis. Nii näiteks võib lamba paratüreoidnäärmeis leida alasid, kus domineerivad tihedasti asetsevad parenhüümielemendid, teisal on nääre sidekoeliste septide varal jaotunud ebamäärasteks sagarikkudeks ja kolmandas paigas võib näärmel olla võrgutaoline ehk käsnjas ilme. Viimasel juhul (mis lambal on kõige tavalisem) on rakud 2—3-realiselt koondunud omavahel anastomoseerunud väätideks ja väätide vahel (parenhüümvõrgu silmades) paiknevad laiad sinusoidsed kapillaarid (T. G. Tsõmbal, 1954). Veisel peetakse paratüreoidnäärmete spongioosset ehitust nõrga talitlusvõime tunnuseks; sellistel loomadel olevat predispositsioon mineraalainevahetushäirete suhtes.

Vanematel loomadel ilmuvad parenhüümisse (eriti organi perifeersetes osades) üksikud kolloidiga täidetud folliikulid, mis välimuselt meenutavad türeoidea põiekesi.

Paratüreoidnäärmete parenhüümirakud jaotatakse: 1) suure ümara heleda tuumaga ning sõmerateta, nõrgalt basofiilse tsütoplasmaga pearakkudeks ja 2) happeliste värvidega (eosiin) intensiivselt tingeeruvaid sõmeraid sisaldavateks väiksema ja tugevasti värvuva tuumaga oksü- ehk kromofiilseteks rakkudeks. Lastel ja noorloomadel leiduvad peaasjalikult pearakud; oksüfiilsed rakud ilmuvad lastel 4,5—12-aastaselt ja lammastel 10-kuuselt; nende arv kasvab koos eaga. Oksüfiilseid rakke peetakse nende püknootilise tuuma ja teiste tunnuste põhjal pearakkude degenereerunud vormideks. Kambiaalseteks rakkudeks on oletatavasti pearakkude heledad vormid; nendest kujunevad tugevamini tingeeruvad pearakud, millede tsütoplasma perifeersetes alades ilmuvad atsidofiilsed sõmerad, ning arengu viimases (degeneratiivses) astmes omandab üks ja sama rakuliik oksüfiil-

sete rakkude kuju. Seega on pea- ja oksüfiilsed rakud koos hulgaliste üleminekuvormidega ühe ja sama rakuliigi erinevad arenguvormid. Teiselt poolt peetakse nimetatud kahte rakutüüpi mitte nende erineva arenguastme, vaid üksnes erineva funktsionaalse seisundi avalduseks.



Joonis 74. Hobuse paratüreoidnäärme histoloogiline ehitus ruumiliselt. (O t t o järgi.)

Enamikul loomadel (koduloomadest koeral ja kassil) oksüfiilsed rakud puuduvad. Ungulaatidel (hobune, veis, lammas, siga jt.) nad esinevad. Oksüfiilsed sõmerad on suhteliselt tugevad ja intensiivselt värvuvad seal. Lambal seevastu on oksüfiilsete rakkude sõmerad väga peened ja värvuvad nõrgemini. Veiste hulgas täheldatakse oksüfiilseid rakke (ja tsüste) eeskätt sellistel loomadel, kelle vere Ca-peegel on kas väga kõrge või väga madal. Aktiivseteks peetakse veistel selliseid paratüreoidnäärmeid, mis on suured, parenhüümirikkad ja sisaldavad vähe oksüfiilseid rakke. Oksüfiilsete rakkude rikkalik esinemine on näärme inaktiivsuse tunnuseks.

Pearakkude hulgas eristatakse (nende värvuse alusel) omakorda heledaid ja tumedaid rakke, milledest viimased on mõnevõrra suuremad ja sisaldavad mõnikord ka väga peeni sekreedisõmeraid. Lambal on tumedad pearakud kõige arvukamad.

Paratüreoidnäärmete funktsionaalse seisundi uurimisel arvestatakse näärmerakkude tuumaplasma relatsiooni ja tuumade suurust. Valgulise iseloomuga paratüreoidnäärmete hormooni intensiivistunud produktsiooni korral tuumad suurenevad.

Paratüreoidnäärmetel on teiste inkretoorsete näärmetega võrreldes kõige rikkalikum vaskularisatsioon. Sümpaatilised ja parasümpaatilised närvikiud lõpevad niihästi veresoontel kui ka parenhüümirakkudel.

Talitlus. Paratüreoidnäärmed valmistavad kahte peptiidhormooni (A ja B). Nende vahendusel säilitatakse kaltsiumi- ja fosfaat-ioonide kontsentratsioon vereplasmas, s. o. reguleeritakse kaltsiumi ja fosfaatide hulgalist vahekorda luukoe ja vere vahel.

Paratüreoideahormoonide piisamatuse korral aeglustub osteogenees noorloomadel ja luumurdude kinnikasvamine täiskasvanuil.

Närvisüsteemi kõrval mõjutavad paratüreoidnäärmete talitlust hüpofüüsi eessagara paratüreotroopne hormoon ja kaltsiumisisaldus veres.

Paratüreoidnäärmed on elutähtsad organid; nende jäägitule operatiivsele kõrvaldamisele järgneb kaltsiumisoolade langus veres ja kudedes, mis tingib katseloomadel (eriti koertel) tetaanilisi krampe ja hiljem surma.

Paratüreoidnäärmete hüpofunktsiooni on peetud veiste poegimishalvatuse olulisemaks põhjuseks. Paratüreoidnäärmete histoloogiline uurimine aga sellist oletust ei kinnita.

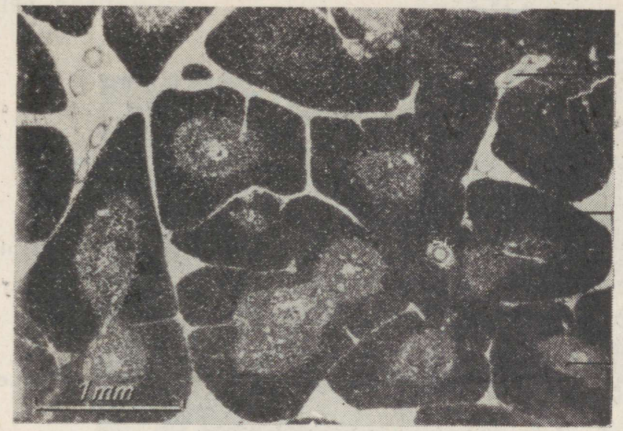
TÜÜMUS

Tüümus on rinnaõõnes asetsev ja siit kahe haru näol liigiti erineval määral kaela kohale ulatuv lümfoepiteliaalne, sidekoelisest kihnust ümbritsetud ja üksteisega seostuvatest kandilistest või püramiidjatest sagarikkudest koosnev organ, mis, jõudnud maksimaalse suuruseni puberteedi alguseks, hiljem taandareneb (joonis 75).

Arenedes kolmanda (osaliselt ka neljanda ja viienda) neelutasku epiteelist, on tüümus algul puhtepiteliaalse ehitusega. Hiljem infiltreeruvad epiteeliväädid lümfotsüütidega (tümotsüütidega), mille tõttu organ kujuneb lümfoepiteliaalseks.

Tüümuse sagarikkudes eristatakse tsentraalse paigutusega, värvitud preparaadis heledamana paistvat s ä s i ja väljaspoolset (tugevamini tingeeruvat) k o o r t (joonised 76 ja 77). Säsi moodustavate väätide kaudu on kõik sagarikud isekeskis seostunud, moodustades sel teel näärmekujulise (kuid umbse) hargneva parenhümatoosse puu. Sagarikkude diameeter ulatub enamasti 0,5—1 millimeetrini. Sellised väikesed (primaarsed) sagarikud on omakorda liitunud sidekoe varal suurematekss (sekundaarseteks), diameetriga 5—13 mm sagarikkudeks. Tüümust ümbritsev

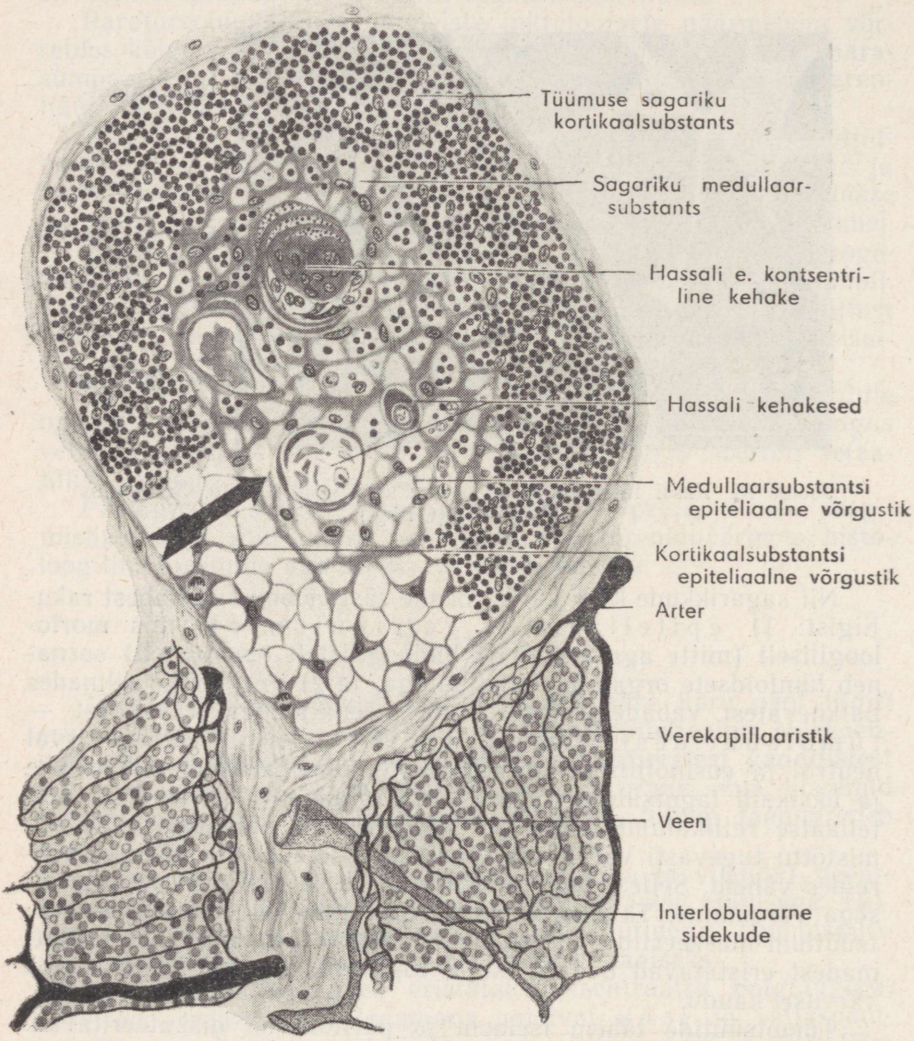
ning sagarikke eraldav sidekude sisaldab kollageensete ja väheste elastsete kiudude kõrval ränd- ja rasvarakke. Viimaste hulk kasvab eriti taandarenenud organis.



Joonis 75. Kassi tüümuse histoloogiline ehitus. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

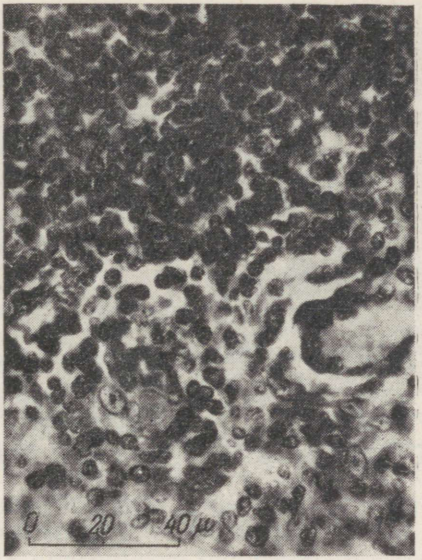
Nii sagarikkude koor kui ka nende säsi moodustub kahest rakuliigist: 1) epiteliaalsest retiikulumist, mis morfoloogiliselt (mitte aga tekkelt ja bioloogilistelt omadustelt) sarnaneb lümfoidsete organite retiikulumiga, ja 2) võrgustiku silmades paiknevatest vabadest lümfotsüüte meenutavatest rakkudest — tümotsüütidest. Tümotsüütide kõrval leidub vähesel arvul neutro- ja eosinofiilseid granulotsüüte, plasmarakke, nuumrakke ja üksikuid fagotsütoosivõimelisi makrofaage (histiotsüüte). Epiteliaalse retiikulumi rakud on suuremad ja paiknevad tihedalt, mistõttu tugevasti värvuvaid tümotsüüte leidub siin koorega võrreldes vähem. Sellest ongi tingitud koore ja säsi erineva tugevusega värvumine. Tavalises mikropreparaadis on epiteliaalne süntsüütium maskeeritud, üksnes tema tuumad on tümotsüütide tuumadest eristatavad ovaalse kuju, tugevama suuruse ja nõrgema värvuse kaudu.

Tümotsüütide lähem iseloom ja päritolu on diskuteeritavad. Ühelt poolt peetakse neid sisseränd nanud ja tüümuses paljunevateks lümfotsüütideks, teiselt poolt aga kohapeal epiteliaalsest retiikulumist tekkinuks. Kolmanda väite kohaselt tekivad tümotsüüdid varajases looteeas esmalt paiksetest epiteelirakkudest, kuid embrüonaalea teisest poolest (kassil, meriseal) alates on tümotsüütide tekkimise mooduseks lümfotsüütide massiline sisseränne tüümusesse. Koekultuurides täheldatav tümotsüütide kadu ja



Joonis 76. Tüümuse sagariku ehituse skeem. (A. V. Nemilovi järgi, veidi muudetud kujul ümber joonistatud.)
Nool näitab retikulaarsete rakkude arengu suunda.

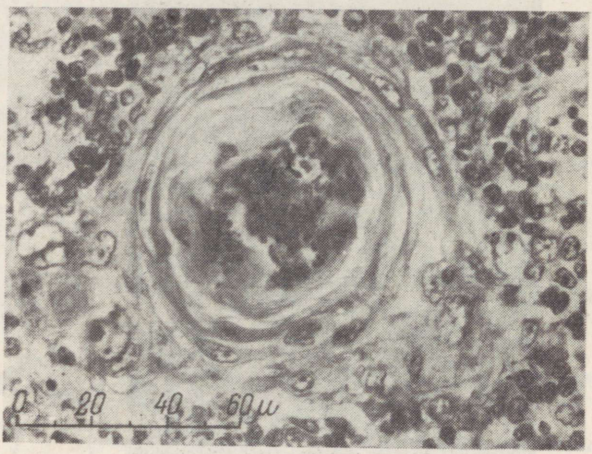
nende hilisem taasilmumine epiteliaalses retiikulumis näib osutavat nende epiteliaalse tekkimise võimalusele. Lümfifolliikulitetaolisi koondisi ja idu-(reaktsiooni-) tsentreid tümotsüüdid ei moodusta. Seega oleks tümotsüütidest osa epiteliaalse, teine mesenhümaalse päritoluga.



Joonis 77. Kassi tüümuse koore ja säsi piirala. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (Orig.)

Sagarikkude säsis leidub alati erineval arvul 20—500-mikronise diameetriga lamestunud ja kontsentriliselt üksteise peal asetsevaist rakkudest koosnevaid, nõrgalt värvuvaid tuumi sisaldavaid kerajaid moodustisi — tüümuse- ehk Hassali kehakesi (joonis 78). Nende tsenter esineb kas keratiniseerununa või sisaldab nekrotiseerunud rakke või rakurususid ja neutrofiilseid granulotsüüte; mõnikord täheldatakse ka Hassali kehakeste tsentri lubjastumist. Tüümuse kontsentrilised kehakesed on ajutised (hävivad ja teisal uuesti tekkivad) moodustised, mis esmakordselt ilmuvad juba 80-päevasel veiselootel. Nad tekivad epiteliaalsest retiikulumist selle degeneratiivsete muutuste tagajärjel sel teel, et üksikute hüpertrofeerunud retiikulumirakkude ümber ladestuvad teised rakud naabrusest. Samal ajal kui Hassali kehake väljastpoolt kasvab, keratiniseeruvad või degenereeruvad tema tsentris asetsevad rakud.

Kontsentriliste kehakeste kõrval leidub säsis ka üksikuid (samuti süntsüütiumist arenenud) heledaid hiidrakke, mitmetuumalisi sümplaste ja mõnikord (eriti vanematel hobustel) ripsepiteeliga kaetud tsüste. Retiikulumirakkudel puudub nende epiteliaalse päritolu tõttu fagotsütoosivõime. Ka ei värvu nad vastandina histiotsütaarsetele retikulaarrakkudele vitaalvärvidega.



Joonis 78. Kontsentriline ehk Hassali kehake kassi tüümusest. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (Orig.)

Galustjan vaatleb tüümuse sagarikkude süntsüütiumi vertikaalselt anisomorfse mitmekihilise epiteelina, mille mitoose sisaldav vähe diferentseerunud kambiaalne ehk germinatiivne kiht asetseb koore välispiiril ja mille kõige kaugemale diferentseerunud rakud paiknevad säsis, lõpetades oma elutsükli Hassali kehakeste näol. Vastavalt sellele hävivad koekultuuris säsist pärinevad epiteliaalsed komponendid, kuid koore süntsüütium moodustab koekultuuris epidermaalset tüüpi mitmekihilise epiteeli.

Involutsiooni puhul muutub piir koore ja säsi vahel ebamääraseks; vabad rakud kaovad organist ja retiikulum asendub aegamööda rasvkoega. Sel teel tekkiv kujult tüümust meenutav rasvkeha sisaldab endas tüümuse parenhüümi veel vaid üksikute saarekestena.

Märgatav tüümuse involutsioon algab puberteedieas (pullidel 1,5—2-aastaselt, kastraatidel 3-aastaselt ja lehmadel umbes 5-aastaselt, haarates esmalt tüümuse kaelaosa. Seejuures väheneb algul sagarikkude koor ja hiljem säsi. Viieaastastel pullidel ja vanadel lehmadel on tüümusest järele jäänud ainult üksikud säsisaared.

Veresooned ja närvid. Sagarikke varustavad arterid kulgevad peamiselt koore ja säsi piiril. Neist algav kapillaaristik on eriti tihe koore väliskihis. Koores asetsevast võrgustunud lümfisoonestikust pääseb lümf interlobulaarsetesse soontesse (joonis 76).

Vaagusest ja sümpaatikusest pärinevad kiud lõpevad organi veresoontel kui ka parenhüümis.

Talitlus. Tüümuse talitlus on puudulikult välja selgitatud. Nooreas toimib ta lümfotsüütide moodustajana, kuid hiljem, organi involutsiooni kestel, asendub see funktsioon lümfotsüütide lammutamisega; viimasel juhul vabanevad nukleiinhapped, mida organism kasutab plastilise materjalina. Oletatavasti on organil teatav tähtsus ka humoraalses immuunsuses, sest tüümuse ekstraktid vähendavad mikroobide virulentsust ja neutraliseerivad nende toksiine. Kasvavas organismis sõltub tüümuse talitlusest luude normaalne kasv, samal ajal pidurdab tüümus suguorganite lõplikku arengut. Kastratsiooni puhul aeglustub tüümuse involutsioon. Resultaadid, mida on saadud tüümuse ekstraktide pikaajalise (valgete hiirte puhul mitme põlvkonna kestel toimetatud) süstimisega, on väga vasturääkivad: ühelt poolt väidetakse, et selliste katseloomade järglased sünnivad märgatavalt kaugemale arenenult (karvastunult ning avatud silmade ja kõrvadega), kuid kontrollkatsetes taolisi resultaate pole saadud. Lindude tüümusest on eraldatud tümovidiiniks nimetatavat ainet, mida peetakse oluliseks munavalge ja -koore moodustumisel.

Mõnede uurijate poolt eitatakse tüümuse endokriinset iseloomu üldse ja teda vaadeldakse lümforetikulaarsete organite hulka kuuluvana.

SUPRARENAALNÄÄRMED

Neerude kraniaalse otsa kohal asetsevad, kujult liigiti erinevad pruunid (hobusel, ruminantidel, seal) või kollakad (koeral, kassil) suprarenaalnäärmed koosnevad geneetiliselt, struktuurilt ja funktsioonilt kahest erinevast osast: väljaspoolsest, tsöloomiepiteelist arenenud, radiaalset jutilisust omavast kollakaspruunist koorest (*cortex*) ehk interrenaalnäärmest ja seespoolsest, sümpaatiliste ganglionidega võrdsetest algmetest kujunenud (seega ektodermse päritoluga) kollakaspunasest või kollakashallist säsist (*medulla*) ehk adrenaalnäärmest. Madalamatel vertebraatidel (kaladel) on interrenaal- ja adrenaalnääre teineteisest eraldunud. Nii inimesel kui ka kodu- ja laboratooriumiloomadel leidub koore rakke erineva suurusega saarekeste näol ka suprarenaalnäärme säsis, eriti siin asetseva tsentraalveeni naabruses. Umbes ühel kolmandikul täiskasvanud veistest on aktsessoorsed suprarenaalnäärmed (maksimaalse diameet-

riga 12 mm) intramedullaarse, intrakortikaalse, sub-, intra- või perikapsulaarse asendiga. Loodetel nad puuduvad.

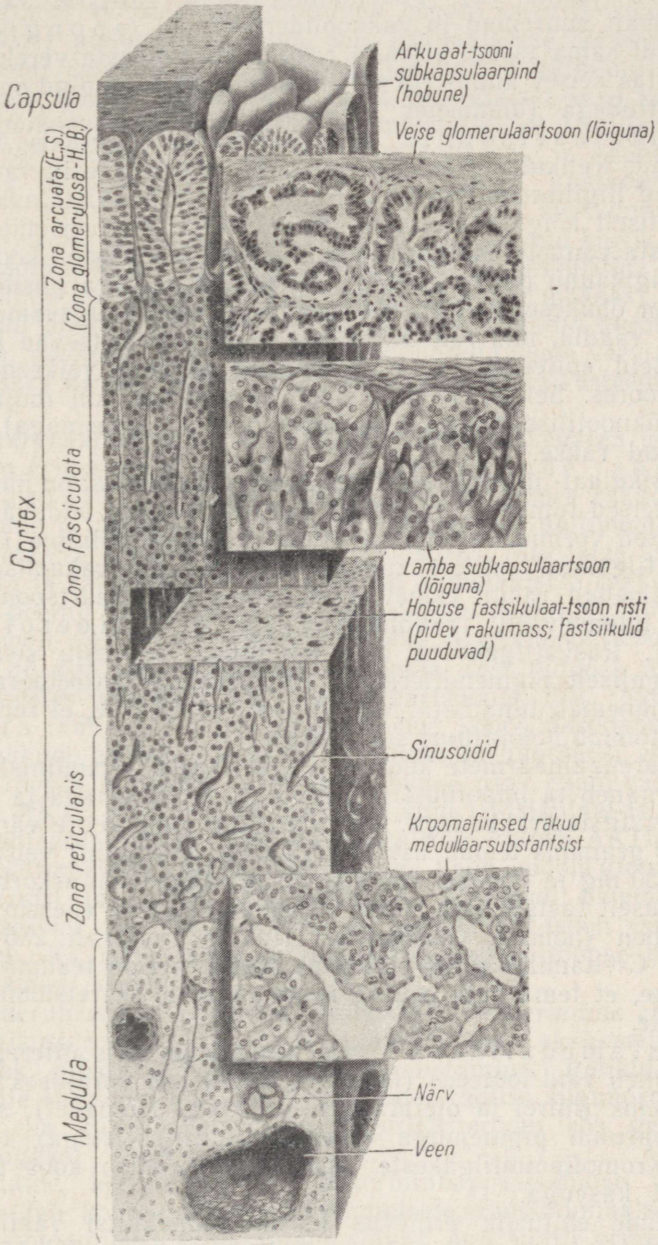
Peale (neerudega ühise) rasvkihnu on suprarenaalnäärmed väljastpoolt kaetud elastseid ja silelihasekiude sisaldava sidekoelise kihnuga, millest õrnad väädid tungivad koos veresoontega ka organi sisemusse. Rikkalikumalt kui teistel loomadel esineb sidekude lamba ja veise suprarenaalnäärme koores.

Kortikaalsubstantsis eristatakse 1) väljaspoolset kihnu all asetsevat) glomeruloostsooni (*zona glomerulosa*), 2) vahepealset, radiaalselt paiknevaid rakuvääte ja sinusoidseid verekapillaare sisaldavat kimp- ehk fastsikulaat-tsooni (*zona fasciculata*) ja 3) säsi vastas asetsevat, korrapäratult paiknevaid sinusoide sisaldavat võrk- ehk retikulaartsooni (*zona reticularis*) (joonis 79). Nimetatuile lisaks eristatakse glomeruloos- ja fastsikulaat-tsooni vahel mõnelt poolt intermediaar- ehk sudanofoobset tsooni ning mõningatel loomadel, eriti hiirtel, loote- ja nooreas säsi piiril esinevat juveniilset, juks-tamedullaarset ehk x-tsooni. Subkapsulaarsete rakukoondiste kaarja kuju korral (hobusel, seal) kõneldakse glomeruloostsooni asemel ka kaar- ehk arkuaat-tsoonist ja fastsikulaat-tsooni nimetatakse tema rakkude käsnja ehituse tõttu ka käsn- ehk spongioostsooniks.

Glomeruloos- (ehk arkuaat-) tsoon moodustub hobusel mitmerealisest epiteelist koosnevatest plaatidest, millede konveksne pind on suunatud kihnu poole ja millede servad seostuvad fastsikulaat-tsooni kimpudega. Mõningad plaadid esinevad ka kurrustumatult. Epiteelplaate piiravad mõlemalt küljelt sinusoidsed verekapillaarid koos retikulaarse sidekoega. Sea arkuaat-tsoon erineb hobuse omast plaatide vähema kurrustumusega ja nende koosnemisega madalate rakkude mitmest kihist.

Veisel ja kitsel leiduvad kihnu all kuubikuliste epiteelirakkude koondised õõnsate päsmakestena, mis enamikus näivad kollabeerunud pallikestena. Inimesel meenutavad subkapsulaarsed rakkude koondised mao fundusenäärmete lõpposi. Lamba kortikaalsubstantsi subkapsulaarses alas puuduvad niihästi kaared kui ka päsmakesed. Ka retikulaartsoon on lambal ebamäärane. Glomeruloostsooni rakud sisaldavad erineval määral lipiidide tilgakesi. Nende Golgi aparaadi paigutusel ei ole kindlat seost lähemal asetseva verekapillaariga. Meenutame, et tavaliselt osutab Golgi aparaadi asend, millises suunas sekreet rakust eritub.

Fastsikulaat-tsoonis esinevad liigilised erinevused vähem silmapaistvalt. Tsooni nimetus tuleneb siinsete rakkude väädilisest grupeerumisest. Erandi sellest ehituslikust omapärast moodustab koduloomade osas üksnes hobune. Organi ristlõige sarnaneb küll ka hobusel teiste loomade omaga, aga tangeeritud lõigust nähtub, et epiteelirakud moodustavad siin pideva parenhümatoosse massi, mille keskel isoleeritult paiknevad silindrilised



Joonis 79. Suprarenaalnäärme histoloogiline ehitus. (O r i g.)

sinusoidid (joonis 79). Fastsikulaat-tsooni väliskihi rakud on märgatavalt suuremad ja vakuooliderikkamad (spongiotsüüdid) kui sama tsooni sisekihi rakud. Sinusoidsete verekapillaaride vastas seisev kimp- (ja võrk-) tsooni rakkude pind on kaetud mikrohattudega (diameeter 150—200 Å).

Retikulaartsoonis on rakuväädid isekeskis võrkjalt seostunud. Retikulaartsooni ehituses ja paksuses esinevad kõige suuremad liigilised erinevused. Kõige selgemini eristatava kihina ja suhteliselt kõige paksemana esineb retikulaartsoon emisel. Üle kahe aasta vanustel emistel moodustab retikulaartsoon koore paksusest ligikaudu poole; kultidel ja kastraatidel aga püsib mainitud tsoon õhukesena. Retikulaartsoonis leiduvad tugevamad sidekoelised väädid, mis retikuliinkiudude näol ümbritsevad ka individuaalseid epiteelirakke. Epiteelirakud on siin väiksemad kui mujal koores. Selles tsoonis leidub sagedamini kui mujal üksikuid (püknootilise tuumaga ja kortsunud tsütoplasmaga) nekrotiseerunud rakke.

Fastsikulaat- ja retikulaartsooni epiteelirakkudest on ühed heledad ja teised tumedad. Kummagi rakutüübi vahel leiduvad intermediaarsed vormid. Neist sisaldavad esimesed lipiidide (kolesterooli-) tilgakesi, millest tuleneb tsütoplasma vakuoliseerunud ilme. Tumedad rakud esinevad ülekaalus retikulaartsoonis, värvudes intensiivselt raudhematoksüliiniga (siderofiilsed rakud). Rasvatilgakesed neis puuduvad, seevastu sisaldavad nad hulgaliselt pigmenditerakesi. Koorerakkude sekretoorne protsess on lähemalt tundmata. Mõnelt poolt väidetakse, et retikulaartsoonis toimub holokriinne sekretsioon.

Suprarenaalnäärmete koor on väga rikas C-vitamiinist. Selles osas sarnaneb ta hüpofüüsi eessagaraga, kollaskehaga ja munandite interstitsiaalrakkudega. Suprarenaalnäärme koore värske koe igas 100 grammis leidub askorbiinhapet (C-vitamiini) veisel keskmiselt 150 mg ja hobusel 190 mg. Kõige rikkam on askorbiinhappesisalduselt fastsikulaat-tsooni väliskiht ja kõige vaesem glomeruloostsoon (hobusel C-vitamiini sisaldus vastavalt 256 mg ja 82 mg). C-vitamiini kõrge sisalduse osatähtsus on teadmata, kuid arvatakse, et tema hulk osutab koore rakkude sekretsiooni intensiivsusele.

Jukstamedullaarne ehk x-tsoon, mis diferentseerununa esineb vaid looteeas (inimesel, ahvil) või varajases postnataalses elus (hiirel ja oletatavasti ka teistel loomadel), sisaldab kollakaspruuni pigmendiga (kromolipoiditilgakestega) täidetud rakke. Kromolipoiditilgakeste lahustuvus väheneb koos pigmentatsiooni kasvuga.

Rakkude ehituslik erinevus kortikaalsubstantsi väätides on nende erineva arenguastme ja päritolu kõrval suurel määral tingitud organi verevarustuse omapärast. Rakuväätidevahelised kapillaarid ja sinusoidid varustuvad verega mitme naabrusest

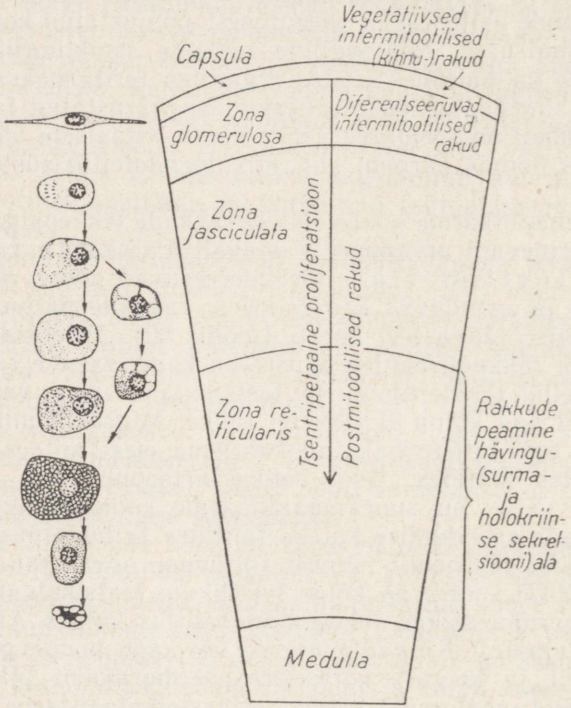
organisse tungiva arteri kaudu. Tsentripetaalses suunas voolav veri koguneb venoosseks muutununa organi tsentris (medullaarsubstantsis) paiknevasse veeni, mis kaudaalsesse õõnesveeni või renaalveeni suubub. Nii saavad väljaspoolsed (kihnule lähemal asetsevad) rakud alaliselt värskemat arteriaalset verd kui sügavamal paiknevad koore rakud. On mõistetav, et kapillaaristikus voolav veri pidevalt muutub, vaesudes toitainete ja hapniku poolest ning rikastudes ainevahetuse produktidega. Vastavalt sellele elavad erineva paigutusega rakud erinevas keskkonnas, mis kajastub nende ehitusest ja paigutusest põhjustatud kortikaalsubstantsi tsonaalsuses. Analoogiline rakkude struktuuriline kihistumine esineb ka paljudes teistes organites (eriti maksas). Retikulaartsooni sinusoidide endoteelirakud on varustatud fagotsütoosivõimega, ometi on seejuures nende võime vitaalsete värvide deponeerimiseks hoopis nõrgem kui retikuloendoteliaalsüsteemi teistel osadel.

Suprarenaalnäärme koore epiteelirakkude tekkepaiga ja arengu kohta on erinevaid arvamusi. Vastavalt r a k k u d e r ä n d e- ehk e s k a l a a t o r i t e o o r i a l e degenereeruvad koore rakud retikulaartsoonis ja asenduvad kambiaalsete rakkude paljunemise ning tsentripetaalse rände teel uuesti (joonis 80). Mitooside esinemise sageduse ja rakkude ehituse alusel on kambiaalsete rakkude asukohaks peetud glomeruloos- ja fastsikulaat-tsooni vahelist kihti, teiselt poolt aga kihnu sidekoelisi rakke. Migratsiooniteooria kehtivuses on aga hiljem hakatud kahtlema, sest mitoose leidub ka koore teistes kihtides, isegi retikulaartsoonis. Nn. t s o n a a l t e o o r i a väitel on suprarenaalnäärme koore üksiktsoonid niihästi rakkude asendumise kui ka talitluse ja hüpofüüsi eessagara kortikotroopse hormooni toimest sõltuvuse osas enam-vähem iseseisvad. AKTH suhtes on kõige tundlikum fastsikulaat-tsoon; seevastu glomeruloostsooni sekretoorne talitlus kulgeb AKTH-st suhteliselt sõltumatult. Küll aga väheneb või kaob hoopis glomeruloostsoon (rotil ja koeral) kortikotroopse hormooni pikemaajalisel manustamisel, vaatamata sellele, et fastsikulaat-tsoon samal ajal pakseneb. Ka retikulaartsoon ähmastub kortikotroopse hormooni manustamise korral.

Glomeruloostsoonis toimub desoksükortikosteroidide ehk mineralokortikosteroidide ja fastsikulaat-tsoonis oksükortikosteroidide ehk glükokortikosteroidide valmistamine. Retikulaartsoon (või selle sügavam kiht) on testosteroonitaolise suguhormooni ja (veisel) ka kollaskeha hormooni progesterooni ehk gestageeni tekkepaigaks.

Lipiidide, kolesterooli- ja askorbiinhappesisalduse varieerumine osutab koore aktiivsuse kõikumisele. Funktsionaalse aktiivsuse histoloogilised kriteeriumid võivad aga liigiti erineda, missugune asjaolu raskendab koore alakihtide funktsionaalse tähtsuse selgitamist.

Suprarenaalnäärmete koor on väga tundlik mitmesuguste ärrituste suhtes, millega organism ei ole kohanenud (külm, kuumus, x-kiired, toksilised ärritused, mikroobide toksiinid, trauma, verevalumid, tugevad emotsioonid). Nende puhul tekib organismis ajukoore ja sümpaatilise närvisüsteemi vahendusel nn. p i n g u l d u s s e i s u n d. Tekkinud ärrituse mõjul suureneb adrenaliini eritumine suprarenaalnäärme säsist ja seejärel algab hüpofüüsi adre-



Joonis 80. Suprarenaalnäärme koore rakkude jagunemise ja arengu skeem.

nokortikotroopse hormooni vahendusel steroidhormoonide suurenenud eritumine koorest. Steroidhormoonidel on eriline tähtsus organismi vastupanu suhtes infektsioonidele ja traumale, sest nad tagavad soolade, valkude ja süsivesikute normaalset ainevahetust. Haiguse prognoos sõltub suurel määral suprarenaalnäärmete koore funktsionaalsest seisundist, selle võimest normaalse ainevahetuse taastamisel. Näärmete talitluse piisamatust on võimalik korrigeerida suprarenaalnäärmete koore hormoonide süstimise abil.

Suprarenaalnäärmete koorest on eraldatud ligi 30 steroidühendit. Kõige aktiivsemad neist on kortikosteroon, kortisoon, hüdrokortisoon ja kortisoonatsetaat, mida kõiki valmistatakse ka sünteetiliselt. Need hormoonid soodustavad põletikureaktsiooni ja fibroblastilise barjääri lokaliseerimist. Neid kasutatakse väga erinevate haiguste raviks.

Medullaarsubstants moodustub korrapäratu kujuga rakuväätidest ja nende vahel paiknevatest sinusoidsetest verekapillaaridest (joonis 79). Parenhüümi peamass moodustub siin nn. kromafiinsetest ehk feokroomsetest rakkudest, mis on suuremad koore rakkudest ning omavad heledat tsütoplasmat ja ekstsentriliselt (rakuväädi keskel) paiknevat ümarat tuuma. Rakuorganoidide, rasvatilgakeste ja pigmenditerakeste kõrval sisaldavad nad erineval määral peeni, kroomisoolades (kaaliumbikromaadilahuses) kollaseks värvuvaid ning osmiumhappes ja hõbenitraadilahuses mustuvaid sõmeraid, mis sisaldavad säsi hormooni adrenaliini ja suunduvad otseselt (lahustumatult) verre.

Rakkude paigutus on selline, et ühe otsaga on nad kontaktis kapillaaridega, teise otsaga aga seostuvad veeni seinaga. Peetakse võimalikuks, et säsirakud oma nõre suunavad otse veenidesse, mitte aga kapillaaridesse. Säsisisesed veenid on väga õhukese seinaga ja enamasti puuduvad siin lihasekiud. Nõre otsene veenidesse valgumine kiirendab hormooni pääsemist üldringesse.

Kromafiinsete säsirakkude hulgas eristatakse omakorda kahesuguseid rakke, mida ühed peavad eri liikideks, teised aga eri talitlusseisundite väljendajaiks. Ühtedes rakkudes ilmneb happelise fosfataasi aktiivsus, teistes mitte, ühed rakud fluorestseerivad formaliinis fikseeritult, teised ei, ühed neist (kromofiilsed) sisaldavad alati adrenaliini ja noradrenaliini mitmesugustes vahekordades, teised aga (kromofoobsed rakud) sisaldavad üksnes adrenaliini. Nende rakkude rühmitumine erineb liigiti. Veisel ja hobusel on neist kummadki koondunud säsi eri osadesse, inimesel ja küülikul esinevad mõlemad rakutüübid segunenult.

Medullaarrakkude rühmi leidub sageli ka suprarenaalnäärme kihnus ja erandlikult (sea, koera ja kassi) glomeruloos- ehk arkuaat-tsoonis.

Välja arvatud mäletsejalised, kelle suprarenaalnäärme medullaarsubstantsis alati võib leida väikesi närvirakkude koondisi, on ganglionirakkude leid siin erandlik. Nii leidis Duritsin (1944) ganglionirakke adrenaalorganis vaid kolmel kassil 47 hulgast ja kahel koeral 26 hulgast.

Suprarenaalnäärmeid innerveerivad närvid pärinevad sümpaatilisi kiude sisaldavast suprarenaalpleksusest. Kromafiinseid rakke innerveerivates sümpaatilistes närvides puuduvad postganglionaarsed kiud, kuna perifeerne neuron on siin kujunenud adrenaliini valmistavaks näärmerakuks. Teatavasti on adrenaliinil võrdne toime sümpatiiniks nimetatava mediaatoriga, mis moodus-

tub sümpaatiliste postganglionaarsete kiudude lõpmetes. Sellega seletubki, miks sümpaatilise närvisüsteemi ärritusega ja adrenaliini süstimisega saab võrdseid reaktsioone (väikeste arterite ahenemine, vererõhu tõus, veresuhkrusisalduse kasv, südametalitluse kiirenemine, bronhide laienemine jt. lihaste jõu kasvule kaasaaitavad toimused). Adrenaliini toime nagu sümpaatilise närvisüsteemi talitluski on suunatud välise äkilise ohu kõrvaldamisele.

Et suprarenaalnäärmete säsi innerveerub üksnes sümpaatilisest, mitte aga parasümpaatilisest närvisüsteemist, järeldub asjaolust, et suprarenaalnäärmete säsi närvikiud degenereeruvad ainult sel juhul, kui läbi lõigatakse torakaalnärvide ventraalsed juured koos suure ja väikese splanhnikusnärvidega, mitte aga lumbaalsete spinaalnärvide ventraaljuurte või vaagusnärvi läbilõikamisel (Studentsova, 1938).

PARAGANGLIONID

Paraganglionid on perifeerse närvisüsteemi inkretoorsed lisaorganid. Eristatakse sümpatogeenseid ehk kromaliinseid ja kromafiinsuseta paraganglione.

Sümpaatiliste närvide teedel esinevaid (sümpatogeenseid) paraganglione karakteriseerivad 1) tekkimine sümpaatikusega ühisest algmest, 2) kromafiinsus, s. o. kollakaspruuniks värvumine kroomhappes ja kroomisoolade lahustes ja 3) vererõhku tõstva hormooni adrenaliini valmistamine. Neist on suurim *paraganglion suprarenale* ehk suprarenaalnäärmete säsi. Suprarenaalse paraganglioni kõrval on iseseisev nimetus veel kaudaalse mesenteriaalarteri väljumiskoha naabruses asetseval või seda (inimesel) hobuserauakujuliselt haaraval aortaalparaganglionil (inimesel ka Zuckerkandli organiks nimetatav). Väiksemad sümpatogeensed paraganglionid võivad leiduda väga mitmel pool sümpaatikuse teedel, kõige sagedamini neerude, pankrease, maksa ja sugunäärmete piirkonnas. Sageli esinevad nad hajutatud üksikrakkude kujul sümpaatilistes ganglionides närvirakkude kõrval kui ka kromafiinsuseta ganglionides. Inimesel taandareneb enamik sümpatogeensetest paraganglionidest juba varajases lapseeas; püsima jäävad vaid hajutatud kromafiinsed rakud ja suprarenaalnäärme säsi, samuti ka kromafiinsuseta paraganglionid.

Arenedes koos sümpaatiliste ganglionirakkudega neuraalliistust, säilitavad kromafiinsed rakud epiteliaalse ilme ja omandavad hiljem sekretoorse funktsiooni. Seejuures säilitavad nad oma neuraalses suunas arenenud elementidega (sümpaatiliste närvirakkudega) adrenaliini valmistamise näol teatava funktsionaalse sarnasuse. Mainitud divergeeruvates suundades arenenud rakurühmade teatavamääraline sarnasus ilmneb ka nende vahel asetsevate üleminekuvormide näol ja asjaolus, et üksikud kromafiinsed

rakud on varustatud aksonit meenutava rakujätkega ja rakke ümbritsevate satelliitidega; ka on nad kontaktis väga arvukate preganglionaarsete närvikiudude lõpmetega, mis samuti meenutavad vastavaid lõpmeid sümpaatiliste ganglionirakkude pinnal.

Paraganglionid, mis kroomisoolade lahustes ei pruunistu, esinevad peamiselt vaaguse ja glossofarüngeuse levikualadel. Suuremaid siia kuuluvaid moodustisi on karotiidparaganglion (ehk karotiidnääre) ja südame paraganglionid. Karotiidparaganglioni, mis asetseb ühiskarotiidarteri bifurkatsiooni kohal, nimetatakse tema veresoonte (arterioolide ja veenide) rikkuse tõttu ka karotiidpäsmaks (*glomus caroticum*). Südame paraganglionidest asetseb ülemine aordi ja pulmonaalarteri vahelises sidekoes ning alumine vasaku koronaararteri väljumiskohal. Karotiidparaganglionid seostuvad kesknärvisüsteemiga siinusnärvide kaudu ja südame paraganglionid depressornärvi vahendusel. Mainitud paraganglionide ekstrakt mõjub vererõhku alandavalt, depressoorselt.

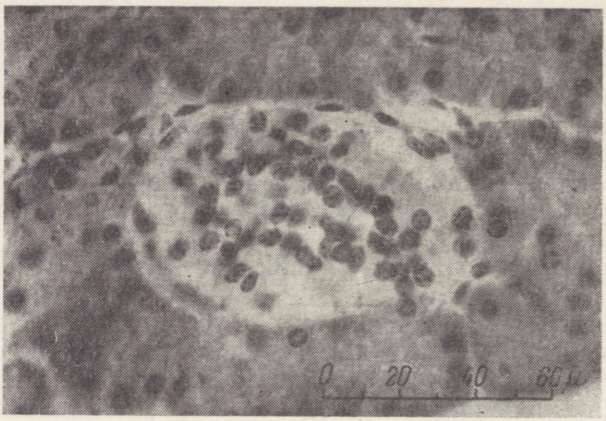
Kromafiinsuseta paraganglionide spetsiifilised rakud on polügonaalse, kuubikulise või ovaalse kujuga ja suure ümara tuumaga plasmarikkad rakud, mis veresoonte vahel kui ka nende ümber moodustavad väikesi kuhilaid või rakupõrkasid. Nende rakkude hulgas võivad esineda ka üksikud kromafiinseid sõmeraid sisaldavad rakud ja nende naabruses satelliitide poolt ümbritsetud närvirakud. Peetakse tõepäraseks, et karotiidparaganglion produtseerib atsetüülkoliinitaolist ainet ja et ta selle kõrval toimib ka kemoretseptoorse organina. Kromafiinsuseta rakkude tekke kohta paraganglionides puuduvad üksikasjalikumalt põhjendatud seisukohad.

PANKREASESAARED

Hormonaalse talitluse kandjana (insuliini ja glükagooni produtseerijana) paiknevad (kõikidel vertebraatidel) pankrease parenhüümis hajusalt väikesed (diameeter 30—200 mikronit, küülikul kuni 2 mm) eksokriinnäärmete viimasüsteemi epiteelist tekkinud juhata rakukogumid — pankrease- ehk Langerhansi saared (joonised 81 ja 82); nende koguhulk pankreases moodustab pankrease insulaarsüsteemi ehk insulaaraparaadi. Suuremaid saari ümbritseb õrn retikuliinkiuline kihn ja mõningal määral leidub retikuliinkiude ka saarte sees. Saared võivad paikneda sagarikkude keskel, äärtel või hoopis sagarikkudevahelises sidekoes. Nende moodustumine algab seal 75-päevases looteeas.

Keskmiselt leidub pankrease 50 mm² lõikepinnal saari: hobusel ja seal 110, vasikal 125, veisel 100, lambal 130 ja kitsel 85. Inimesel esinevad saared kõige tihedamalt pankrease sabas. Sugupoolest pankreasesaarte arv ja tihedus ei sõltu.

Saarte arv kasvab nooreas, ulatudes näiteks täiskasvanud inimesel umbes 1 miljonini ja langedes 45-aastases vanuses umbes 200 000 piiridesse. Võrreldes kehakaaluga leidub insulaarkude kõige rohkem noortel loomadel. Üldiselt võivad samaealistel ja ühetõulistel loomadel saarte arv ja suurus tugevasti kõikuda, mida peab arvestama juhul, kui nende arvu ja suurust püütakse seostada mõne haiguse või eksperimentaalselt loodud olukorraga.



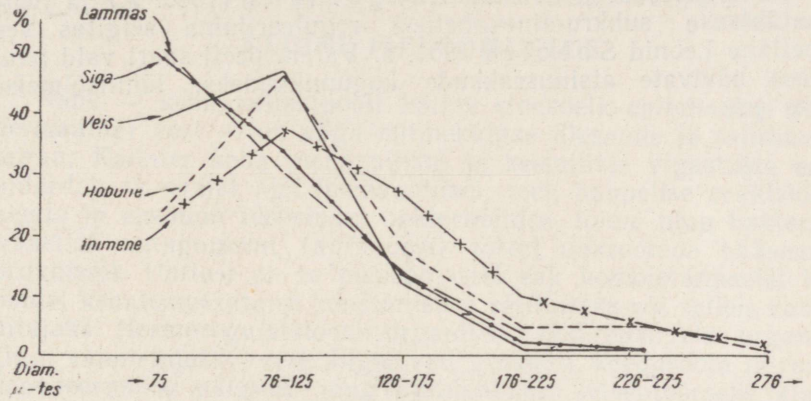
Joonis 81. Pankrease- ehk Langerhansi saar kassilt. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (Orig.)

Pankreasejuha ligeerimisel hävib pankrease atsinoosne ehk eksokriinne parenhüüm, mitte aga insulaarkude.

Pankreasesaared produtseerivad kahte vastandliku toimega hormooni: insuliini ja glükagooni (hüperglükeemilist ehk glükogenolüütilist faktorit). Insuliini toimel muudavad maks ja skeletilihased veresuhkru glükogeeniks, glükagooni toimel aga, vastupidi, maksa glükogeeni veresuhkruks. Nad mõlemad on valgulise koostisega hormoonid, mis teineteisest erinevad amiinohappelise koostise ja mõningate metalli-ioonide sisalduse poolest. Insuliin kõrvaldab saarte kahjustusest tingitud suhkurtõve tunnused, kui teda rakendatakse parenteraalselt (süstimise teel); seedekanali proteolüütiliste ensüümide toimel hormoon hävib.

Saarte sinusoidsete verekapillaaride ümber korrapäratult koondunud epiteelirakud näivad tavalises preparaadis nõrga värvuse tõttu heledatena ning ühetaolistena, kuid spetsiaalsete fikseerimis- ja värvimisviiside abil on saartes eristatavad 3 (merisiga), 4 (inimene) või koguni 5 rakutüüpi (konn), mida tähistatakse ladina- või kreekakeelsete tähtedega. Peamisteks ja niihästi inimesel kui ka kõikidel loomadel esinevateks saarte rakkudeks on α- ja β-rakud, millest β-rakud valmistavad insuliini ja

α-rakud glükagooni; viimane tõstab maksa glükogeeni lõhustamise (glükolüüsi) kaudu veresuhkrupeeglit. Selle asjaolu tõttu nimetatakse α-rakke ka glükagoonirakkudeks. Nad sisaldavad atsidofiilseid sõmeraid, mis on ühtlasi argürofiilsed. Beetarakud erinevad teistest rakkudest asaaniga värvimise korral oma kahvatu värvitooniga. Ka on nad (välja arvatud merisiga) α-rakkudest suuremad. Alfa- ja beeta-rakkude vastandliku talitluse selgitamist on võimaldanud alloksaani kasutamine, mis valikuliselt neist mürgistab vaid β-rakke, põhjustades selle tagajärjel (insuliini produktsiooni väljalangemise tõttu) veresuhkrupeegli pidurdamatu tõusu koos sellega kaasneva suhkurkusesusega.



Joonis 82. Pankreasesaarte suurusrühmade protsentuaalne vahekord.

Tavaliselt on α- ja β-rakkude arvuline vahekord inimesel 1 : 4, hobusel 1 : 1,2, seal 1 : 8,3. Diabeedi korral α-rakkude suhteline hulk tõuseb. Ka leidub α-rakke suhteliselt rohkem väikestes kui suurtes saartes. Seal α-rakkude arv tema vananedes väheneb ja β-rakkude arv kasvab. Alfa-rakkudele on karakteerne nende tihe seos verekapillaaridega. Meriseal ümbritsevad α-rakud verekapillaare torujate koondistena, moodustades sel teel erilaadse barjääri β-rakkude ja vere vahel.

Veisel on α-rakud ülekaalukalt perifeerse asendiga; vasikal moodustavad nad saare pinnal kahekordse rõnga. Seal, hobusel, lambal, koeral ja kassil (nagu inimeselgi) asetsevad α-rakud saartes hajusalt. Kanal on kumbki rakutüüp koondunud eri saarteks, s. o. ühtedes saartes leiduvad peamiselt α-rakud, teistes seevastu aga leidub vaid üksikuid α-rakke β-rakkude kõrval. Vastavalt sellele eristatakse kanal α- ja β-saari pankreases. Täiskasvanud kana pankreas sisaldab α-saari umbes 2000 ja β-saari 40 000.

Saarte sinusoidid varustuvad verega iseseisvate arterioolide

kaudu, kusjuures injitseeritud preparaadis saarte sinusoidide kogumik meenutab neeru glomeerulit. Sinusoidides puuduvad paiguti endoteelirakud, mistõttu epiteelirakud on osaliselt verega vahetus seoses. Lümfikapillaarid saartes puuduvad.

Insulaarkoes esineb rikkalik närvipõimik ja samuti leidub siin üksikuid ganglionirakke.

Saarte inkretoorne talitlus reguleerub niihästi humoraalsel teel (veresuhkruhulga ehk suhkrupeegli kaudu) kui ka neuraalselt, kusjuures viimasel juhul on tagatud saarte suurem kohanemisvõime liigselt kõikuva veresuhkruhulga (hüper- ja hüpoglükeemia) puhul.

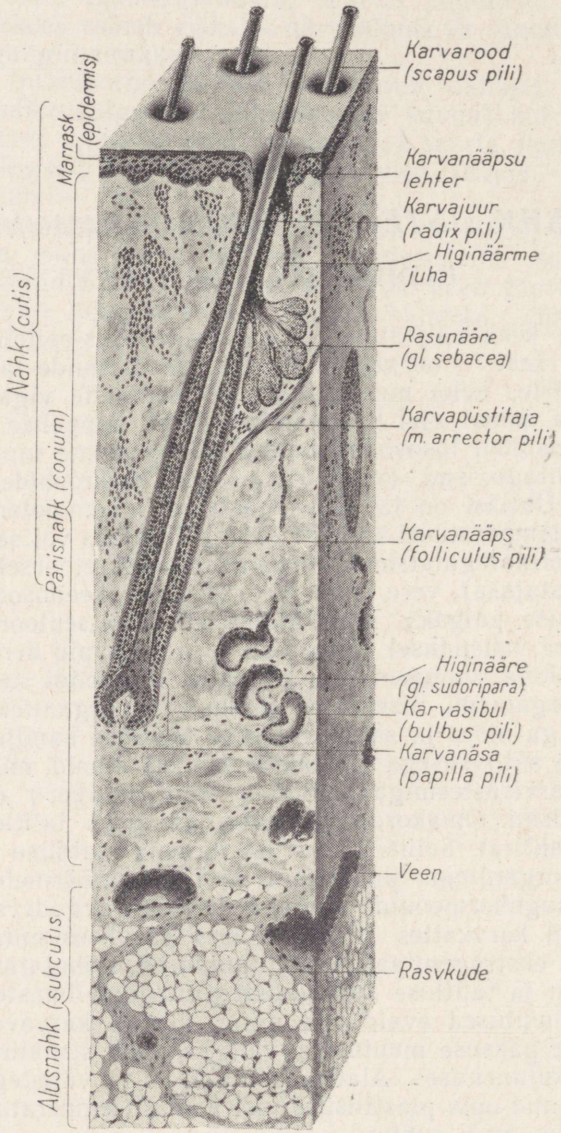
Pankreasesaared avastas L a n g e r h a n s (1869. a.) ja nende osatähtsuse suhkru-ainevahetuse reguleerijaina selgitas vene õpetlane Leonid S o b o l e v 1901. a. Varem peeti saari vaid pankrease hävivate atsinusrakkude kogumikkudeks, lümfisõlmekesteks jne.

NAHK (*INTEGUMENTUM COMMUNE*)

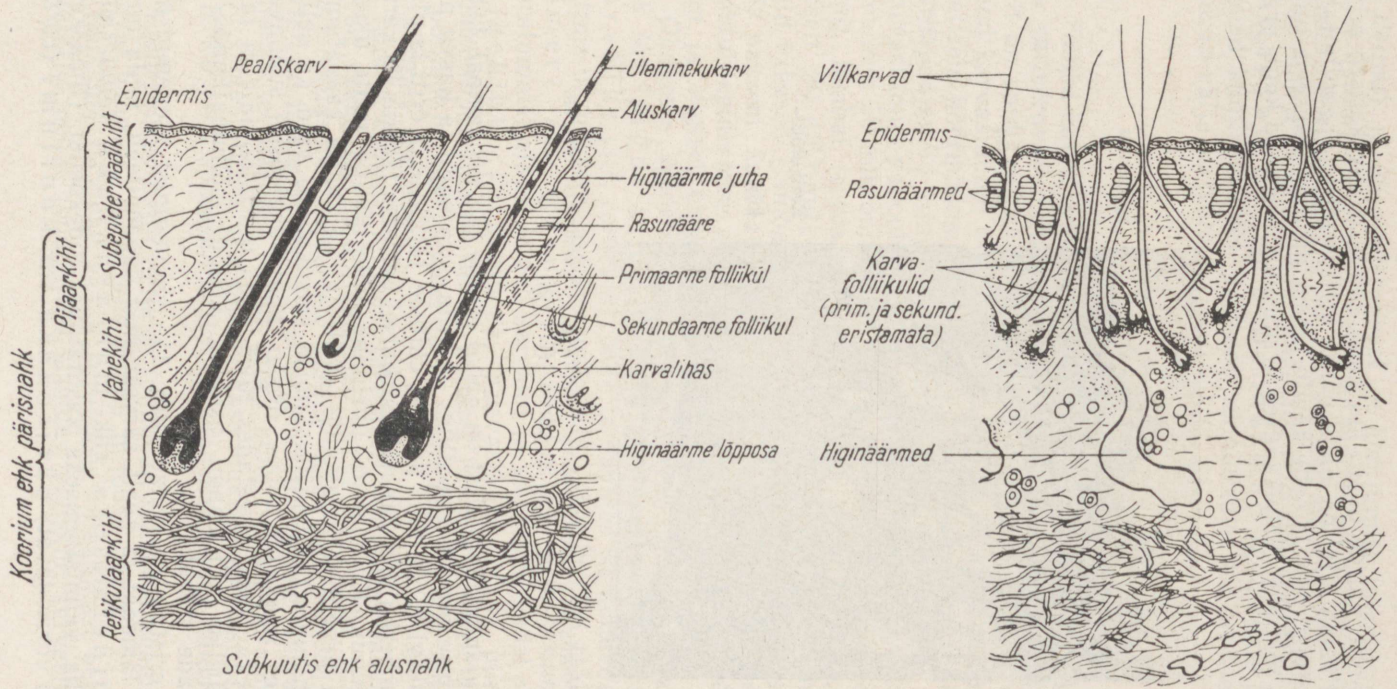
ÜLDINE ISELOOMUSTUS

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 [mehaanilisel teel, happelise reaktsiooni kaudu ja ensüümi lüsosüümi bakteritsiidse toime ning bakteritevahelise antagonismi (antibioosi) tõttu] mikroobide pääsemist organismi. Ühtlasi on ta püsisoojastel ehk homoiotermsetel loomadel kehatemperatuuri konstantsuse säilitajaks või sellele kaasaaitajaks (termoregulatsiooni organiks), ekskretoorseks organiks (higi valmistajaks), vere, liigse vee, glükoosi, keedusoola ja rasva deponeerumise paigaks ning ulatuslikuks retseptoorseks alaks, mis ajukoore vahendusel võimaldab teda tabavaid ärritusi tajuda puutena, valuna, soojusena või külmana. Pigmendi varal reguleerib nahk organismi sisemuses paiknevate organiteni küündiva valguse hulga mõju ja sisesekretoorse talitluse kandjana valmistab ta suure aktiivsusega (histamiinitaolisi) aineid, millede kaudu ta (koos närvisüsteemiga) mõjutab teisi (inkreet-) organeid ja kogu organismi. Omakorda on naha areng ja talitlus sõltuvad teistest organitest. Sellise sõltuvuse näitena mainime tema vahekorda suguorganitega: puberteedi ajal sugunäärmetest erituma hakkavate suguhormoonide toimel kujunevad sugudevaheliste erinevuste näol karvkattes ja nahaaluses rasvkoes mitmed sekundaarsed ehk ekstragenitaalsed sugutunnused. Rõhutatavalt tihe on naha arengu ja talitluse seos välisteguritega; viimastest tingitud sesoonsed muutused avalduvad mitte üksnes karvavahetuses ja naha kihtide paksuse muutustes, vaid ka naha struktuuri ja talitluse ümberkujunemises. Alatise kontakti tõttu välisteguritega on nahk säilitanud oma plastilisuse just nende (temperatuur, mehaaniline ärritus jm.) suhtes.

Nahk on looma keha ja väliskeskkonna vahendajaks. Välisärritused (mehaanilised, termilised, keemilised), mis mõõdukaina on organismi normaalseks talitluseks hädavajalikud, liiga tugevaina aga võiksid organismi kahjustada, ei pääse sügaval aset-



Joonis 83. Naha histoloogiline ehitus. (O r i g.)



Joonis 84. Jämevillaliste (vasakul) ja peenvillaliste lammaste naha (paremal) ehitus. (N. A. Diomidova järgi ümber joonistatud.)

sevate 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 toidu kasutamise tõstjaks. Nahakaudsed ärritused mõjutavad kogu organismi.



Joonis 85. Lamba naha ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

Põllumajandusloomadest on nahal eriline tähtsus lambal, kellel ta on peamise produktsiooniliigi — villa — arengu ja kasvu paigaks. Mõistagi ei ole naha arengu, ehituse, talitluse ja eriti ta plastilisuse (ümberkujundatavuse) uurimisel väiksem tähtsus ka karusloomade puhul. Kuid naha uurimine pole oluline mitte üksnes tema enda produtseerimisvõime (vill- ja karvkatte kasvatamise ning kujundamise) intensiivistamise seisukohalt, vaid ka sellest lähtudes, et nahk on tõhus organ kogu organismi suunavaks mõjutamiseks. Seda arvestades tuleb naha morfoloogiale ja talitlusele väärilist tähelepanu osutada kõikide põllumajandus- ja karusloomade puhul.

Nahas eristatakse kolme kihti: 1) ektodermist arenenud mitmekihilist lamedat ja pealt sarvestunud nahaepiteeli, mida nimetatakse epidermiseks ehk marrasnahaks (*epidermis*); 2) parknaha valmistamiseks kasutatavat sidekoelist (limaskesta proopriaga võrreldavat) pärisnahka ehk kooriumi (*corium*

s. derma) ja 3) epidermisest ja kooriumist moodustunud kuutist (*cutis*) ehk nahka kitsamas mõttes all asetsevate organitega seostavat kohevakiulist ja rasvarikast sidekoekihti — subkuutist ehk alusnahka (*subcutis, tela subcutanea*).

Karvad (*pili*) ja nahanäärmed (*glandulae cutis*) paiknevad kuutises, olles looteeas ektodermist all asetsevasse sidekoesse välja kasvanud (joonised 83, 84 ja 85).

EPIDERMIS

Nahka katva epiteeli — epidermise — paksus- ja rakuline koostis varieeruvad liigiti, tõuti ja regiooniti väga ulatuslikult. Üldiselt on epidermis seda paksem, mida nõrgemini on vastav piirkond karvastunud; eriti paksuks muutub ta kohtades, mis alluvad alatisele hõõrdumisele (inimesel peopesad ja jalatallad, loomadel varbapadjandid ning suu ümbrus ninapeegli, kärsa jm. näol). Karvastunud paikades ei ületa epidermise paksus koduloomadel tavaliselt 50 mikronit [hobusel 15—30 mikronit, veisel 32—46 mikronit, lambal (romaanovi tõul) umbes 10 mikronit, koeral keskmiselt 20 mikronit]. Naha kogupaksusest moodustab epidermis vaid vähesed (lambal 1—2) protsendid. Soojas kliimas on epidermis paksem, karvkate aga hõredam kui külmadel aladel. Samuti muutub epidermise paksus sesooniti — kevadel on epidermis paksem ja sügisel õhem (joonis 98).

Õhukeses epidermises on eristatavad üksnes basaalne idu- ehk Malpighi kiht (*stratum germinativum*) ja väljaspoolne sarvkiht (*str. corneum*); kuid teatavates piirkondades, kus epidermis on paksem, asetseb mainitute vahel teralisi rakke sisaldav sõmer- ehk granulooskiht (*str. granulosum*). Veelgi piiratumatel aladel leidub sarvkihi ja sõmerkihi vahel struktuuritu läikekiht (*str. lucidum*). Karvastunud alade piirkonnas on läikekihti kirjeldatud ainult hobusel ja seal, üldiselt aga puudub ta põllumajandusloomadel ja ka sõmerkiht on siin ainult paiguti ja nõrgalt arenenud.

Idukiht koosneb mitmest rakukihist, kusjuures basaalselt paiknevad rakud on batüprismalised (silinderkiht, *str. cylindricum*), väljaspool asetsevate kihtide rakud aga polüeedrilised. Viimased on isekeskis seotud rakkudevahelisi ruume läbivate tonofibrillidega; et üksikud rakud selles kihis näivad isolatsioonipreparaadis ogastatuina, siis nimetatakse idukihi keskmist osa ka ogakihiks (*str. spinosum*). Rakkudevahelisi ruume täidab koevedelik.

Epidermises nagu mujalgi toimuvad mitoosid peamiselt öösel. Päeval hangitud materjalis leidub mitoose harva.

Idukihist tekkivad rakud surutakse toiteallikast eemale, mille tagajärjel nende tonofibrille sisaldav väliskiht sarvestub ja sise-

mus täitub lipoidainetega; seejuures rakkude vahel asetsevad tonofibrillid kaovad ja rakkude või sarvlestade omavaheline seos lõtvub. Paksemas epidermises algab rakkude sarvestumine keratohüaliiniterakeste ilmudes raku tsütoplasmasse; nende hematoksüliini ja teiste tuumavärvidega tugevasti tingeeruvate sõmerate esinemisest tuletubki vastava kihi nimetus. Edasises, läikekihi näol esindatud staadiumis täituvad rakud lahustunud keratohüaliiniterakestest tekkinud läikiva eleidiiniga. Eleidiini kõrval leidub rakkudes ka rasvatilgakesi ja glükogeeni. Oletatakse, et keratohüaliin ja eleidiin on samuti glükogeeni ja rasvhapete eelastmeks. Sarvaine ehk keratiin ise ilmub raku perifeerial; tema lähem tekkeviis on tundmata. Sarvestumisprotsessi normaalseks kulgemiseks on vajalik piisav A-vitamiini sisaldus organismis.

Epidermise sarvestunud kiht suleb väljapääsutee idukihirakkude vahel asetsevale koevedelikule ja tõkestab mikroobide pääsemist organismi (mehaaniliselt ja happelise reaktsiooni tõttu). Epidermise idukiht sellist barjäärifunktsiooni mikroobide suhtes ei oma, sest siin on reaktsioon nõrk-aluseline.

Väga olulisel määral tõkestab mikroobide nahasse tungimist ja tagab naha enesepuhastamist epidermise püsiv uuenemine ning sellega kaasnev rakkude liikumine naha välispinna suunas. Epidermise täielik regeneratsioonitsükkel erineb liigiti ja topograafiliselt, kestes 1—3 nädalat.

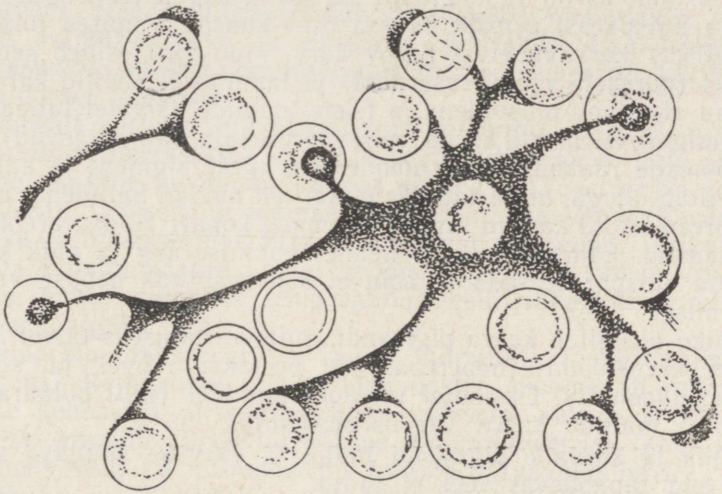
Epidermisel on nõrk resorptsioonivõime. Teataval määral suudavad teda läbida ainult üksikud ravimid (alkohol, boorhape, salitsüülhape, jood, elavhõbedaühendid, suguhormoonid), eriti kui nad on aplitseeritud salvidena. Märgatavamalt suurem on resorptsioonivõime karvanääpsudel ja näärmejuhadel; viimati mainitud asjaolust järeldub ravimsalvide nahasse hõõrumise vajadus.

Epidermise vaba pinna muster on üldiselt, eriti aga teatavates paikades (inimese sõrmeotstes, veisel nina-moka peeglil), individiditi niivõrd karakteerselt erinev, et tema jäljendit võidakse kasutada isikute või loomade identifitseerimiseks. Basaalse pinna reljeef on epidermisel kongruentne tema all asetseva papillaarkeha reljeefiga, s. o. vastavalt papillide iseloomule leiduvad paksemas epidermises (naha karvastumata aladel) kas aukjad või kraavjad süvendid.

Nahapigment. Välja arvatud albinootsed loomad, sisaldab kõikide loomade nahk epidermises (vähemal määral ka kooriumis) erineval määral naha värvust määravat pigmenti. See *melaniiniks* nimetatav rauavaba värvaine esineb epidermise Malpighi kihi rakkudes väikeste tumepruunide sõmerate näol supranukleaarselt, kattes tuumasid mütsitaoliselt. Tugevasti pigmenteerunud nahas täidavad melaniinisõmerad rakukeha üleni. Naha pigment on dioksüfenüülalaniini (lühendatult *dopa*) derivaat, mis tekib epidermise teatavates (dendriit-) rakkudes leiduva oksü-

deeriva ensüümi (dopaasi) toimel amiinohappest türosiinist. Värvitus (albinootses) nahas dopaoksüdaas puudub.

Imetajate epidermis koosneb geneetiliselt, ehituslikult ja talitluslikult kahesugustest rakkudest: 85—95% kõikidest epidermise rakkudest karakteriseerub ektodermaalse päritolu ja sarvestumisvõimega. Ülejäänud dendriitrakud (melanoblastid) tekivad neuraalliistust (epidermaalne gliia) ja nad moodustavad pigmendisõmeraid produtseerivate rakkudena epidermise pigmentsüsteemi (joonis 86). Tüüpilised dendriitrakud paiknevad epider-



Joonis 86. Epidermise pigmenteerunud dendriitraku seos naabruses asetsevate epiteelirakkudega (Billinghami järgi.) Dendriitraku jätked lõpevad mütsikesekujuliste laienditega epiteeliraku pinnal.

mise basaalsetes kihtides, seostudes tavaliste epidermiserakkudega erineva arvu peente jätkete varal viimaste otstel asetsevate iminapataoliste laiendite kaudu. Näib, et enamasti iga epidermiserakk sellise napa varal dendriitrakkude jätketega kontaktis on. Pigmenteerunud nahas on dendriitrakud täidetud pigmendisõmeratega, mis neist tundmatul viisil tavalistele epidermiserakkudele üle kantakse. Mõnelt poolt oletatakse, et dendriitrakud melanogeneesi kõrval ka nutritiivset ülesannet täidavad, toimetades kooriumi kapillaaristikust pärinevaid toitaineid oma jätkete kaudu edasi kaugemal asetsevatele epidermiserakkudele. Mõnevõrra väiksemaid, pikergusemaid ja heledaid dendriitrakke, mis võivad esineda kõikides epidermise kihtides, kirjeldatakse Langhansi rakkudena.

Peamiselt epidermise melaniinpigmendist sõltub naha värvus.

Looma enda värvuse määrajaks on aga karvastiku värvus, mis naha värvusest või selle intensiivsusest sageli märgatavalt erineb: valge karvastiku puhul võib nahk olla ka üsna tumeda värvusega. Värvitooni kujunemiseks aitavad kaasa karva välispinna iseloom (siledus) ja õhusisaldus karvas. Punane pigment tekib karvades oletatavasti dioksüfenüülalaniini osalise oksüdatsiooni korral. Karvastiku värvusel on väga oluline tähtsus karusloomade puhul.

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

Loomade raukudes kaob nende karvadest pigment ja karvade säsi täitub õhuga, mille tagajärjel karvad näivad hallidena. Hobusel võivad hallid karvad ilmuda (silmade kohal) kõige varem juba 7. eluaastal. Üldiselt on aga nende ilmumise aeg ja paik korrapäratud, mispärast seda asjaolu ei saa kasutada hobuse vanuse hindamisel.

Päike pleegitab karva pigmendi, mille vältimiseks talvel hukatavaid karusloomi (hõberebaseid) peetakse suvel ja sügisel nn. varjuhoonetes. Üksikutel ulukloomaliikidel (eriti polaaraladel elavatel) muutub karva värvus sesooniti.

Naha ja karvade pigmendi hulga ja värvuse suunava muutmise teid tänapäeval veel ei tunta.

Pigment kaitseb organismi päikesekiirte sügavamale tungimise eest, neid absorbeerides. Seda järeldatakse asjaolust, et pigmenditu nahaga loomad (kõige sagedamini lambad, sead ja hobused) kannatavad suvel päikese käes teatavate taimedega (tatar, lääts, rootsi ristik jt.) toitudes nahalöövete ehk eksanteemide all (tatrast tingitud eksanteemi nimetatakse fagopürismiks), mida pigmenteerunud naha-aladel ei esine.

KOORIUM

Kooriumis ehk pärisnahas eristatakse kahte kihti: 1) epidermise piirilt kuni karvasibulateni ulatuvat p i l a a r s e t ehk t e r m o s t a a t i l i s t k i h t i (*str. pilare*) ja 2) karvajuurte all asetsevat r e t i k u l a a r s e t ehk m e h a a n i l i s t k i h t i (*str. reticulare*). Inimese nahas ja loomade naha karvatutel aladel eristatakse kooriumis raku- ja veresoonterikast subepidermaalset p a p i l l a a r k i h t i (*str. papillare*) ja sügavamat, tugevatest kollageensetest kiududest moodustunud r e t i k u l a a r k i h t i.

Karvajuuri, rasunäärmeid ja mõnedel loomadel ka higinäärmeid sisaldav p i l a a r- ehk k a r v a k i h t moodustub peamiselt peentest (hobusel 5—20-mikronistest) kollageensete kiudude kimpudest, mis üksteisega viltjalt läbi põimuvad. Hulgaliselt leidub siin ka elastseid kiude, millede võrk tiheneb epidermise all ning rasunäärmete ja karvajuurte ümbruses. Nad põhjustavad naha elastsust ja säilitavad retraheerunuina naha koostisosade omavahelise paigutuse. Kiudude vahel asetsevad rakud paiknevad tihedamalt pilaarkihi pindmistes osades ja arvukamalt veresoonte naabruses. Nende hulgas leidub fibrotsüüte, histiotsüüte, nuumrakke, retikulaarrakke ja üksikuid rändrakke. Osale siinsetest perivaskulaarsetest rakkudest omistatakse neuraalset päritolu ja inkretoorset talitlust.

Nõrgalt karvastunud aladel, kus epidermis on paks, ulatuvad pilaarkihist marraskisse liigiti ja regiooniti erineva kuju ja suurusega papillid, moodustades koos nn. p a p i l l a a r k e h a (*corpus papillare*). Üldiselt on loomadel papillaarkeha nende tiheda karvastiku ja õhukese marraski tõttu nõrgalt arenenud; lambal puudub ta villaga kaetud aladel hoopis. Pilaarkihi subepidermaalne ala on puute-, valu- ja temperatuurimeele rikkalikkude retseptorite asupaigaks.

Pilaarkihi paksus erineb liigiti, indiviiditi, topograafiliselt ja sesooniti. Romaanovi tõugu lammastel moodustab pilaarkiht pehme kõhuseina piirkonnas kogu kooriumi paksusest 50—70%. Hobusel muutub pilaarkihi paksus 0,7 millimeetrist (enne karvavahetust) kuni 1,8 millimeetrini (pärast karvavahetust).

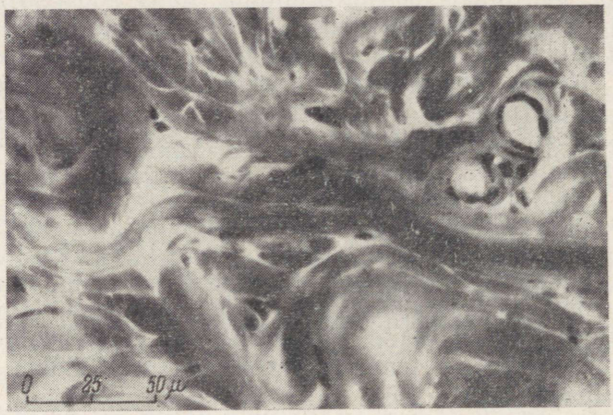
Tiheda veresoonestiku, karvkatte ja higinäärmete sisalduse tõttu seisab kooriumi pilaarkiht peamiselt termoregulatsiooni teenistuses; samal ajal on ta ulatuslikuks meeleorganiks ja peamiselt rakuliste elementide kaudu ka naha kaitsjaks nakkusetekitajate vastu. Naha tugevuse määrajaks seevastu on kooriumi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

Mõnelt poolt eristatakse nahas pilaarkihi asemel kahte kihti: a) õrnadest sidekoelistest kiududest koosnevat rakurikast s u b e p i d e r m a a l s e t k i h t i ja b) i n t e r m e d i a a r s e t ehk v a h e k i h t i, kus kohevalt paiknevate kollageensete kimpude vahelistes ruumides asetsevad karvajuured, higi- ja rasunäärmed ning karvapüstitajalihased.

R e t i k u l a a r k i h i s on suhteliselt vähe veresooni, rakulisi elemente ja elastseid kiude. Ta koosneb jämedatest (hobusel 30—60 mikronit ja lambal umbes 20 mikronit) kollageensete kiudude kimpudest, millede põimumine erineb regiooniti, aga ka indiviiditi (joonised 87 ja 88). Kimpude põimumise ja sellele vastava nahatugevuse alusel eristatakse hobusel ja veisel naha nelja klassi.

E s i m e s s e k l a s s i kuuluvatel nahaosadel on kõige suurem tihedus ja nad karakteriseeruvad sellega, et retikulaarkihi kimbud

on orienteerunud niihästi horisontaalses, vertikaalses kui ka diagonaalses suunas, kusjuures diagonaalsed kiud moodustavad oma keeruka läbipõimumisega arvukaid rombjaid figuure. Subkuutisest erineb retikulaarkiht sellises nahas selgesti. Kirjeldatud nahatüüp esineb hobusel reie- ja veisel turjapiirkonnas.



Joonis 87. Kollageensete kiudude kimbud naha retikulaarkihist. Mikrofoto. Suurendus 350 korda. (Orig.)

Teise klassi kuuluva tugeva ehitusega nahas on rombjad figuurid suuremad, kuid nende arv väiksem kui I klassi nahas. Siia kuuluvad hobusel turja, selja, nimme ja laudja nahk ning veisel nahk turja küljealadel.

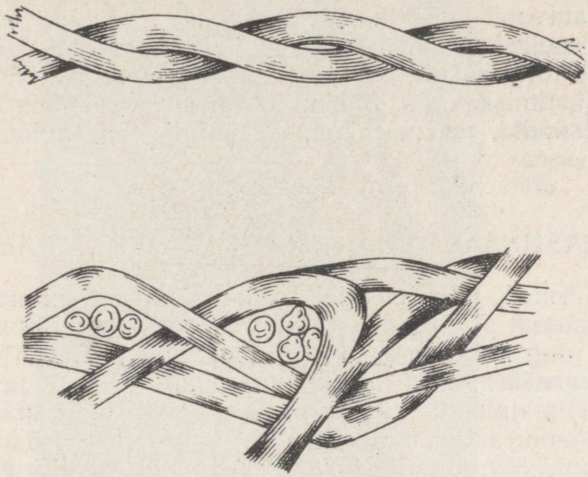
Kolmanda klassi nahas on diagonaalselt kulgevaid kimpe vähe ja rombjaid figuure nad ei moodusta. Siia klassi kuulub nahk nimetatud loomade kaela, rinna ja kõhu külgedel.

Neljandasse klassi kuuluvas, nõrga ehitusega nahas on retikulaarkihi kimpudel horisontaalne kulg (pikuti ja risti). Rombjad figuurid siin puuduvad. Selline struktuur on hobuse ja veise nahal kaela, rinna ja kõhu ventraalsel küljel (Jefimov, 1949).

Ka lamba nahk on seda tugevam (vastupidavam rebenemisele), mida jämedamad on retikulaarkihi kimbud, mida rohkem hargnenud nad on ja mida mitmekesisem on nende suund ja põimumine. Ka retikulaarkihi paksus on siin oluline. Kasukanahkade väärtuse seisukohalt on need tunnused villakatte iseloomu kõrval väga olulised, mispärast nende arvestamist soovitatakse vastavate lambatõugude (eriti romaanovi tõu) aretamisel. Tõuloomade hindamiseks mainitud alusel lõigatakse täiskasvanud (mitte alla 8 kuu vanustel) lammastel kõhu- või abaluupiirkonnast välja

1—1,5 cm^2 suurune tükk nahka ja analüüsitakse selle iseloomu histoloogiliselt (pärast vastavat histotehnilist ettevalmistamist).

Tavaliselt puudub kooriumi pilaarkihis rasvkude, kuid see esineb siin (eriti pilaar- ja retikulaarkihi piiril) sageli kurdjukk- ja rasvasabalammastel, põhjustades nahakihtide eraldumist parknahas ja alandades seega naha väärtust.



Joonis 88. Kollageensete kimpude omavaheline seostumine nahas. (B u l g a k o v i järgi.)
Ülal horisontaallainelised kimbud ja all silmusjad kimbud.

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 piimalehmade, kiirushobuste ja villalammaste suhtes soovitavaks, ei saa ometi üksnes naha paksuse ja iseloomu järgi määrata loomade jõudlusvõimet. Pealegi muutuvad naha õrnus, paksus ja elastsus olenevalt ööpäevastest temperatuuri kõikumistest, looma tervisliku seisundi muutustest ja seoses looma kehahoiakuga (pea kallutamisega küljele), mille tõttu ka elusa looma puhul on raske hankida võrdlusandmeid (L i s k u n, 1950).

ALUSNAHK EHK SUBKUUTIS

Alusnahk ehk subkuutis seostab nahka tema all asetsevate organitega ja on selles osas võrreldav limaskesta submukoos-

kihiga. Silmalaugudes, mokkades, ninapeeglis ja mõningates paikades mujal alusnahk puudub, mille tõttu kuutis seostub siin all asetsevate struktuuridega otseselt; nahk osutub sellistes paikades aluse suhtes liikumatuks. Alusnahk koosneb kohevalt seostunud sidekoelistest põrkadest ja plaatidest, millede vahel asetsevad ruumid on täidetud kas homogeense põhiainega, rasvarakkudega või patoloogilistel juhtudel vedelikuga (ödeem, anasarka) või gaasiga (emfüseem). Rasva ladestumise paigana esineb alusnahk eriti nuumatavatel loomadel. Seal asendab siin alati esinev pekikiht liigse soojuskao vältijana puudulikku karvkatet. Hea resorptsioonivõime tõttu kasutatakse subkuutist tema rikkaliku esinemise paikades süstimiskohana. Subkuutis on rikas rakkude (fibrotsüüdid, histiotsüüdid, plasmarakud, eosinofiilsed granulotsüüdid jt.) poolest.

RASUNÄÄRMED (*GLANDULAE SEBACEAE*)

Rasunäärmed, mis imetajail esinevad üle kogu naha (välja arvatud inimesel peopesad ja jalatallad, loomadel varba- ja päkapadjandid ning ninapeegel ja veisel nisad), paiknevad hargnenud liht-alveolaarnäärmetena kooriumi pindmises osas ja avanevad lühikeste viimajuhade kaudu peaaegu alati karvanääpsudesse; viimase asjaolu tõttu nimetatakse neid ka n ä ä p s u n ä ä r m e t e k s (joonis 89). Üksnes vähestes paikades (*glans penis, praeputium,* häbememokad, pärak, välimine kuulmekäik, silmalau serv) avanevad rasunäärmed otseselt naha pinnale.

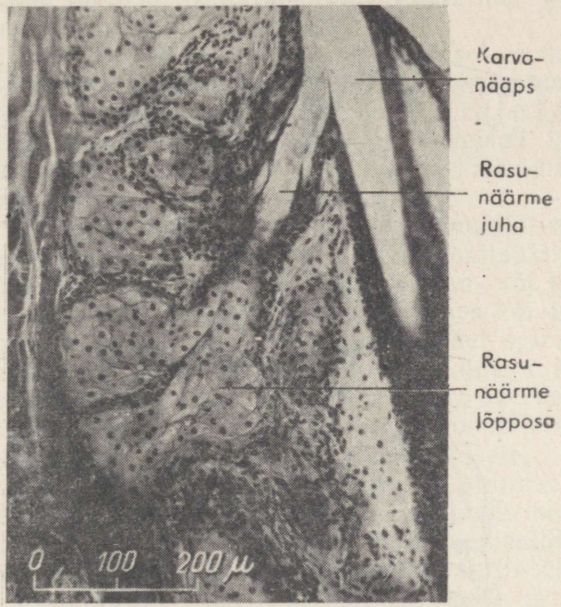
Rasunäärmed kuuluvad sekretsiooni iseloomult h o l o k r i i n s e t e ja rakkude kihistuselt nende lõpposades p o l ü p t ü h s e t e n ä ä r m e t e hulka. Välimised, basaalmembraanile kinnituvad rakud on väikesed ja inklusioonideta, kuid liikudes näärme-lõpposa tsentri suunas, eemalduvad rakud toiteallikast (sidekoes paiknevatest verekapillaaridest) ja alluvad seejuures kahesugustele muutustele: väiksem osa rakkudest lamestub ja sarvestub, kuid enamikus rakkudes ilmuvad kord-korralt suureneval määral rasvatilgakesed, nende tsütoplasma redutseerub aegamööda, tuum kortsub ja lõpuks kaob. Niiviisi väärastunud ja lõpuks lagunenud rakud moodustavadki rasunäärme sekreedi — n a h a r a s u (*sebum cutaneum*). Mitoose leidub kõige arvukamalt viimajuha naabruses. Siin paljunevad rakud liiguvad pikkamisi basaalmembraani mööda näärme distaalsesse ossa, kust nad omakorda tsentri suunas eemale tõugatakse. Rasu väljutamist näärmest soodustavad karvapüstitajalihaste kontraktsioonid.

Näärmejuha on kaetud mitmekihilise (suuremates juhades pealt sarvestunud) epiteeliga, mis vahetult läheb üle välimiseks juuretupeks.

Naharasu on võideks niihästi karvadele kui ka nahale; tema

piisamatuse korral naha pind kuivab ja mõraneb ning karvkate märgub hõlpsasti.

Kõige suuremad rasunäärmed on hobusel (60—108×180—450 mikronit) ja koeral, kõige väiksemad seal. Ühel ja samal loomal on nad seda suuremad, mida hõredam on vastava ala karvkate või mida jämedam on karv. Tihedas karvastikus on rasunäär-



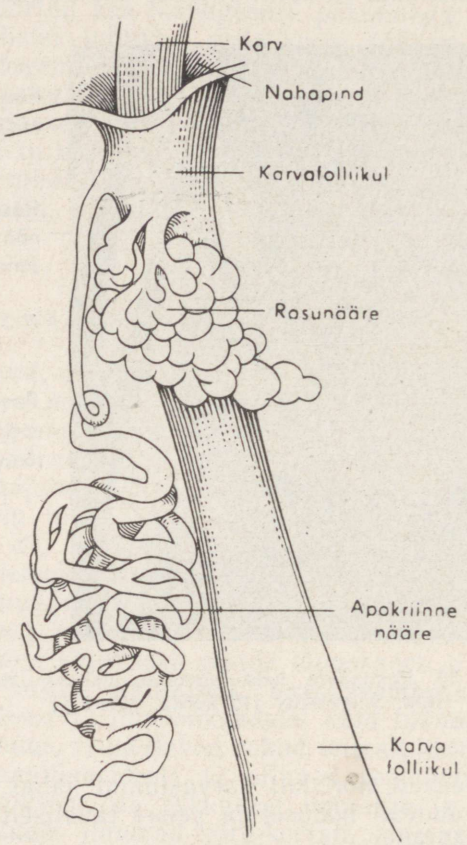
Joonis 89. Rasunääre veise silmalau nahast. Mikrofoto. Suurendus 112 korda. (Orig.)

med pikad ja peened, hõredalt karvastunud nahas ümarad. Ühte karvanääpsu avanevad hobusel ja veisel tavaliselt 2—6 ja lambal 1—3 rasunääret.

Kõige suurematena esinevad rasunäärmed naha ja limaskesta vahelistel siirdealadel. Modifitseerunud rasunäärmeteks on silmalaus asetsevad tarsaal- ehk Meibomi näärmed (*gl. tarsales*) ja lindudel päranipunääre (*glandula uropygii*). Viimane, lindude naha ainus, kahesagaraline, kuid ainsa nibu kaudu avanev holokriinne ja polüptühne nääre valmistab võiet, mida linnud kasutavad sulgede katmiseks ja mille nad hiljem vitaminiseerununa (selles leiduv rasv muutub osaliselt D-vitamiiniks) sulestikku puhastades alla neelavad. Sagarate sisemus jaguneb sidekoeliste vaheseinte kaudu arvukateks sopisteks, mida katab rasunäärmete lõpposi meenutav epiteel.

HIGINÄÄRMED (*GLANDULAE SUDORIFERAE*)

Tubuloossed, tavaliselt hargnemata higinäärmed (ka päsmas- ehk glomiformseteks näärmeteks nimetatavad), millede ülesandeks on mõningate ainevahetusproduktide



Joonis 90. Inimese kaenla apokriinse näärme rekonstruktsioon. (Montagna' järgi.)

(kusiaine, soolade jm.) eritamine ja kaasaaitamine kehatemperatuuri konstantsuse säilitamisele, paiknevad päsmastunud lõpposaga kooriumi basaalses kihis, karvasibulate nivool või neist sügavamal, avanedes enam-vähem sirgelt kulgeva juha varal kas otseselt või karvanääpsu kaudu naha pinnale (joonis 90). Loomadel vastab nende arv ligikaudu karvade arvule, ulatudes veisel (äärširi tõug) 1 cm² pindalal 1000-st (tagajäsemeis) kuni 2500-ni

(kaela- ja kaenlapiirkond); nende arv kõigub ka tõuti ja indiviiditi. Inimesel leidub naha 1 cm^2 pinnal kuni 500 higinääret ja nende totaalne sekretoorne pind (kogu kehal) võrdub umbes 5 m^2-ga. Higinäärmed on kõige suuremad karvastunud ja karvatute alade piiril: ninal, mokkadel, lambal saba allküljel, seal nisade ümbruses. Sõrgade vahel (välja arvatud lamba sõrgadevaheline sopis), peenise lukil ja lehma nisades higinäärmed (viimastes ka rasunäärmed ja karvad) puuduvad.

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

Nende mõlemate lõpposad on kaetud ainukihilise epiteeliga, mille rakkude kõrgus muutub koos sekretsioonitsükliga apokriinsetes näärmetes, kuid püsib ühesugusena (iso- või batüprismalised rakud) ekriinsetes higinäärmetes. Nii ühes kui teises asetsevad näärmerakkude ja basaalmembraani vahel spiraalse kuluga käävjad, müofibrille sisaldavad, näärmerakkudega koos võrdsetest rakulistest elementidest arenenud *müoepiteelirakud*, milledele ühelt poolt omistatakse kontraktsioonivõimet (ja selle tõttu kaasaaitamist näärmete nõre väljutamisele), teiselt poolt aga (arvestades nende mahu vähenemist higistamise puhul) osavõttu higi moodustamisest. Ekriinsetes higinäärmetes erituvad väikesed rasvatilgad ja vakuoolide värvumata sisaldis ilma rakukeha lagunemata ja raku kuju muutmata; apokriinsetes higinäärmetes aga kõrgenevad rakud sekreediga täitudes ja nende keelekujulised apikaalsed osad eralduvad «dekapiteerudes»; selle tõttu satub sekreedi hulka ka osa rakukehast endast.

Ekriinse higinäärme sekretoorne osa on enam-vähem ühtlase jämedusega, mille poolest ta juha oluliselt ei ületa. Apokriinsetes näärmetes seevastu on lõpposa suhteliselt lai (diameeter veisel 60—150 mikronit, lambal 70—250 mikronit, seal 80—100 mikronit), mille tõttu ta siirdumine viimaosse (diameeter veisel 10—20 mikronit, lambal umbes 6 mikronit ja seal 20 mikronit) on selge ja järsk. Viimajuhad on mõlema näärmeliigi puhul kaetud kahekihilise epiteeliga, millel apokriinsetes näärmetes on selgemini kujunenud ääris.

Peetakse tõepäraseks, et kõik mammaalide nahanäärmed on fülogeneetilise evolutsiooni käigus välja arenenud amfiibide naha mukoossetest näärmetest ja et selles arenguprotsessis on kaugemale diferentseerunud ekriinsed higinäärmed; apokriinsed nahanäärmed on aga säilitanud veel mõningaid ürgse päritolu tunnuseid.

Kokkuvõetuna on tüüpiliste ekriinsete ja apokriinsete higinäärmete erinevused järgmised:

Ekriinsed higinäärmed	Apokriinsed higinäärmed
Avanevad otseselt naha pinnale, puurides epidermise läbi spiraalselt.	Avanevad tavaliselt karvanääpsu, rasunäärmetest kõrgemal.
Sekretsioonimoodus merokriinne.	Sekretsioonimoodus apokriinne.
Esinevad inimesel ja mõnedel loomadel üle kogu nahapinna.	Esinevad inimesel regionaarselt, loomadel üle kogu nahapinna.
Sekreet valgukehv ja mutsiinivaba.	Sekreet valgurikkam; sisaldab (inimesel ja veisel) mutsiini.
Lõpposast moodustunud päsmas tihe.	Päsmas hõredam või asendunud üksnes nõrgalt väänilise lõpposaga.
Lõpposad juhast ainult veidi jämedamad.	Lõpposad juhast mitmekordselt jämedamad.
Näärmerakkude kuju ja talitlus ei sõltu östraal- või menstruaaltsüklist.	Näärmerakkude kuju ja talitlus muutuvad mõnevõrra koos östraal- või menstruaaltsükliga.
Näärmerakud sisaldavad glükogeeni.	Glükogeen näärmerakkudes puudub.

Inimesel esinevad ekriinsed higinäärmed üle kogu keha, kuna apokriinsed näärmed paiknevad üksnes regiooniti: kaenlaaugus, päraku ja häbeme ümbruses, kõrvavaigunäärmetena väliskuulmekäigus ja tsiliaar- (Molli) näärmetena silmalaugudes. Põllumajandusloomade (veise, lamba, sea) higinäärmed kuuluvad apokriinsete näärmete hulka. Hobuse naha päsmasnäärmed aga kannavad üheaegselt mõlema näärmeliigi tunnuseid: avanedes karvanääpsudesse ja valmistades valgurikast mukopolüsahhariide sisaldavat nõret (hobuse higi valgusisaldus võib ulatuda üle 3%), püsib nende lõpposade epiteel (nagu ekriinsetes näärmetes) ometi üheilmeliselt kuubikulisena ja nende näärmerakud sisaldavad glükogeeni (mis puudub inimese apokriinsetes näärmetes) ning sageli ka kollakaspruune pigmendisõmeraid.

Modifitseerunud kujul esinevad apokriinsed näärmed peale piimanäärmete sea kärsas, koera ja kassi pärakupaunas, lamba sõrgadevahelises siinuses ning sama looma kubemetaskus.

Higinäärmete sekretoorne osa on hobusel, lambal, seal ja kassil enamasti päsmastunud; veisel, kitsel ja koeral on ta vaid väänleva kuluga, kuid päsmast ta ei moodusta. Seal ja lambal leidub erineval määral hargnevaid higinäärmeid, eriti paikades, kus higinäärmete talitlus on aktiivsem (seal skrootumis, kubemes ja kärsas). Kõige rikkalikumalt esineb higinäärmeid hobuse kaela-,

rinna- ja kubemepiirkonnas kui ka kõhu allosas. Veisel ja lambal on nad rikkalikumalt arenenud kere dorsaalsel pinnal ja tagajäsemeis. Hobuse suurimad higinäärmed leiduvad perineaalregioonis. Mäletsejaliste higi on rasvane ja hobusel vahutab ta tugeva valgusisalduse tõttu.

Higinäärmed aitavad kehatemperatuuri konstantsuse säilitamiseks tõhusalt kaasa ainult nn. vabalt ehk profuusselt higistavatel loomadel, kelleks põllumajandusloomadest on hobune. Keha vabaneb siin liigsest soojusest higi aurumisel; higi iga ml viib sel puhul kaasa umbes 600 kalorit soojust. Ümbruses, mille temperatuur võrdub kehatemperatuuriga või on sellest kõrgem, puudub organismil võimalus oma alaliselt tekkivast soojusest vabaneda tavalisel viisil (konduktsiooni, konvektsiooni ja radiatsiooni teel) ja siin abistabki keha vedelikkude aurumine. Vastandina hobusele vabastavad mäletsejalised ja koer enamiku oma soojusest kuumas ümbruses või liigse pingutuse korral lõõtsutamise (polüpnoe) teel, s. o. hingamisteede ja (koera puhul) suuõõne limaskestalt vedelikku aurustades. Nende nahanäärmete töö peaaegu kunagi naha märgumist ei põhjusta (nõrgalt higistavad loomad). Mainitud asjaolu tingib higinäärmete nõrk verevarustus. Veisel ümbritseb higinäärmeid hoopis hõredam kapillaaride võrk kui rasunäärmeid. Veisel abistavad nahakaudset higistamist märkimisväärselt ka nina-moka peegli näärmed; nende poolt produtseeritud nõre hulk (umbes 200 g ühes tunnis) moodustab üle $^1/_3$ nahahigi kogusest. Näiteks Usbekistani tingimustes, kus veised igas tunnis produtseerivad 950—970 kilokalorit soojust, eritavad nad sellest sama aja kestel naha kaudu keskmiselt 275 kilokalorit ja nina-moka peegli kaudu 119 kilokalorit (Tšižova, 1958).

Sea organism pole kohanenud kehatemperatuuri tõusu vältimiseks soojuse suurenenud produktsiooni või kõrge välistemperatuuri korral; teda abistab siin vaid soojuse väljutamine konduktsiooni teel, mida ta suurendab jahedamale maapinnale, porri või vette lamama heites. Porist või veest väljumise järel jätkub soojuse vabanemine aurumissoojuse näol. Väidetakse, et mõnedel seatõugudel naha higinäärmeid üldse ei ole.

Higinäärmetel on ainult ühepoolne eferentne innervatsioon, mis (inimesel ja kassil) teostub nn. koliinergiliste sümpaatiliste närvikiudude kaudu. Seetõttu tavaliselt parasümpaatilistesse kiududesse toimiv pilokarpiin intensiivistab higinäärmete talitlust ja atropiin aeglustab seda. Küll aga suureneb higistamine hobusel ka adrenaliini toimel, mis osutab võimalikule erinevusele tüüpiliste higinäärmete ja apokriinsete näärmete innervatsioonis.

Arvestades apokriinsete nahanäärmete sugulust piimanäärmetega, on püütud vasika (kõrvalesta) nahanäärmete arvu ja arengu (väänilisuse) põhjal otsustada tema udara perspektiivse arengu ja laktatsioonivõime üle, kuid rakendamiseni pole need

uurimistulemused 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.

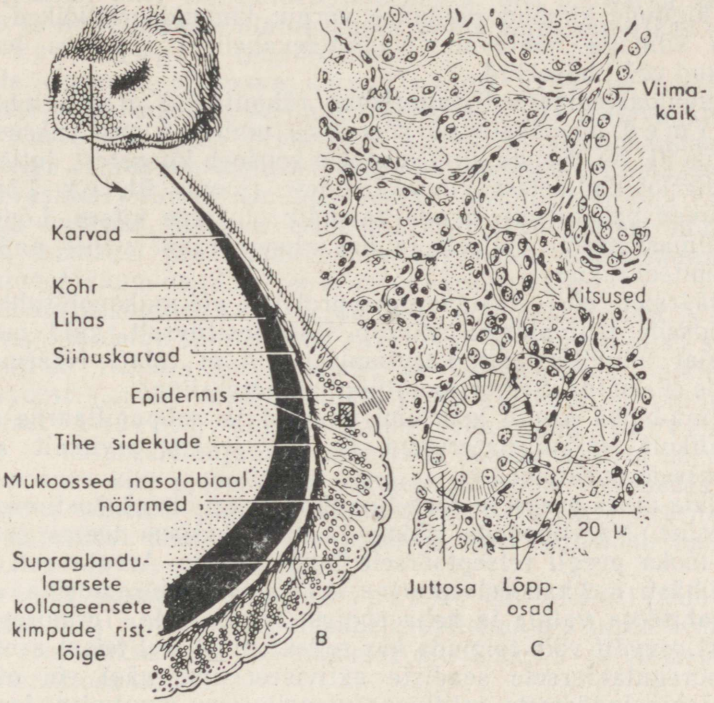
Modifitseerunud nahanäärmete organitaoliste koondiste kohta on andmed esitatud järgmises tabelis.

Andmed koduloomadel esinevate erilaadsete rasu- ja higinäärmete koondiste kohta

Näärmete koondise või organi nimetus	Hobune	Veis	Lammas	Siga	Lihatoidulised	Näärmete liik
Rinaarium	Ninamik näärmetu	Ninamoka peegel	Ninapeegel	Kärss	Ninapeegel näärmetu	Erilaadsed näärmed
Mentaalorgan	—	—	—	—	Kass	Rasunäärmed
Antorbitaalorgan	—	—	+	—	—	Rasu- ja hargnenud higinäärmed
Sarvenäärmed	—	—	+	—	—	Rasunäärmed (muutuvad seksuaaltsükli vältel)
Kõrvavaigunäärmed	Kõikidel loomadel peale koera rasu- ja higinäärmed (koeral üksnes rasunäärmed)					
Karpaalorgan	—	—	—	+	—	Ekriinsed ja apokriinsed higinäärmed
Interdigitaalorgan	—	—	+	—	—	Rasu- ja apokriinsed higinäärmed
Päka- ja küünenäärmed	+	—	—	—	Päkanäärmed	Higinäärmed
Dorsaalne sabaorgan	—	—	—	—	Kass	Rasu- ja apokriinsed higinäärmed (muutuvad seksuaaltsükli vältel)
Tsirkumanaalnäärmed	—	—	—	—	+	Rasu- ja higinäärmed
Anaalpaunanäärmed	—	—	—	—	+	Apokriinsed ja holokriinsed higinäärmed
Ingvinaalorgan	—	—	+	—	—	Rasu- ja higinäärmed

Mainitud näärmelistest organitest iseloomustame siinkohal lähemalt veise nina-moka peeglit.

Nina-moka peegel. Nina-moka peegel on veisel (nisade kõrval) ainus karvatu naha-ala. Et aga temas puuduvad ka tüüpilised nahanäärmed ja et siin esinevate nasolabiaalnäärmete lõpposad ja viimasüsteem oma ehituselt meenutavad süljenäärmeid, siis võiks nina-moka peeglit niisama hästi vaadelda ka limaskesta hulka kuuluvana.



Joonis 91. Veise nasolabiaalpeegli ehitus. (Mackie ja Nisbeti järgi.)
A — makroskoopiline pinnavaade; *B* — sagitaallõige; *C* — nasolabiaalnäärmed.

Nina-moka peegel katab ülamoka keskosa, ulatudes sõõrmete vahel kuni nende ülatipuni (joonis 91). Vastandina nahale on nina-moka peegel temas asetsevate näärmete nõrest püsivalt märg.

Et nina-moka peeglit iseloomustatakse tavaliselt modifitseerunud nahana, siis nimetatakse tema epiteeli epidermiseks ja selle all asetsevat sidekoekihti kooriumiks.

Epidermis jaguneb väljaspoolsete vagude kaudu makroskoopilisteks polügonaalseteks väljadeks (*areae*), millede tsentris paikneb nasolabiaalnäärmete juha avaus. Kooriumi papillid, mis harilikult veise nahas puuduvad, ulatuvad kuni sarvkihini epider-

misesse. Epidermis on 1—1,5 mm paks ja temas esineb germinatiiv-, spinoos- ja sarvkihi kõrval ka granulooskiht. Germinatiivkihis leidub dendriitrakke, mis veisel tavalises nahas samuti puuduvad. Samas kihis on ka melaniinpigmenti.

Kooriumi papillid ja subpapillaarne kiht koosnevad kohevast sidekoest, nasolabiaalnäärmete sagarikke aga ümbritseb tihedakiuline sidekude. Näärmetest väljaspool moodustavad kollageensete kiudude kimbud pindmise võrgu; kimpude ristlõiked on ka palja silmaga nähtavad. Näärmetevahelises sidekoes leiduvad üksikud vöötlihasekiud.

Tubuloalveolaarsed sagarikeks rühmitunud nasolabiaalnäärmed moodustavad kooriumis umbes 5 mm paksuse kihi (joonis 91, *B*). Nende viimasüsteem koosneb kitsustest, juttosadest ja interlobulaarsetest viimakäikudest (joonis 91, *C*). Lõpposad värvuvad basofiilselt; nende valendik on väga kitsas. Lõpposade ja viimasüsteemi epiteeli ja basaalmembraani vahel paiknevad müoepiteelirakud.

Näärmete nõre sisaldab mukoproteiide või mukopolüsahhariide. Lõpposade tsütoplasma värvub PAS-positiivselt, kuid metakromaasiat toluidiinsinise kasutamisel siin ei esine. Näärmerakud lipiide ei sisalda. Sekretsioonitüüp on merokriinne.

Nina-moka peegli kooriumi papillid ja subpapillaarne ala on rikkalikult vaskulariseerunud ja siin leidub arvukalt arteriovenoosseid anastomoose.

Nina-moka peegli bioloogiline tähtsus on oletatavasti väga mitmekesine. Närvilõpmete rikkus ja mitmekesisus temas osutavad nina-moka peegli retseptoorsele funktsioonile. Arvatavasti toimib ta niihästi mehhanoretseptorina kui ka termoretseptorina, aidates loomal sööta valida ja keha soojust reguleerida. Termoregulatsioonist osavõtt võib toimuda kas reflektoorsel teel teisal asetsevate termoregulatoorsete seadiste aktiviseerimise näol või otseselt, nasolabiaalnäärmete talitluse intensiivsuse muutmise teel.

Tšižova (1958) andmetel on veisel nina-moka peeglis keskmiselt 4900 nääret kogumahuga 215 600 mm^3, mis ühe tunni kestel eritavad 223 g vedelikku, mille aurustamisega organism kaotab 119 kcal soojust. Mainime võrdluseks, et sama autori andmetel leidub veise nahas 54 150 000 higinääret kogumahuga 162 450 mm^3, mis Usbekistani tingimustes eritavad ühe tunni jooksul pool liitrit higi ja kõrvaldavad seega organismist 275 kcal soojust.

Lamba ninapeegel sisaldab analoogilisi näärmeid. Sea kärsas leidub albuminoossete näärmete kõrval karvade rudimentaarseid algmeid. Karnivooride ninapeeglis näärmed puuduvad.

KARVAD (*PILI*)

Karvas eristatakse nahas viltu paiknevat juurt (*radix pili*), nahast väljaulatuvat karvaroodu (*scapus pili*) ja (pügamata karvkattes esinevat) kord-korralt teravnevat (sea harjastes hargnenud) karvatippu (*apex pili*). Karvajuur algab karvasibulaks (*bulbus pili*) nimetatava jämendiga, mis on karva kasvu paigaks ja mille keskele ulatub karva toitev veresoonterikas sidekoeline karvapapill (*papilla pili*).

Peale ripsmete ei kasva karvad nahast välja vertikaalselt, vaid alati viltu, omades seejuures igal naha-alal teatava kindla suuna. Karvade languse primitiivne suund on kraniokaudaalne; veel praegu esineb see mõnedel väikestel imetajatel. Enamasti on aga karvastikul erineva suunaga voolud, mis fikseerituina esinevad juba looteeas. Voolude erinevust kraniokaudaalsest suunast tingivad loomadel peale muu nende karvastiku kindlasuunaline kratsimine, lakkumine ja ka vee äravool karvastikult.

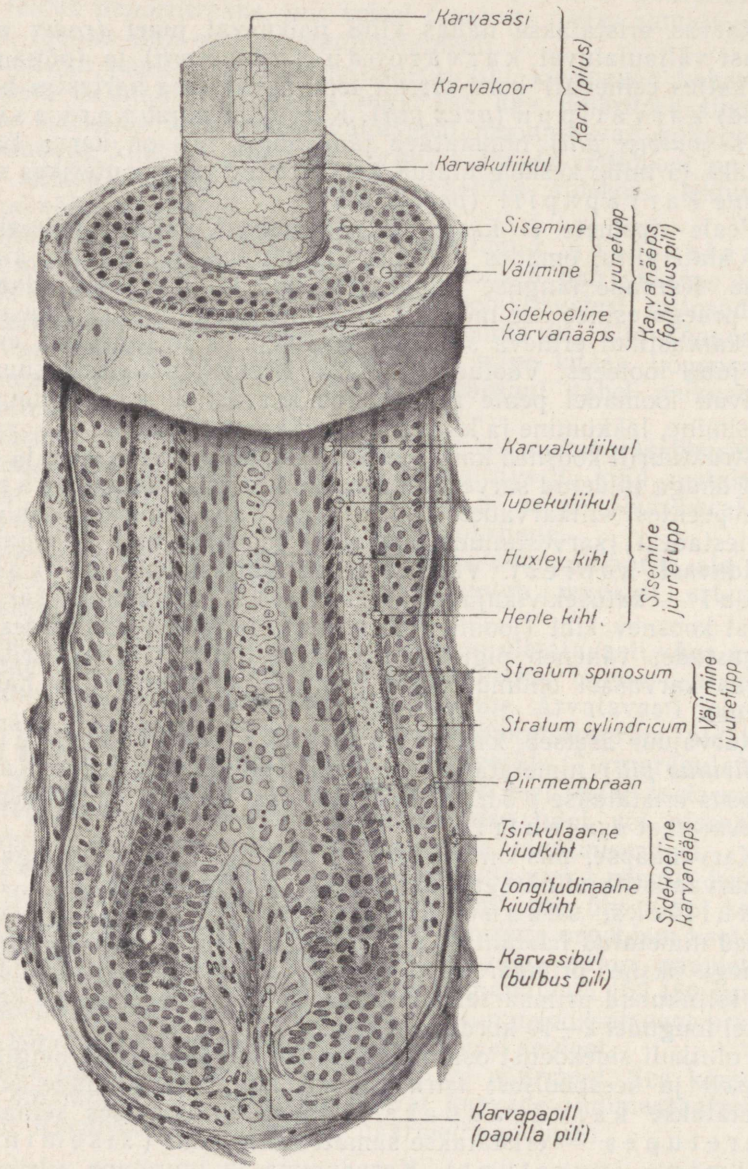
Struktuurilt koosneb karv seespoolsest, polügonaalsetest ja osaliselt õhuga täidetud sarvestunud rakkudest moodustunud säsist (mis peentes villkarvades puudub) ja väljaspoolsest, piklikest sarvlestadest (sarvestunud rakkudest) moodustunud ja pigmenti sisaldavast koorest. Viimast katab väljastpoolt karvakutiikul — katusekivikujuliselt üksteisest ülehaaravatest sarvlestadest koosnev kiht (joonis 92). Inimese ja looma vananedes või raugastudes väheneb pigment karvas; sel puhul reflekteeritakse valgus karvasäsi õhumullikeste poolt ja karv omandab hallika värvuse.

Karvajuur asetseb karvanääpsuks ehk -folliikuliks (*folliculus pili*) nimetatavas sidekoelis-epiteliaalses tupes. Karvanääpsus eristatakse põhja, kitsamat osa kaela ja väljaspoolset avaramat osa lehtrit.

Karvanääpse, mis on varustatud rasu- ja higinäärmetega kui ka karvapüstitajalihasega, nimetatakse primaarseteks folliikuliteks; sekundaarsetes folliikulites võivad mõned nimetatud lisanditest puududa (joonis 93). Veisel esinevad peaaegu üksnes primaarsed folliikulid, kuid lambal on sekundaarseid folliikuleid primaarseist mitu korda (meriinodel 5—45 korda, teistel tõugudel 2—10 korda) rohkem.

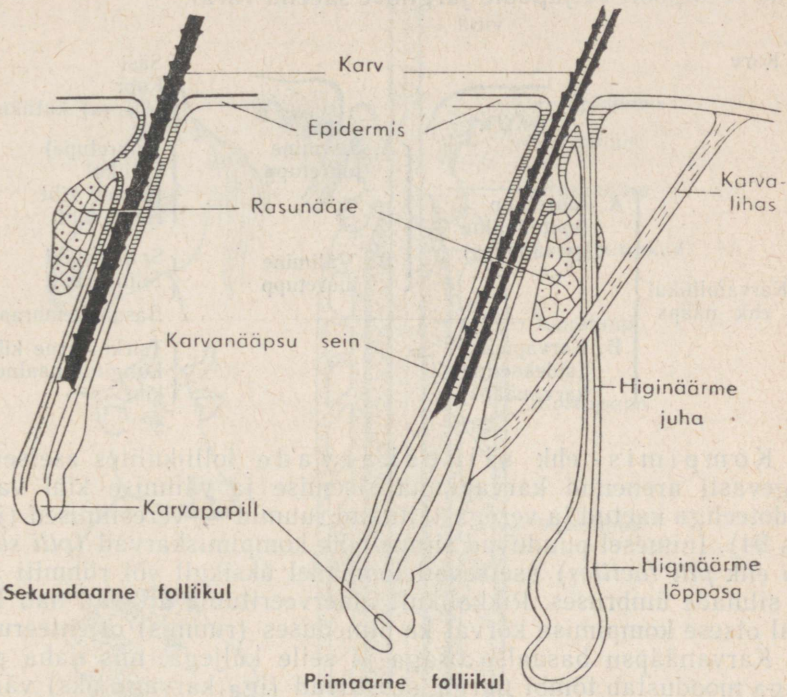
Folliikuli sidekoelist osa, mis koosneb väljaspoolsest longitudinaalselt ja seespoolsest tsirkulaarselt kulgevate kiudude kihist, nimetatakse karvapaunaks. Nääpsu epiteliaalses seinas — juuretupes — eristatakse samuti kahte kihti (sisemine ja välimine juuretupp). Karvapauna ja juuretupe piiriks on homogeense ilmega basaal- (ehk klaas-) membraan.

Välimine juuretupp on folliikuli tavaliseks epidermaalseks sisekatteks, kuid sisemine juuretupp moodustub karvaga ühisest algmest (karvasibulast) ja ta ulatub vaid rasunäärme juha avane-



Joonis 92. Karvajuure ja karvanääpsu histoloogiline ehitus. (Osaliselt A. V. Nemilovi järgi.)

mispaigani. Mainitud paigast ülespoole (karvalehtris) on juuretupel tavalise epidermise ehitus; allapoole aga kaob sarvestunud kiht ja lehtri epidermis jätkub välise juuretupena, mis sellisena näib koosnevat ainult epidermise idukihist. Karvasibula kohal väheneb välimises juuretupes epiteelirakkude kihtide arv ja lõpuks ühineb juuretupp siin karvasibula rakkudega.

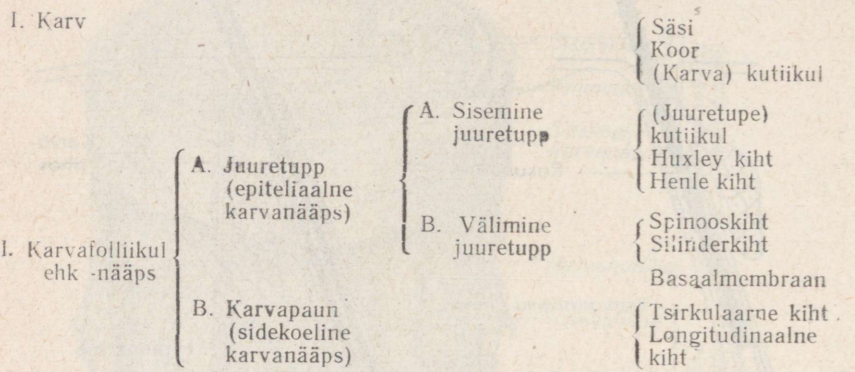


Joonis 93. Primaarse ja sekundaarse karvafolliikuli skeem.

Aktiivse karvafolliikuli pigmenditus sisemises juuretupes on karvasibula läheduses eristatavad kolm kihti: 1) seespoolne juuretupe kutiikul, mis koosneb sarvestunud rakklestade ainsast, karvakutiikuliga haagistuvast kihist; 2) keskmine, karvasibula kohal mitmest ja kõrgemal ainsast, poolenisti sarvestunud (püknootilisi tuumi ja trihhohüaliiniks nimetatavaid sõmeraid sisaldavast) rakukihist moodustuv Huxley kiht; 3) välimine — Henle kiht — koosneb sarvestunud ja tuumadeta rakkude ainsast kihist. Kõik mainitud sisemise juuretupe kihid muutuvad karvasibula kohal tuumi sisaldavaks ja liituvad karvapapilli naabruses ainsaks kiiresti paljunevate rakkude kogumikuks. Vastupidi, juuretupe distaalses (naha pinnale lähemal asetsevas) osas liituvad

tema sisemised kihid ühiseks (üksteisest eristumatuks) sarvestunud massiks. Seega on sisemisel juuretipul karvaga ühine kasvutsenter, mis asetseb karvasibulas. Välimise juuretupe kasv aga toimub analoogiliselt epidermisele: idukihi moodustavad siin perifeerse paigutusega batüprismalised rakud.

Hõlpsamaks orienteerumiseks esitame karva ja karvanääpsu kihid seestpoolt väljapoole järgmise skeemi varal:

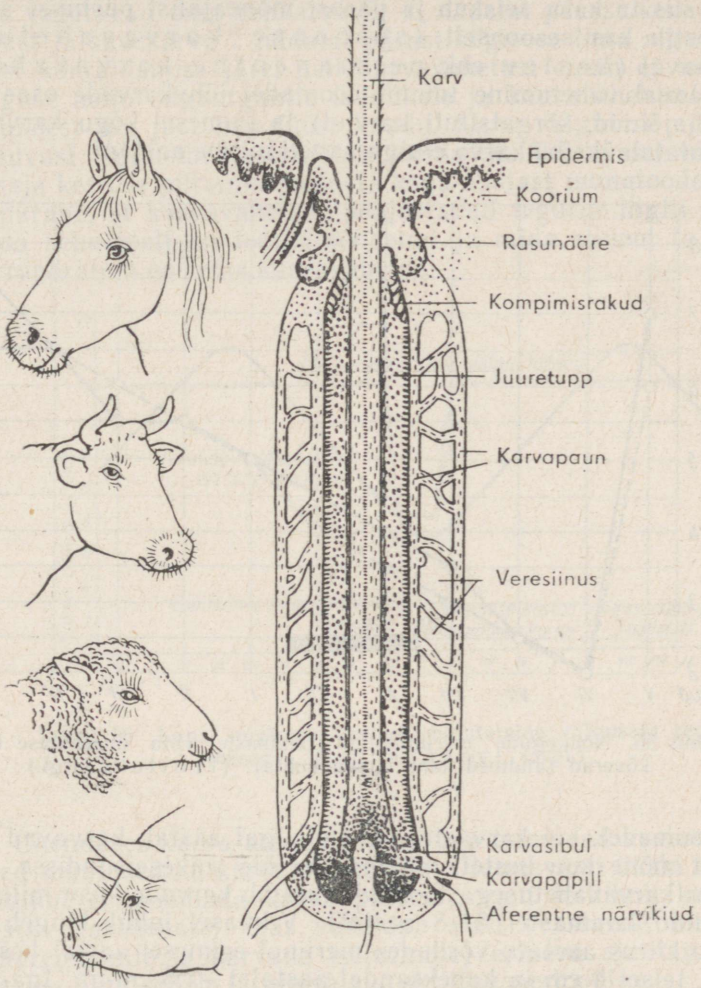


Kompimis- ehk siinuskarvade folliikulites asetsevad tugevasti arenenud karvapauna sisemise ja välimise kihi vahel endoteeliga kaetud ja verega täitunud ruumid — veresiinused (joonis 94). Inimesel puuduvad siinus- ehk kompimiskarvad (*pili sinuosi* ehk *pili tactiles*) asetsevad loomadel üksikult või rühmiti suu ja silmade ümbruses. Rikkalikult innerveerituina aitavad nad loomal otsese kompimise kõrval ka pimeduses (ruumis) orienteeruda.

Karvanääpsu basaalse osaga ja selle küljega, mis naha pinnaga moodustab tõmbi nurga, seostuvad (iga karvaga üks) väikesed (hobusel diameeter 10—45 mikronit, seal keskmiselt 40 mikronit) siledakiulised, karvajuurtelt epidermise suunas viltu kulgevad ja rasunäärmeid altpoolt ümberhaaravad karvapüstitaja- (ehk rasunäärmete) lihased (*mm. arrectores pilorum*). Üldiselt — mida suuremad on rasunäärmed, seda jämedamad on karvalihased. Kõige tugevamaina esinevad nad lambal (kus nad rasunäärmete sekreedi väljutamise kõrval aitavad kaasa karva spiraalse või väänilise kuju moodustamisele). Peened on seevastu karvalihased sea harjaste ja hobuse jõhvkarvade piirkonnas ning siinuskarvadel ja ripsmetel puuduvad nad hoopis. Seal on karvalihased algus- ja kinnituskohas sageli hargnenud ja lähem side neil rasunäärmetega puudub.

Karvalihaste kontraheerudes (külma, afektide jm. toimel) karvad püstuvad, mille tagajärjel karvastikus esinev ja soojuse isolaatorina toimiv õhukiht pakseneb. Mainime siinkohal, et soojuse kaitsjana toimib karvastik mitte niivõrd oma massiga (mida on karvas-

tikus vaid 2—3 ruumi-%), kui just tema sees esineva õhukihi kaudu. Õeldu kõrval võivad karvalihased soojuse kadu vähendada veel sel teel, et nad kontraheerudes rõhuvad subepidermaalsele koe-

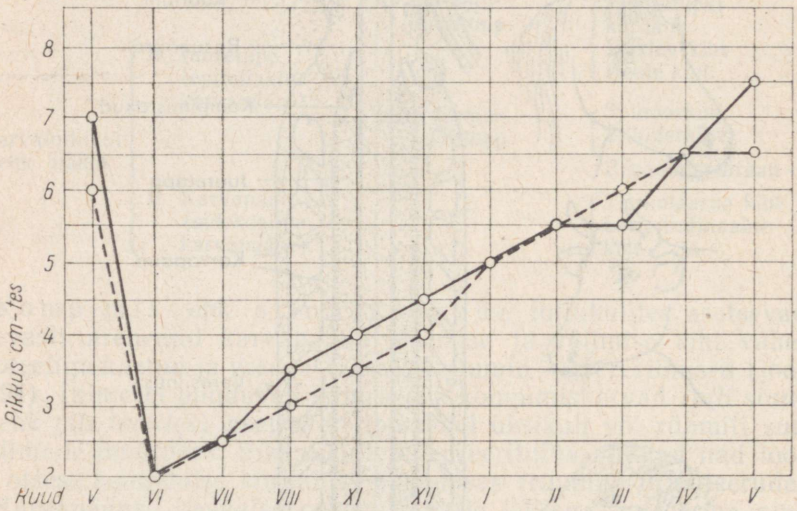


Joonis 94. Kavernoossete siinuskarvade ehitus ja esinemispaigad põllumajandusloomadel. (Osaliselt Krölling i ja Grau järgi.)

kihile, tõkestades sellega verevoolu pindmises kapillaaristikus. Karvapüstitajalihaste talitlus omab termoregulatsioonis olulist tähtsust hobusel ja veisel. Lamba villkarvade peenuse tõttu karvajuurte kallakuse muutus villkatte paksust ei muuda; seal asendab

karvkatet soojuskao pidurdajana peamiselt nahaalune rasvpadjand. Koos karvade püstumisega liigub nende juur mõnevõrra väljapoole, põhjustades nn. kananaha tekkimist.

Karvastik kasvab vaid teatava, liigiti ja regiooniti erineva pikkuseni; siis ta kasv seiskub ja pärast mõneajalist püsimist asendub karvastik kas sesoonselt (sesoonne karvavahetus) või ükshaaval (kestev ehk permanentne karvavahetus). Ükshaaval vahetumine toimub loomadel jõhvkarvade osas (laka- ja sabajõhvid, sõrgatsituti karvad) ja inimesel kogu karvastikus. Siin ulatub üksiku karva eluiga sageli mitme aastani.



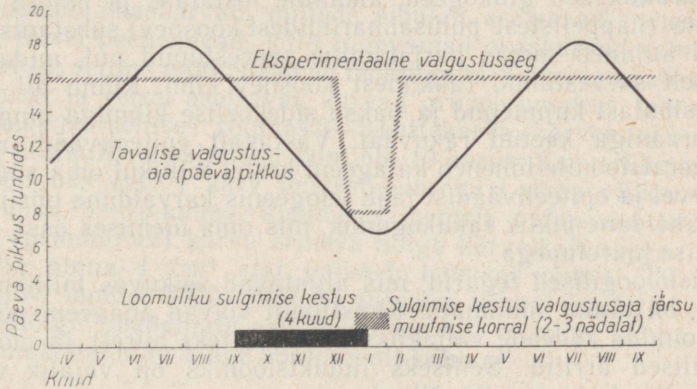
Joonis 95. Nõukogude meriinotõugu lammaste villa üheaastase kasvu kõverad (andmed kahe lamba kohta). (Troitski järgi.)

Loomadel, kel karvastik vahetub igal aastal, kasvavad karvad ainult mõne kuu kestel, minnes siis üle soikeseisundisse. Permanentse karvavahetusega loomadel kestab karvade kasv mitu aastat (meriino lammastel 6—8 aastat). Viimasel juhul langeb karvakasvu kiirus aastati, võrdudes meriinol esimesel aastal keskmiselt 7 cm, teisel 4 cm ja kaheksandal aastal 1—1,5 cm-ga. Iga-aastase pügamise puhul muutub villkarvade kasvu kiirus üksikutel kuudel väheoluliselt ja siin pole märgata kasvu kiiruse langust pügamise eel (joonis 95). Nõukogude meriinol kasvavad villkarvad igas kuus 0,5—1 cm võrra pikemaks. Tiinuse ajal, eriti sünnituse eel, karvakasv aeglustub ja villkarvad peenenevad.

Karva kasvu kiirendavad väävlit sisaldavate amiinohapete (tsüstiini ja metioniini) poolest rikas valk, ümbruskonna madal temperatuur, kasvuhormooni igapäevased süsted ja mõningad

kunstlikud naha ärritused (hüposulfiti toime näiteks lammaste puhul).

Karvavahetuse aja kestust tingib peamiselt päevane valgustusaja pikkus. Eriti avaldub selline sõltuvus mõnede laboratoorsete katseloomade, aga ka lindude puhul (sulgimine). Kodutõhud näiteks vahetavad oma talikarva 5—6 nädalat pärast kevadise inna algust ja suvekarva 2 nädalat pärast sügisese inna algust. Hüpofüüsi kõrvaldamise järel neil karvavahetust enam ei toimu, sest valguse mõju suguorganite tsüklikale ja karvavahetusele kandub silmadest üle just hüpofüüsi kaudu. Kana sulgimise aja kestuse sõltuvust valgustusajast näitab joonis 96. 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 tema karvavahetus.



Joonis 96. Kana sulgimise kestuse mõjutamine valgusaja reguleerimisega. (K a l a b u h h o v i järgi.)

Ühenduses karva arengu ja kasvuga toimuvad vastavad tsüklilised muutused ka karvafolliikulites. Oletatavasti ükski normaalne folliikul ei moodusta karva pidevalt, vaid folliikuli karva moodustav (aktiivsus-) faas vaheldub alati (vastavalt loomaliigile, keharegioonile ja karvade iseloomule) erineva aja tagant soikefaasiga ning sellele järgneva uue aktiivsusperioodiga.

Karvafolliikuli arengus ja talitluses eristatakse a n a g e e n i k s nimetatavat karva arengu- ja kasvuperioodi, t e l o g e e n i k s nimetatavat soikeperioodi ja kummagi vahepeal paiknevat üleminekuperioodi — k a t a g e e n i. Anageen koosneb omakorda kuuest alaperioodist, mida tähistatakse vastavate numbritega (I—VI). Välja arvatud anageen VI on teiste anageeni alaperioodide pikkus liigiti enam-vähem ühtlane.

Anageen I karakteriseerub mitooside taasilmumisega soikuvas folliikuli-«idus». Anageeni II kestel kasvab folliikuliidu regioon allapoole papilli suunas ja algab sisemise juuretupe keratiniseerumine. Anageeni III puhul omandab folliikul naha sügavusse kasvades oma maksimaalse pikkuse, lõpeb karvasibula moodustumine ja sisemine juuretupp esineb pikliku koonusena. Anageenis IV kujuneb sisemise juuretupe koonuses asetsev karv, mis anageenis V koonuse tipust läbi tungib ja epidermise pinnale välja kasvab. Anageen VI on nahast väljaulatuva karva kasvu aeg, mis võib kesta vastavalt liigile, karvatüübile ja naharegioonile vähestest päevadest (hiirel 8—9 päeva) alates kuni mitme aastani (inimese juuste puhul kaks kuni rohkem aastat). Anageen I—IV kordab arenguprotsesse, mis esinevad ka lootelises karva arengus.

Katageenis kaovad mitoosid ja lõpeb pigmendi moodustumine karvasibulas. Samuti kaovad sel ajal folliikulist aktiivsele folliikulile karakteersed glükogeen, alkaalne fosfataas ja papilli kromotroopne (happelistest polüsahhariididest koosnev) substants. Karva baasil kujuneb samas harjataoline sarvestunud nui, mida piirab osaliselt sarvestunud rakkudest koosnev kihn. Kihnu all asetseb karvasibulast kujunenud ja paksu sidekoelise kihnuga ning klaasmembraaniga kaetud rakuväät. Vastavalt epiteelivääidi rakkude degeneratsioonile lüheneb katageeni kestel folliikul oma sügavama osa arvel ja epiteelivääidist jääb telogeenis karvaiduna püsima üksnes väheldane piklik rakukogumik, mis oma ülemises osas seostub välimise juuretupega.

Füsioloogilised tegurid, mis algatavad soikuvas folliikulis uue tsükli, on tänini tundmata. Kunstlikult võivad anageeni põhjustavalt toimida karvade väljakitkumine (näiteks hiirel) ja mõningad keemilised ärritid. Selliseks induktsiooniks on vajalik vastava sidekoelise karvapapilli säilimine.

Uut follikulaartsüklit alustav stiimul mõjutab üheaegselt säilinud karvaidu rakkudega epidermise basaalkihti, folliikuli välimist juuretuppe kui ka rasunäärme perifeerseid rakke, põhjustades kõigis neis mitootilist aktiivsust; alles pärast varajase anageeni möödumist (keratiniseerunud karvaalgme ilmudes) koondub mitootiline aktiivsus peamiselt karvasibulasse. Peale ühtlase reageerimise mitogeneetilisele stiimulile on loetletud rakuliikidele ühine ka nende keratiniseerimisvõime ning võime lipiidide ja glükogeeni moodustamiseks. Samuti suudavad nad regeneratsiooni korral ulatuslikult üksteist asendada.

Paralleelselt follikulaartsüklitega toimuvad ulatuslikud struktuurilised ja funktsionaalsed muutused ka naha teistes moodustistes ja osades (epidermise mitootiline aktiivsus ja paksus, rasunäärmete suurus, pilaarkihi paksus jne.).

Karvaalgmetena püsivad kogu individuaalse ea need karvanääpsud, mis moodustuvad looteeas. Asjaolu, et talvine karvkate on tavaliselt suvisest tihedam, seletub sellega, et mõned karva-

nääpsud püsivad suvel soikuvatena, karvavabadena. Teataval määral leidub karvavabu folliikuleid ka teistel aastaaegadel. Veisel näiteks on karvu keskmiselt 20% võrra vähem kui karvafolliikuleid. See nähtus seletub üksikute karvade enam-vähem pideva vahetumisega kogu aasta jooksul.

Vastavalt öeldule muutub karvanääpsu pikkus ja seega ka pilaarkihi paksus koos karvavahetusega. Jämedamad (okas-) karvad paiknevad sügavamal nahas (on pikema juurega) kui villkarvad.

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

Karvade jämedus on suurem täiskasvanud kui noortel loomadel. Lambal muutub karvade jämedus ka sesooniti, kusjuures villja peenemad okaskarvad, millede sibulad asetsevad nahas pindmiselt, talvel peenenevad, kuid tugevamad okaskarvad samal ajal jämenevad; selline nähtus esineb mõningatel Siberi lambatõugudel.

Hobusel ja veisel asetsevad karvad grupeerumatult, teistel rühmiti. Seal on sellises rühmas 2—3 kattekarva (harvemini leiduvad nad ka üksikult), kiskjalistel kuni üle 10 karva. Karvarühmades on tavaliselt üks (pea-) karv teistest suurem. Lamba villkarvad on rühmitunud 3—15-kaupa, kusjuures tsentris paiknevad tavaliselt 3 pea- (primaarset) karva erineva hulga kõrvalkarvadega.

Naha pinna 1 cm^2 alal paikneb hobusel umbes 700 karva, romaanovi lambal 3000—4000 ja meriino lambal kuni 10 000 villkarva. Kõige tihedamalt paiknevad karvad meriino lamba turjal ja ristluu kohal ning kõige hõredamalt kõhu all.

VERE- JA LÜMFISOONED; INNERVATSIOON

Nahasse tungivad ja siin hargnevad arterid moodustavad kolm põimikut, milledest väljaspoolsem asetseb rakurikkas subepidermaalses kihis, keskmine nahanäärmete ja karvanääpsude ning karvalihaste ümbruses ja kolmas, kõige tugevamatest arteritest (diameeter 60—70 mikronit) koosnev põimik, kooriumi ja subkuutise piiril. Kõige tihedam kapillaaristik asetseb epidermise all.

Üksikasjalikumalt on naha verevarustust uuritud veisel. Siin vastandina inimesele, kellel naha soontepõimikutes arterid ja veenid kulgevad erinevaid teid mööda, asetsevad teatava kapillaarala juurde kuuluvad arterid ja veenid üksteisega kõrvuti. Sageli saadavad veisel suuremaid artereid isegi kaks veeni. Kehatemperatuuri säilitamise seisukohalt on sellisel asjaolul oluline tähtsus: keha sisemusest tulev ja seega mõnevõrra soojem arterite veri annab nahas vastuvoolavale jahedamale veenide verele ära osa oma soojusest veel enne naha pinnale jõudmist; sel teel säilita-

takse naha temperatuur mõnevõrra madalamana ja vähendatakse nahakaudset termolüüsi.

Kapillaaristiku kõrval esineb nahas rikkalikult arteriovenoosseid anastomoose, mis samuti termoregulatsioonile kaasa aitavad. Kõigusoojastel loomadel nad puuduvad. Vere läbivoolu ulatus ühtede või teiste kaudu ja vere jahtumise määr sõltuvad kapillaaride ja arteriovenoossete anastomooside funktsionaalsest seisundist. Anastomoosharude lihaskesta lõtvudes (kõrge välistemperatuuri või organismi füüsilise pingutuse puhul) voolab siit (jahutamise otstarbel) märgatavalt rohkem sooja verd läbi, kui see oleks võimalik üksnes kapillaaristiku kaudu. Organismi kogu verest võib naha kapillaaristik endas deponeerida kuni 10%.

Lümfisooned algavad kapillaarvõrgustikest, milledest üks paikneb subepidermaalses kihis ning teine karvanääpsude ja näärmete piirkonnas.

Nahka innerveerivad rikkalikult tserebrospinaalsed ja vegetatiivsed närvid, mis oma talitluselt jagunevad erutust kesknärvisüsteemi viivateks aferentseteks ehk retseptoorseteks, nahanäärmeid eferentselt innerveerivateks sekretoorseteks, veresoontesse impulsse viivateks vasomotoorseteks ja kudede toitumist reguleerivateks troofilisteks kiududeks. Sellised erineva talitlusega, kuid mitte paratamatult erineva ehitusega kiud on siin (nagu teisteski organites) isekeskis liitunud väikesteks tüvedeks ja põimikuteks.

Närvid (mis enamikus koosnevad müeliniseerunud kiududest) moodustavad alusnahas hõredama, kuid tugevamatest kimpudest koosneva põhipõimiku, mis kooriumis paiknevate vähem korrapäraste põimikutega seostub hulgaliste väikeste veresooni saatvate tüvede kaudu. Kõige tihedam, epidermise basaalset kihti närvilõpmetega varustav närvipõimik asetseb subepidermaalses kihis ning kõige tugevam pilaar- ja retikulaarkihi piiril.

Naha kõikides kihtides leiduvad peened (alla 1 mikroni) katmata terminaalsed, naaberkiudude lõpmetega läbipõimunud närviniidid (aksoplasma filamendid), mis seostuvad näärmetega, müoepiteelirakkudega ja veresoonte seinaga ning moodustavad karakteersed põimikud karvanääpsude ümber (spiraalse kuluga lõpmed) ja välimise juuretupe rakkude vahel (karvaga paralleelselt kulgevad lõpmed). Kapseldunud närvilõpmed esinevad peamiselt naha ja limaskesta siirdealades; karvastunud nahas on neid vähem.

Histoloogiliselt eristatakse naha karvastumata aladel üle 10 närvilõpmete liigi (põõsjad närvilõpmed, Merkeli rakud, Meissneri, Ruffini, Golgi-Mazzoni, Vater-Pacini kehakesed, Krause kolvid jt.) koos arvukate vahevormidega.

Kõikidesse kapseldunud lõpmetesse tungib naha põhipõimikust üks või mitu müeliniseerunud, kihnu sees sirgelt või vääniliselt kulgevat närvikiudu. Viimastest väljuvad teatavate intervallide tagant katmata aksoplasmaniidikesed, mis lõpevad vabalt kihnurakkude pinnal. Aksoplasma filamendid on tavaliselt orienteerunud inkap-

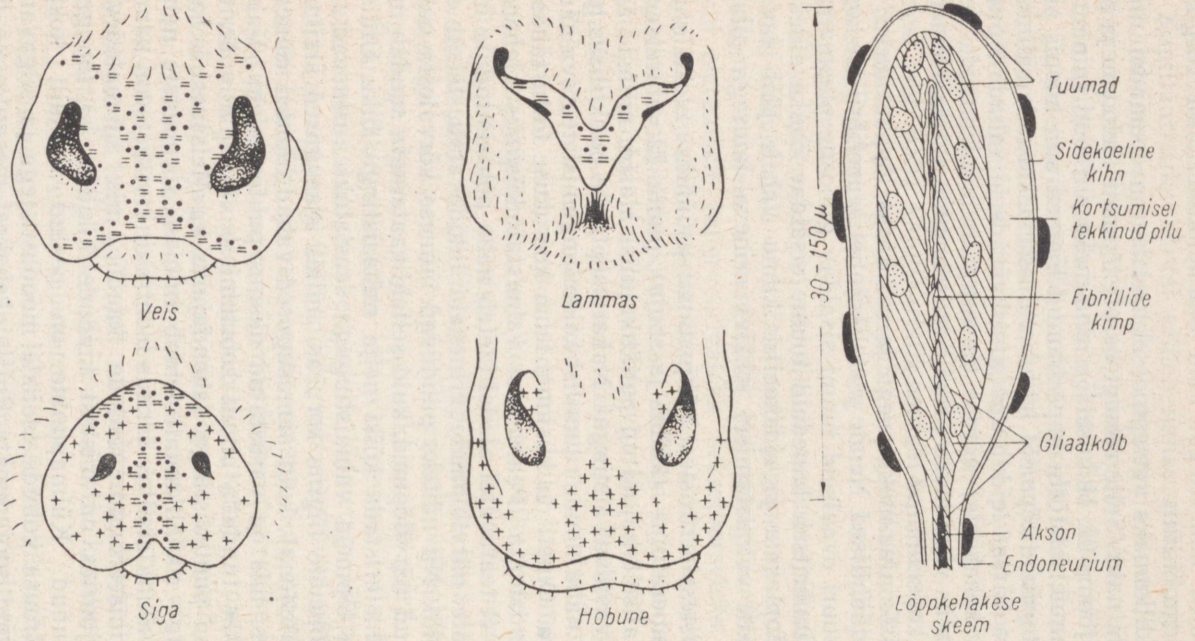
suleerunud lõpme välispinnaga paralleelseteks kihtideks. Ka siin põimuvad lõpmed naabritega, kuid anastomoseerunud võrgustikuks nad nendega ei liitu.

Üheks tundlikumaks retseptoorseks alaks on loomadel nina-moka piirkonna nahk. Selle retseptoorsete lõpmete iseloomu ja paigutust näitab joonis 97. Hobusel on nina-moka piirkond (ninamik) üleni karvastunud, mistõttu kapseldunud lõpmed siin hoopis puuduvad; retseptoorseid lõpmeid leidub vaid siinuskarvade välimises juuretupes. Sea kärsas leidub kompimiskarvade ja vabade lõpmete (ning Merkeli kehakeste) kõrval ka kapseldunud lõpmeid. Veise ja lamba karvatus nina-moka peeglis on retseptoorseteks elementideks vabad ja kapseldunud lõpmed.

Mäletsejaliste nina-moka peegli ja sea kärsa lõppkehakesed on suhteliselt ühetüübilised. Nende pintslikujulist neurofibrillide kogumikku katab suuri ovaalseid tuumi sisaldav glioosne plasmamass ning viimast ümbritseb lamedaid tuume sisaldav õhuke sidekoeline kihn. Glioplasma ja sidekoelise kihnu vahele jääb tavaliselt (preparaadi valmistamisel tekkiv) erineva laiusega pilujas ruum.

Mitmesugustest ärritustest põhjustatud psüühilise efekti alusel eristatakse temperatuuri- (külma ja sooja), puute- ja valuretseptoreid, s. o. tavaliselt hajutatud punktikujulisi alasid, millede ärritus põhjustab vastavat aistingut. Naharetseptorite punktilises levikus on püütud näha nende ruumilist kokkulangemist teatava närvilõpmete liigiga. Ometi on küsimus tema keerukuse tõttu tänaseni lõplikult lahendamata. Pearaskust valmistab küsimuse lahendamisel asjaolu, et teatavatel aladel ületab naha põhiaistingute hulk samas leiduvate närvilõpmete erinevate liikide arvu, teisal aga hoopis vastupidi. Nii näiteks puuduvad inimese kõrvalesta nahas inkapsuleerunud närvilõpmed, kuid sellele vaatamata suudab meie kõrvalesta nahk eristada kõiki nelja nahaaistingu liiki. Üldiselt peetakse vabu lõpmeid valuaistinguga seostatuks (esinevad näiteks ainsate lõpmete liigina korneas, milles igasugused ärritused tunduvad valulistena), kuid samasugused vabad lõpmed esinevad ka epidermises, mis on varustatud üksnes puutemeelega. Valulisena võib nahas tunduda ainult kooriumisse väljaulatuv ärritus. Oletatavasti on puuteaistingu vahendajaiks ka Meissneri kehakesed, mida kõige rikkalikumalt leidub inimese sõrmeotste nahas. On teada, et valuna aistitav ärritus tsentraalnärvisüsteemi kandub peente müeliniseerunud kiudude kaudu, mis spinaalnärvide dorsaalsetes juurtes on teistest kiudude liikidest ka topograafiliselt eraldunud. Külmapunkte on peetud asendilt kokkulangevateks Krause kolbide taoliste moodustistega ja sügavamal nahas asetsevaid soojapunkte Ruffini kehakesi meenutavate lõpmetega.

Lisaks põhiaistingute (ekstero-) retseptoritele eristatakse nahas (nagu kõikides teisteski organites) veel kemoretseptoreid, millede



Joonis 97. Retseptoorsete lõpmete tihenemisalad põllumajandusloomade nina-moka piirkonnas. (W a l t e r i järgi.) Merkeli kehakeste esinemine on jäetud skeemil arvestamata. = vabad sensiiblid lõpmed, · sensiiblid lõppkehakesed (millede liigiti mitteoluliselt erinevat ehitust näitab skeem joonise paremal poolel), + kompimis- (siinus-) karvad.

ärritus aga teadvusse ei jõua (aistingut ei põhjusta). Kemoretseptorite esinemist naha veresoontes on tõestatud füsioloogiliselt. Kui kehast eraldatud nahaveeni, mis kehaga ühendusse jäetakse üksnes närvikiudude kaudu, süstitakse füsioloogiliselt aktiivseid aineid (atsetüülkoliini, nikotiini jt.), siis muutub organismis südame, veresoonte ja hingamislihaste talitlus. Ringeri lahuse süstimine sellist reaktsiooni ei põhjusta. Vastandina ülalloetletud eksteroretseptoritele kuuluvad naha veresoonte kemoretseptorid interoretseptorite hulka, sest nad erutuvad sisekeskkonna (vere) koostise muutustest.

NAHA EHITUSE SESOONSED MUUTUSED

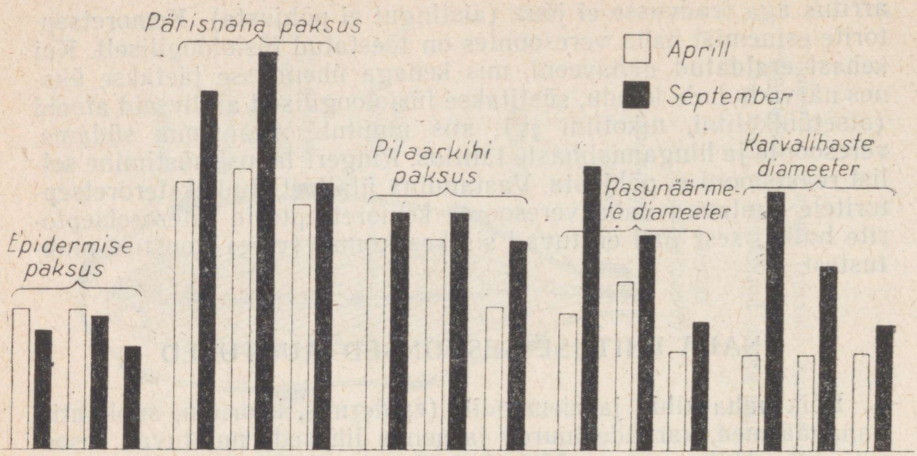
Kõik naha kihid ja elemendid (epidermis, koorium, subkuutis, nahanäärmed, karvade juured ja nende lihased) muutuvad sesooniti oma ehituses ja mõõtmeis märgatavalt. Sellised muutused osutavad naha suurele plastilisusele (kohanemisvõimele keskkonna muutunud tegurite suhtes) ja ühtlasi ka võimalusele naha ehituse suunavaks muutmiseks.

Üksikasjalikumalt on naha sesoonseid muutusi uuritud põllumajandusloomadest karakulli lambal (Leštšinskaja, 1952). Naha ehitus ja mõõtmed püsivad siin enam-vähem ühtlastena talvekuudel. Märtsis algab kooriumi 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 higinäärmete lõpposad ja rasunäärmed suurenevad. Üksikasjalikumalt näitab kõnealuseid muutusi joonis 98.

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

Veelgi reljeefsemalt toimuvad sesoonsed muutused põhjapõdral — loomal, kes elab aasta ringi looduslikes tingimustes ja pealegi geograafilistel aladel, kus keskkonnategurid (eriti temperatuuri, õhu liikumise ja õhu relatiivse niiskuse osas) erinevad vastandaastaaegadel (suvi, talv) suuremal määral kui lõunapoolsetel aladel. Põhjapõdral eristatakse sügiskuudele langevat naha atroofia perioodi, talvist ja varakevadist naha suhtelist soikeperioodi ja maist septembrini kestvat naha kõikide kihtide paksenemisega ning verevarustuse tõhustumisega kaasnevat regeneratsioniperioodi.

Huvitav on siinkohal märkida, et naha sesoonsed muutused esinevad ka looteeas. Talvel sündivate vasikate nahk on raskem



Joonis 98. Karakulli jäärade naha koostisosade sesoonsed muutused. (Popova järgi.)
Iga koostisosa tulpade rühma esimene paar kuulub tugeva, teine toore ja kolmas õrna konstitutsiooniga loomade rühmale.

suvel sündivate vasikate nahast ja tal on ka pikem ning tihedam karvkate. Sama väidetakse lambatallede naha kohta.

NAHA HISTOGENEES

Naha epidermis koos karvade ja näärmetega on ektodermaalset ja kooriumi sidekoeline osa koos alusnahaga mesenhümaalset päritolu. Ektoderm asendub algul 2—3-kihilise epiteelirakkudest koosneva kattega, mis tüüpiliseks epidermiseks ümber kujuneb alles pärast seda, kui nahaepiteeli alla ilmuvad lähemalt selgitamata päritoluga «subepidermaalsed» rakud. Hiljem järgneb mainitud rakkude rühmitumise paikades epidermise basaalsete rakkude kontsentreerumine ja seejärel nende väljakasvamine silindriliste karvaalgmetena kooriumisse. Analoogiliste, algul umbsete rakuväätidena arenevad mõni aeg hiljem epidermisest ka nahanäärmed. Lammastel ilmuvad esmased karvaalgmed teise embrüonaalkuu lõpul ja näärmete algmed kolmanda kuu keskel.

Embrüonaalset kooriumi moodustavat mesenhümaalset kude peetakse ühest küljest pärinevaks somiitide dermatoomist ehk nahaplaadist, mille rakud omavahelise seose kaotamisel siit välja rändavad ektodermi alla lootekeha kõikides osades. Teiselt poolt omistatakse aga sellist päritolu (keha ventraalseid alasid katvas nahas) üksnes nn. subepidermaalsetele rakkudele, kuna teisi kooriumis leiduvaid mesenhümaalseid elemente peetakse paiksest soma-

topleurast pärinevaiks. Primaarsete mesenhüümrakkude diferentseerudes tekivad neist esiteks liikuvad, väheste jätketega varustunud, troofilise ülesandega histiotsüüdid ja teiseks suhteliselt vähe liikuvad käävjad rakud — fibroblastid, milledest või millede vahendusel tekivad kooriumi kiulised struktuurid. Oluline on märkida, et naha pilaarses ja retikulaarses kihis juba nende esmase diferentseerumise ajal kajastub rakkude paigutuses see ilme, mis on omane nimetatud kihtide struktuurile täiskasvanud loomal: käävjad rakud paiknevad isekeskis paralleelselt (horisontaalselt) sea loote kõhunahas, kuid moodustavad rombjaid figuure loote seljal. Analoogiline paigutus on juba tekkemomendist peale ka kollageensetel kimpudel.

Karvafolliikulid tekivad kõik juba looteeas. Sünnijärgselt nende arv enam ei suurene.

Primaarsete folliikulite algmed ilmuvad lambalootel 50—70-päevases eas ja sekundaarsete folliikulite rühmad 20—30 päeva hiljem. Karva areng alates tema algme ilmumisest kuni karva väljumiseni naha pinnale kestab 30—40 päeva. Sünniajaks on lambal kõik primaarsed folliikulid varustatud karvaga, kuid sekundaarsetest folliikulitest sisaldab samal ajal naha pinnale ulatuvaid karvu ainult osa. Villkarvade moodustamine sekundaarsete folliikulite poolt kujuneb lambal lõplikult välja alles 4—8 sünnijärgse nädala jooksul, kusjuures ainult umbes $^3/_4$ folliikulitest muutub aktiivseks, karva moodustavaks.

On selgunud, et tiinete uttede nõrk toitumine tekkivate karvanääpsude arvu ei vähenda; küll aga väheneb sel puhul poeginud ute piimahulk ja selle tagajärjel ka aktiivseks kujunevate karvafolliikulite arv (villkatte tihedus).

Naha regeneratsioon. Nahal tervikuna kui ka tema üksikutel kihtidel (epidermisel ja kooriumil) on hästi arenenud regeneratsioonivõime. Kui epidermis kõrvaldub või vigastub nii, et tema kooriumipapillide vahel asetsevad alad tervetena säilivad, siis toimub paranemine säilinud epidermiserakkude arvel kiiresti. Epidermise täieliku kõrvaldamise või hävitamise puhul kattub koorium epidermisega haava servadelt algava tsentripetaalse kasvu teel. Nahahaavade piirkonda kasvavad uued karvad ainult siis, kui karvafolliikulite sügavamad osad on säilinud vigastamata. Rotil ja küülikul on karvade teatavamääralist taastumist tähelda-tud ka karvanääpsude täieliku kõrvaldamise korral.

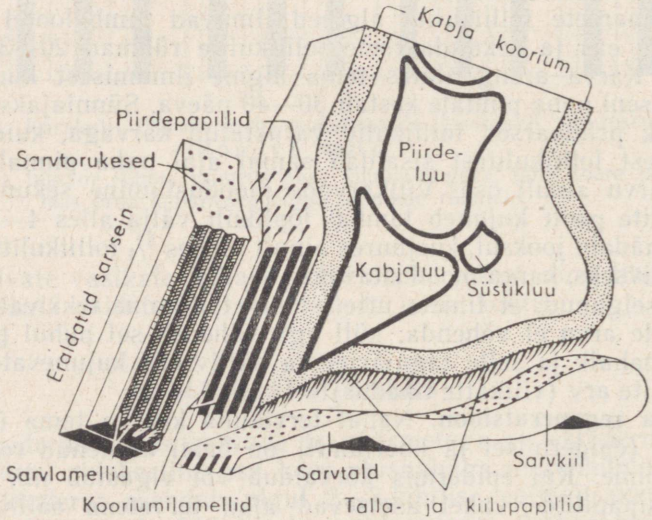
Nahk talub kergesti transplanteerimist ühelt kehaosalt teisele (autotransplantatsioon). Indiviididevaheline (homo-) transplantatsioon seevastu õnnestub harva. Transplantatsiooni puhul säilib siirdistutatava nahatüki ehituslik spetsiifilisus, vaatamata uue ümbruse ehituslikule erinevusele. Nii püsib tallanaha paks epidermis ka rindkerepiirkonnas. Samuti püsib korneaalepiteel õhukesena ja transparentsena nahapiirkonnas. Ka närvilõpmed taastuvad sellistena, nagu nad varem esinesid transplanteeritud naha-

tükis, vaatamata sellele, et siirdealasse hoopis uued närvid sisse kasvavad.

Naha elusäilivus väljaspool organismi on pikk. Nii on küüliku äralõigatud kõrvalesta nahk, mida säilitati 56 päeva madalas temperatuuris, sama looma teisele kõrvale transplanteerimisel püsivalt kohale kasvanud.

NAHA SARVMOODUSTISED

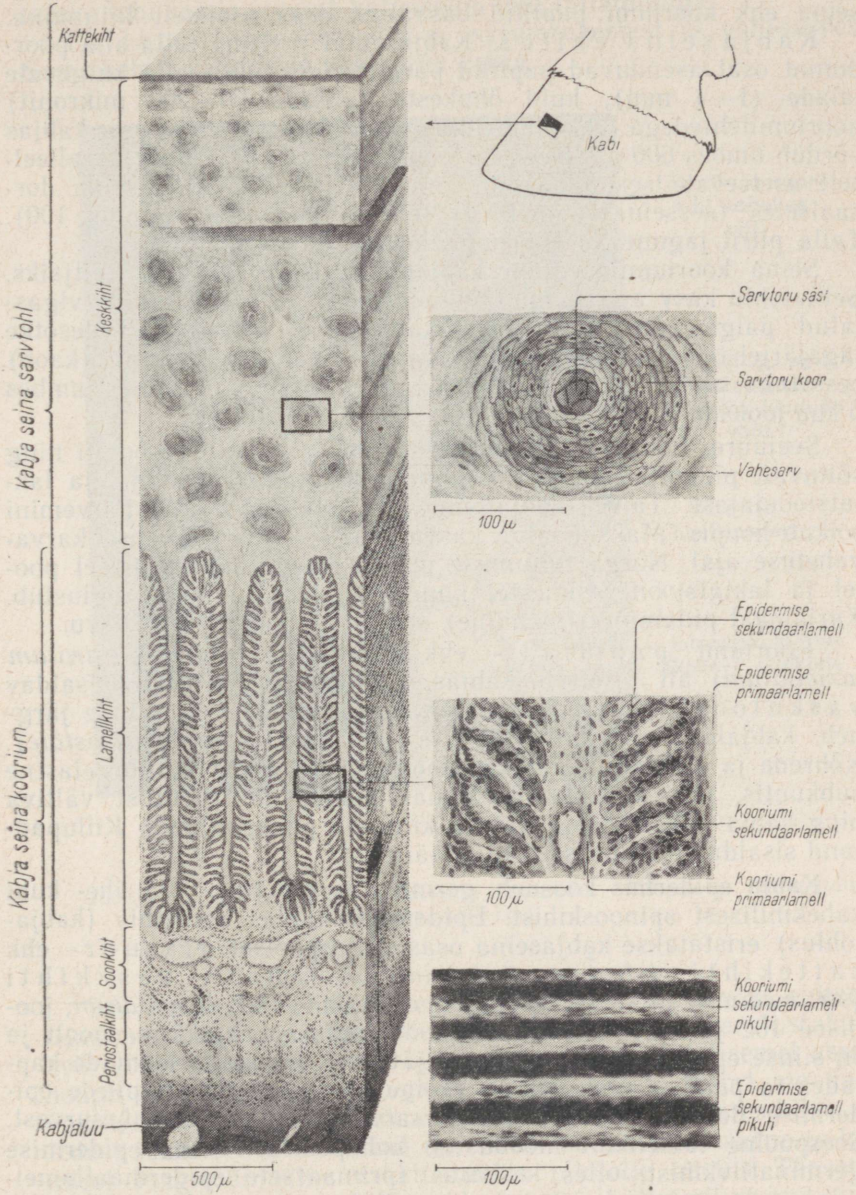
Kabjad *(ungulae)*. Kabjaks nimetatakse sarvtohluga kaetud jäseme lõpposa. Kapja kattev nahk erineb tavalisest nahast peamiselt kolme iseärasuse poolest: 1) kooriumi papillaarkeha tuge-



Joonis 99. Hobuse kabja ehituse skeem.

vuse ja karakteerse ehitusega, 2) epidermise sarvkihi väga suure (kohati 1 cm-ni ulatuva) paksusega ning peamiselt tubulaarse ehitusega ja 3) asjaoluga, et sarvkate seinaosas ei teki mitte kohapeal (siin tekkiv substantsi kadu ei parane täitumisega), vaid piirdest välja kasvades.

Välja arvatud kabjasein ja selle talla alla pöördunud osa, on kabja koorium kõikjal kaetud makroskoopiliselt eristatavate niitjate või hatukujuliste papillidega (joonis 99). Papillid on kõige pikemad piirde ringmõhna kohal (4—6 mm). Lühemad on nad kabjatallal ja hoopis lühikesed nahkäärisel; samuti lühemad on nad piirde üleminekul seina kooriumiks. Viimati mainitud paigas aset-



Joonis 100. Hobuse kabjaseina histoloogiline ehitus. (O r i g.)

sevad papillid sageli reastikku. Kabjatallal esinevad kabja nahkseina ehk kooriumi papillid basaalses osas osaliselt liitunuina.

Kabjaseina ehitus. Kabjaseinal ja tema talla alla pöördunud osal asenduvad papillid paralleelsete, ülalt alla kulgevate laiade (1—4 mm), kuid õhukeste (paksus 50—200 mikronit) kooriumilehtedega ehk lamellidega, millede arv hobuse kabjas võrdub umbes 600-ga. Need on omakorda samuti kaetud paralleelselt asetsevate sekundaarsete lamellidega, mida kabjaseina dorsaalsetes (eesseina) lamellides leidub 100 ümber (joonis 100). Talla piiril jagunevad kooriumilehed papillideks.

Seina kooriumilehed on kabjatohlu fikseerijaiks ja toitjaiks. Seinatohlu kasv aga toimub kabjapiirdes, mis nähtub tohlu vigastatud paiga edasinihkumisest kandeserva suunas. Piirdesõtke tagajärjel tekkinud kabjatohlu vigastus jõuab kandeservale (kaob) eesseinas umbes 12, külgseinas umbes 9 ja päkaseinas umbes 6 kuu jooksul.

Seejuures hobuse kabjatohlu seina kasv muutub sesooniti ning sõltuvalt pidamis- ja söötmistingimustest, aga ka tiinus- ja laktatsiooniajast. Talvel kabjatohlu kasv aeglustub või harvemini soikub hoopis. Maksimaalne kasvu kiirus esineb kevadise karvavahetuse ajal. Nõrga toitumuse puhul, samuti tiinuse teisel poolel ja laktatsiooni esimestel kuudel kabjatohlu kasv aeglustub. Karjamaal pidamine (liikumine) soodustab kabjatohlu kasvu.

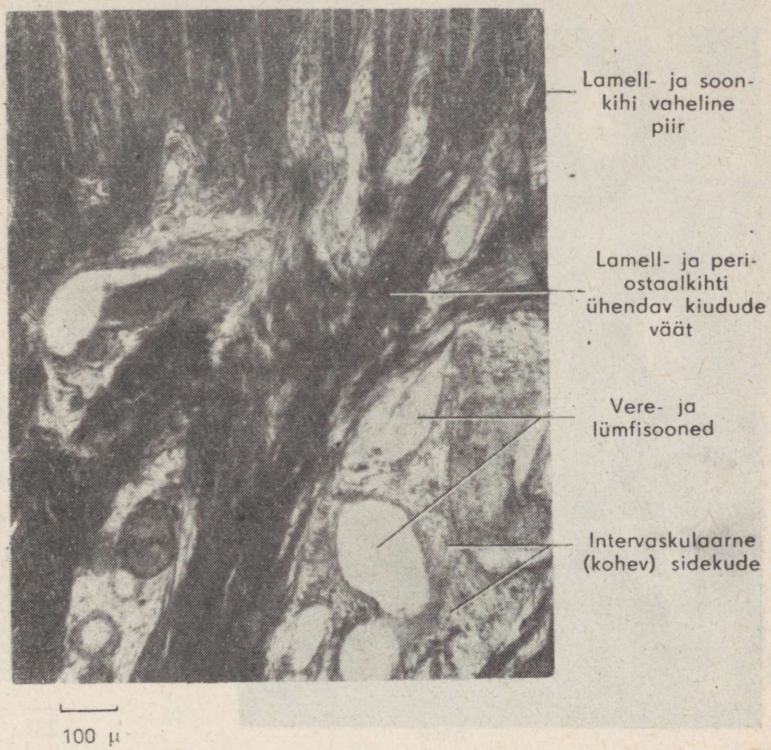
Kooriumi papillaar- ehk lamellaarkihi (*stratum lamellatum*) all asetseb kabjas suuremaid veresooni sisaldav vaskulooskiht (*str. vasculosum*; joonis 101) ja sellele järgneb kabjaluule siirduv periostaalkiht (*str. periostale*). Kõhrede ja kõõluste kohal asetseb naha all tihedakiuline elastne subkuutis, mis süstikluupiirkonnas moodustab põrutust vältiva ning kabja päkaseinu laiendava kiilu- ja päkapadjandi. Kiilupadjand sisaldab tubuloosseid kiilunäärmeid.

Kabja epidermis koosneb germinatiivsest (idu-) ja ühe- kuni kahekihilisest spinooskihist. Epidermist katvas sarvkihis (kabjatohlus) eristatakse kabjaseina osas väljaspoolset glasuur- ehk kattekihti (*stratum tectorium*), vahepealset keskkihti (*str. medium*) ja seespoolset lamellkihti (*str. lamellatum*; joonised 102 ja 103). Kattekiht moodustatakse kabjaäärise poolt ja on siinse epidermise sarvestunud jätkeks; vanemate loomade kabjades ta puudub. Vahepealne (kõige paksem) kiht on piirde epidermise derivaat, mis koosneb sarvtorukestest ja vahesarvest. Seespoolne lamellkiht moodustub kohapealsest seina epidermise germinatiivkihist, olles keskosas (primaarsete epidermaallamellidena) sarvestunud, sekundaarlamellide osas aga koosnedes elusatest epiteelirakkudest.

Kandeserva kohal, kus kooriumilehed lõpevad, on sarvlamellide vahed täidetud toruja sarvega. Viimane on lehekesi asendavate

papillide epidermaalne produkt. Sellise *valgeviiruks* nimetatava kihi kaudu seostub kabjaseina tohl tallatohluga.

Tallatohl koosneb üksnes sarvtorukestest ja vahesarvest. Sama kehtib ka kiilu ja päkatohlu kohta.

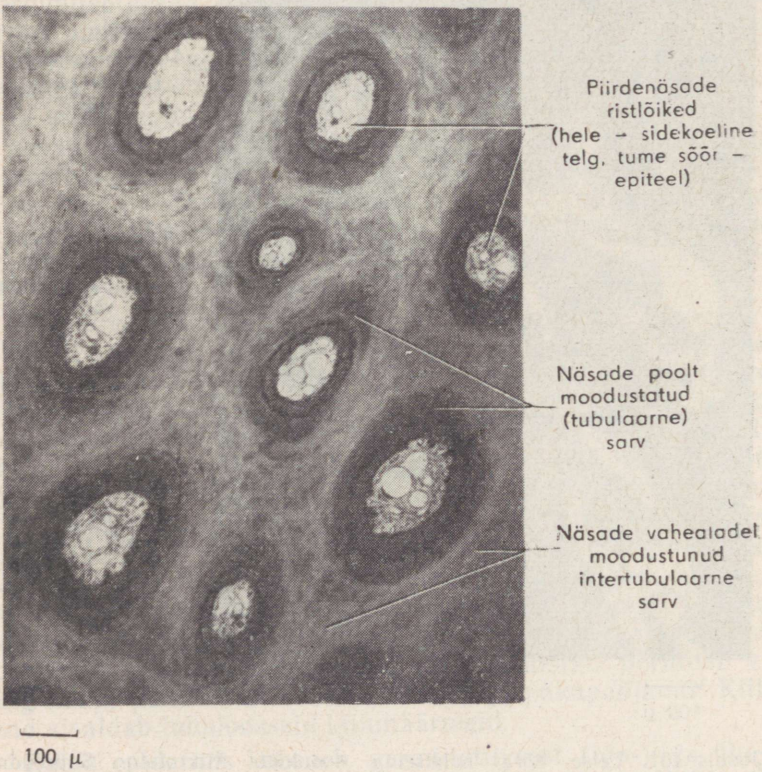


Joonis 101. Veise sõra nahkseina soonkiht. Mikrofoto. Suurendus. 75 korda. (*Orig.*)

Sarvtorukestes eristatakse papillide tipul asetsevast epiteelist tekkinud *säsi*, mis koosneb õrnadest kortsunud sarvliistakutest (võrreldav linnusule roodu südamikuga) või mille asemel asetseb hoopis tühi ruum, ja väljaspoolsest *koorest*. Koort moodustavad sarvestunud rakud paiknevad kolmes kontsentrilises kihis, milledest sisemisel ja välimisel on enam-vähem tsirkulaarne ja keskmisel longitudinaalne rakkliistakute pikitelje asetus. Täpsemalt öeldes paiknevad sarvrakud torukese koores viltu, nii et nad kujundavad väätidena toru ümbritsevaid spiraale, mis on järsu tõusuga keskmises ja lameda asetusega äärmistes kihtides. Kandejõud on suurem sellisel sarvel, mida moodustavad paksu keskkihiga

torukesed. Vahesarv on interpapillaarselt paikneva epiteeli derivaat.

Hobuse kabi on jäseme distaalse osa kaitsjaks, kuid samal ajal on ta (eriti eesjäsemeis) looma oluliseks kompimisorganiks.

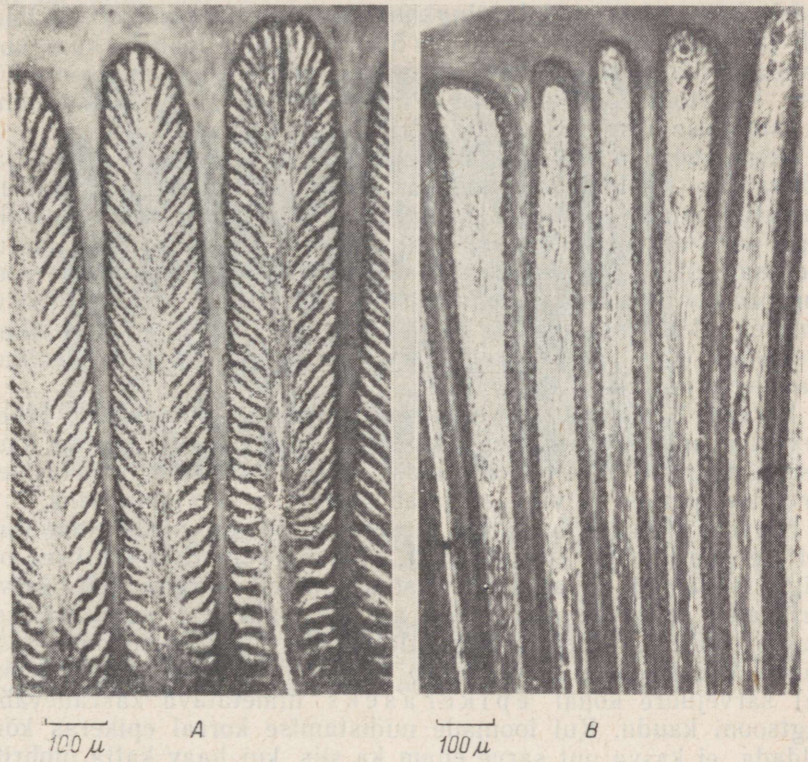


Joonis 102. Hobuse kabja sarvseina ristlõige piirde naabrusest. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)

Sõrad (*ungulae*). Mäletsejaliste ja sea sõrgadel on printsiibilt hobuse kapjadega sarnane ehitus. Sarvtohlu seina keskkihi kasvatajaks on ka siin (veisel kuni sõra seina poole kõrguseni alla küündiv) piire, mille koorium on kaetud madalatelt liistudelt algavate ja allapoole suunduvate lühikeste (0,2—0,3 mm) papillidega. Päkkadel kasvab papillide pikkus (kuni 1,5 mm) ja nad esinevad sageli isekeskis liitunuina (liitpapillid).

Sõra seina kohal on koorium kaetud tugevaid veene sisaldavate paralleelsete lamellidega, milledel puuduvad sekundaarlehed (joonis 103) ja mis kandeserva kohal väheses ulatuses pöörduvad talla

alla, kandes siin endi serval 5—15 papilli. Arenenumatena esinevad kooriumi ja epidermise (sõratohlu) lamellid seina allosas. Lamellide arv veise sõral on 1000—1500, lambal 520—570 ja seal umbes 400.



Joonis 103. Hobuse kabja seina (*A*) ja veise sõra seina (*B*) lamellkihi ristlõiked. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)
Jooniste ülaserval asetseb katte- ja lamellkihi piir. Veisel (nagu lambal ja sealgi) sekundaarsed lamellid puuduvad.

Sõra tohl koosneb seinaosas väljaspoolsest, sõraäärisest kasvanud homogeensest kattekihist, torujast keskkihist ja seespoolsest lamellkihist, mis sarvestumata epidermiserakkude kaudu seostub kooriumilehtedega.

Talla- ja päkaosas on sarvkattel torujas ehitus. Taga- ehk lisasõrad on analoogilise ehitusega. Päkapadjand on elastne ja rasvkoerikas kiudjas moodustis.

Lambal esinev sõrgadevaheline kanal on rasu- ja higinäärmete poolest rikas nahasopis. Siinsed higinäärmed on lõpposades harg-

nenud, moodustavad tugevasti väändudes päsmakesi ja nende epiteel koosneb kuup- või silinderrakkudest. Kanali näärmed valmistavad vee- ja rasvaderikast nõret, mis pehmendab nahka ja väldib sõrgadevahelise naha hõõrdumist.

Küünised (*unguiculae*). Piirde koorium algab volaarselt ja külgedelt kitsa ning madala ringkühmuna, kuid dorsaalselt ta laieneb ja ulatub nokjalt seljamõhna näol ettepoole kuni kolmanda varbaluu tipuni. Seljamõhn koos piirde kooriumiga on küünise seinatohlu kasvatajaks. Piirde koorium koos seljamõhna proksimaalse osaga on kaetud nõrkade papillidega.

Seina koorium asetseb küüniseluu külgedel, mõlemal pool seljamõhna. Ta sisaldab seljamõhna naabruses väikesi apikaalselt suunatud papille ja nendest kaugemal rudimentaarseid, seljamõhnaga paralleelselt kulgevaid lehti. Talla kooriumi papillid ulatuvad osaliselt ka küünise dorsaalsele ja külgpinnale. Küünise kooriumi kattev epidermis moodustab tiheda ehitusega sarvkihi (sarvtohlu ehk -küünise), mis on kõige paksem seljamõhna kohal. Oma allservaga ulatub ta allapoole sarvtalda. Talla epidermis sisaldab granuloos- ja läikekihti.

Sarved (*cornua*). Sarve toese moodustab otsmikuluu õõnes sarvjätke, mis võrdselt kolju-urgetega on seestpoolt kaetud õhukese, hingamisteedele omase limaskestaga. Väljastpoolt ümbritseb sarvjätket periost ja viimast katab omakorda sarvtohlu nahk.

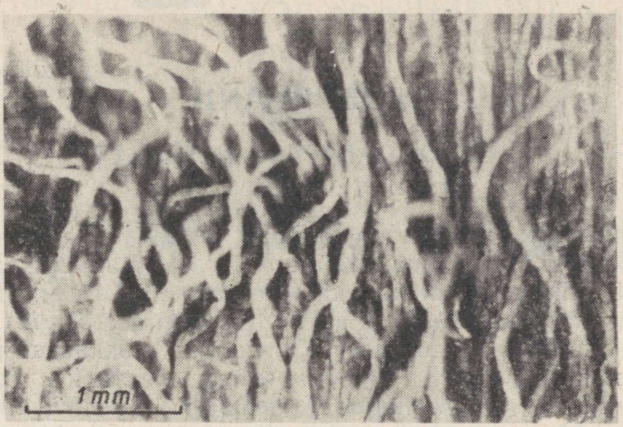
Sarvede koorium on üleni kaetud sarvetipu poole suunatud niitjate papillidega (joonis 104), mis sarvejuure naabruses on kõige suuremad ja algavad liistukujulistelt kõrgenditelt. Sarve pärisnaha ja sarvetohlu vahel asetseb vähestest rakukihtidest koosnev epiteel, millel on kogu ulatuses sarvetohlu moodustamise võime. Mainitud epidermis lõpeb (läheb tavaliseks epidermiseks üle) sarvejuure kohal epikeraseks nimetatava karvadevaba ringtsooni kaudu. Kui loomade nudistamise korral epikeras kõrvaldada, ei kasva uut sarve enam ka siis, kui haav katta ümbritseva nahaga. Et sarv kasvab kõikide papillide kohal, siis muutub sarvetohl tipu suunas kord-korralt paksemaks. Kabja- või sõraseinaga võrreldav steriilne (tohlu mittemoodustav) ala sarves puudub.

Sarvetohlu struktuur on torujas. Sarvtorude vahel leidub lambal ja kitsel rikkalikult, veisel vähemal määral intertubulaarset sarve. Sarvtorukesed on seest väljapoole lamestunud; pindmistel neist puudub säsi.

Põllumajandusloomadel kasvavad sarved pidevalt ja nooreas mõnevõrra intensiivsemalt. Sarvetohlu kaotamisel asendub see püsima jäänud epidermisest uuesti, kuigi kooriumipapillide vigastumise tõttu defektsena. Pügalate teket põhjustab sarve kasvu kiiruse langus tiinuse ja laktatsiooni ajal.

Kaitsevahenditena on sarved oma tähtsuse põllumajandusloomadel kaotanud ja nendega võivad loomad üksteist vigastada. See-

pärast tõkestatakse nende arengut noorloomal (2—6-nädalastel vasikatel) sarvealgmete operatiivse kõrvaldamise, söövitamise või põletamise teel, enne kui nad on kokku kasvanud areneva luulise sarvjätkega. Nahasisese sarvealgme hävimise korral lakkab ka luulise sarvjätke kasv.



Joonis 104. Lehma sarve kooriumi papillid sarve keskkohalt. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

Naastud. Hobuse jäsemete sisepinnal esinevad karvatud naastud moodustuvad kõrgete lihtpapillidega kaetud kooriumist ja tugevat toruja ehitusega sarvkihti omavast epidermisest.

SEEDEORGANID

SEEDEORGANITEST ÜLDISELT

Seedeaparaat moodustub toidu vastuvõtuks, seedimiseks, resorptsiooniks ja seedimata toiduosade väljutamiseks ühinenud organitest, mis on jaotatavad kahte ossa: seedekanal[1] (*canalis alimentarius*) ja lisaorganid (*organa accessoria*).

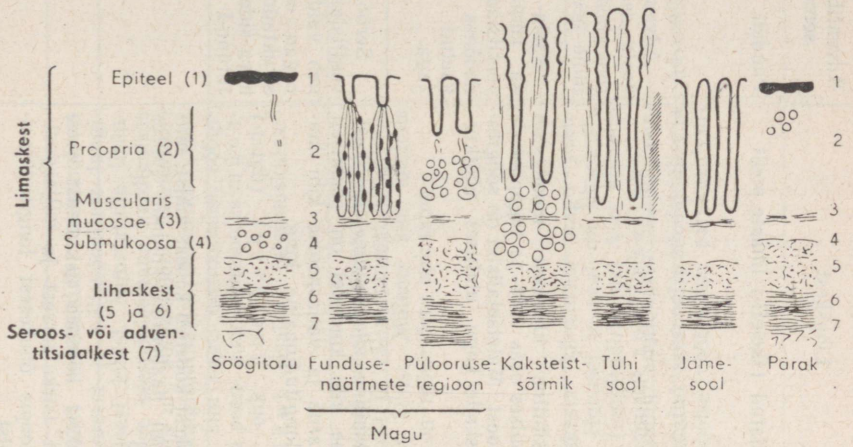
Seedekanal ulatub toruja organina mokkadest pärakuni, jagunedes suuõõneks (*cavum oris*), neeluks (*pharynx*), söögitoruks (*oesophagus*), maoks (*ventriculus*) ning peen- ja jämesooleks (*intestinum tenue* ja *int. crassum*). Mäletsejalistel asetsevad söögitoru ja pärismao ehk libediku (*abomasus*) vahel vatsast (*rumen*), võrkmikust (*reticulum*) ja kiidekast (*omasus*) moodustunud eesmaod (*proventriculi*).

Aktsessoorsed organid lisanduvad seedekanalile kahes kohas: peas keele (*lingua*), hammaste (*dentes*) ja suurte (seinaväliste ehk ekstramuraalsete) paariliste süljenäärmete — parootise (*glandula parotis*), submandibulaar- ja sublingvaalnäärmete (*glandula submandibularis* ja *gl. sublingualis*) näol ning kõhuõõnes peensoole algusosast looteeas arenenud ja kaksteistsõrmikuga juhade kaudu seostuvate näärmete — maksa (*hepar*) ja pankrease (*pancreas*) kujul.

Seedekanali sein on peaaegu kogu ulatuses kolmekestaline. Seestpoolt on ta kaetud kas kutaanse (suuõõs, faarünksi oraalne ja larüngeaalne osa, söögitoru, eesmaod ja hobuse ning sea mao proventrikulaarne osa) või pärislimaskestaga (*tunica mucosa*). Söögitoruga alates lisandub sellele keskmise kestana kahekihiline lihaskest (*tunica muscularis*), mida väljastpoolt katab kas serooskest (*tunica serosa*) või kohevakiuline adventitsiaalkest (*tunica adventitia*). Serooskest asendab adventitsiaalkesta seedekanali osades, mis paiknevad kas

[1] Seedekanali mõistet kasutame siin ehitusprintsiibi hõlpsama iseloomustamise mõttes laiemas tähenduses, suuõõnt ja neelu kaasa arvates. Täpsemalt võttes algab seedekanal vaid ösofaagusega.

rinna- või kõhuõõnes, s. o. alates loomadel söögitoru rinnaosaga ja lõpetades pärasoole intraperitoneaalse algusosaga (joonis 105). Aktsessoorsetel organitel sellist ühtlast ehitust ei ole.



Joonis 105. Seedekanali histoloogilise ehituse skeem. (Policard'i järg.)

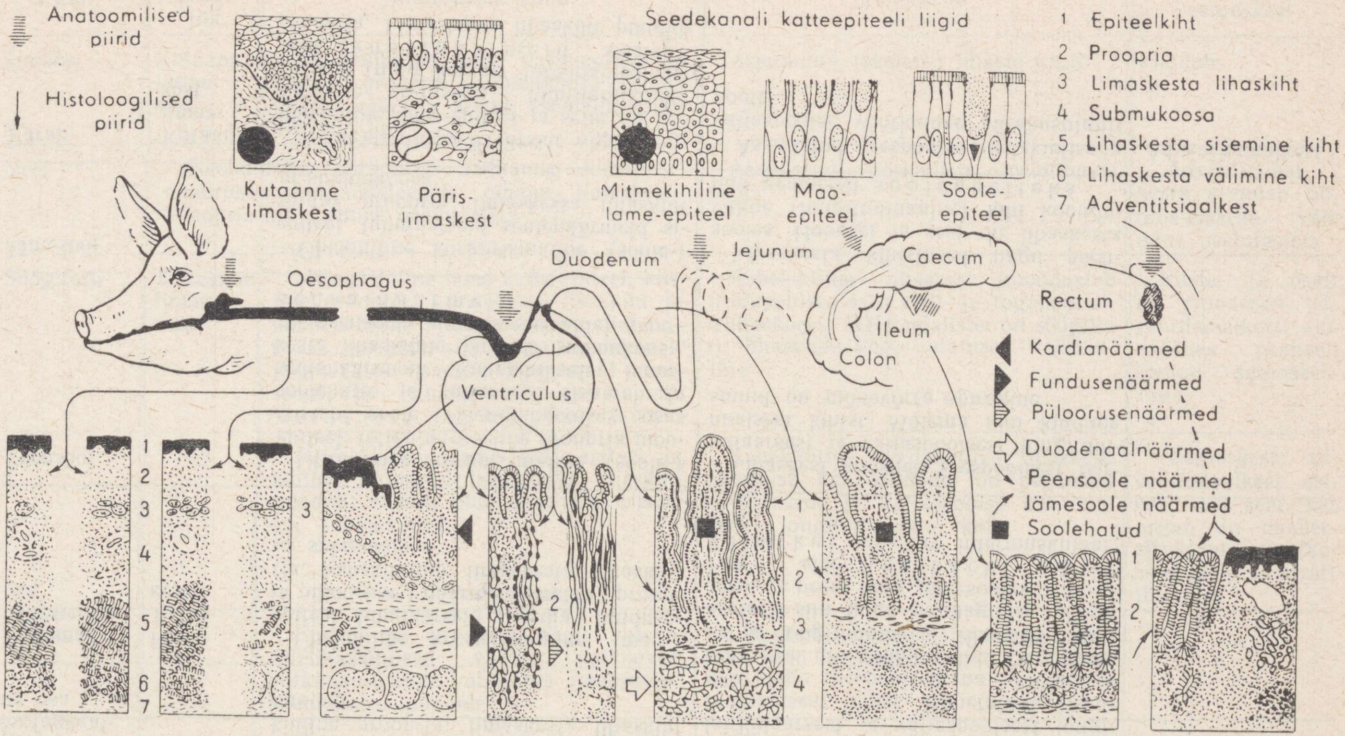
Seedekanali struktuurilised erinevused ei ühti alati anatoomiliste jaotustega. Nii näiteks erineb söögitoru proksimaalne osa distaalsest osast lihaskesta moodustava lihaskoe liigi poolest: söögitoru algusosas moodustub lihaskest vöötlihaskoest, maopoolses osas aga asendub ta siledakiulise lihaskestaga. Seal sisaldab söögitoru algusosa rikkalikult limanäärmeid, kuid söögitoru maopoolses kolmandikus nad peaaegu puuduvad. Hobuse ja sea maos on limaskesta ehituse alusel eristatavad neli ala, sooles seevastu pole peen- ja jämesoole alaosade anatoomiliselt eristatavad piirid histoloogiliselt ehk mikroanatoomiliselt üldse määratavad (joonis 106). Eriti kaugeleulatuva ehitusliku sarnasusega on seedekanali eri osades lihas- ja serooskest.

Esitatud asjaolude põhjal oleks seedekanali histoloogilises kirjelduses, kui see toimuks makroanatoomiliselt jaotatavate osade kaupa, palju kordamist. Seepärast väljume siinses töös seedekanali mikroehituse iseloomustamisel tema seina moodustavate kestade kirjeldusest ja andmed seedekanali teatava (anatoomilise) alaosa seina koguehituse kohta esitame vaid tabeli ja jooniste varal. Viimast tutvustamisviisi täiendab vastavate preparaatide vaatlus laboratoorsetel harjutustel. Järelikult püüame seedekanali kirjelduses rakendada sama käsitlusviisi, mida seniajani on tarvitatud soonte ja (mõnel puhul ka) kuseteede histoloogilisel iseloomustamisel. Nii vaatleme järgnevas kirjelduses algul seedekanali limaskesta tema reljeefi ja kihtide alusel, seejärel lihas- ja seroos-

Andmeid seedekanali seina histoloogilisest ehitusest

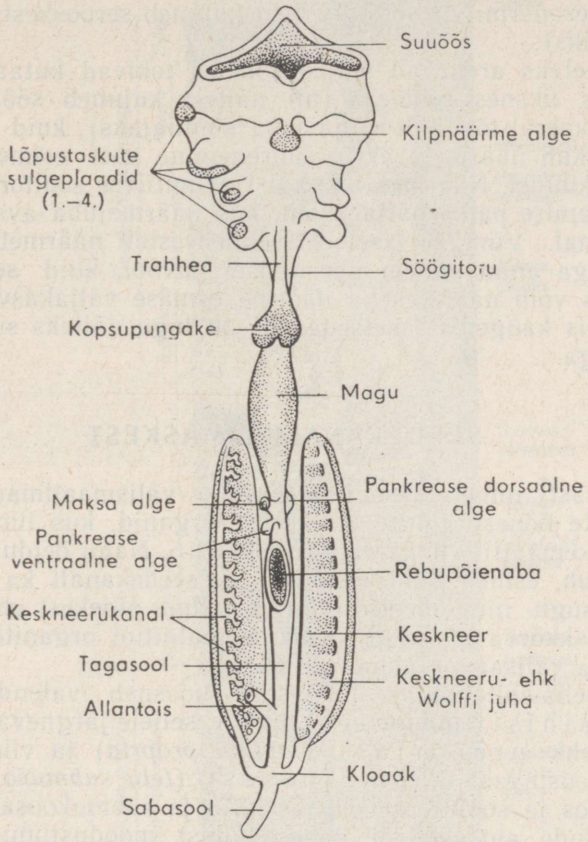
Organ	Limaskesta liik	Limaskesta kihid	Lihaskest	Adventitsiaal- või serooskest
Suuõõs	Kutaanne limaskest	Mitmekihiline lame katte-epiteel ja kiuline proopria; submukoosa esineb üksnes vähestes alades (suuõõne esiku võlvides jm.)	Asendatud (skeleti-) lihaste poolt	Puudub
Neel	Neelamistee piirkonnas kutaanne, koaanide naabruses hingamisteedele omane limaskest. Proopria all sisemine neelufastsia		Asendatud vöötkiuliste neelulihaste poolt	Adventitsiaalkesta asendab fibroos-elastne välimine neelufastsia
Söögitoru	Kutaanne limaskest	Mitmekihiline lame katte-epiteel, kiuline proopria. Limaskesta lihaskiht ja kohevakiuline submukoosa. Submukoosa sisaldab siin nagu seedekanali järgnevates osadeski suuremaid veresooni ja submukoosset ehk Meissneri (närvi-) põimikut	Kahekihiline lihaskest moodustub neelupoolses osas vöödt- ja tagapool silelihaskoest. Mäletsejalistel on söögitoru lihaskude kogu ulatuses vöötkiuline	Kaela- ja osalt ka rinnaosas adventitsiaalkest; rinnaõõnes osaliselt kaetud serooskestaga
Vats	„	Mitmekihiline lame katte-epiteel ja kiuline proopria; limaskesta lihaskiht puudub; samuti puudub selgesti eristatav submukoosa	Kahekihiline siledakiuline lihaskest. Seesmise kihi kiududel on peamiselt tsirkulaarne ja väljaspoolse kihi kiududel longitudinaalne kulg	Serooskest; adventitsiaalkest esineb vaid seal, kus organ on naaberstruktuuridega (koheva sidekoe varal) liitunud
Võrkmik	„	Epiteel ja proopria nagu vatsas. Silelihaskiulised väädid paiknevad võrkmikuliistude vabaserva naabruses; submukoosa puudub	Lihaskest koosneb kahest kihist, millede kiud naaberkihi kiudude suhtes ristuvad	„
Kiidekas	„	Epiteel ja proopria nagu vatsas. Limaskesta lihaskiht esineb pidevana. Kiidekalehtede sisse ulatub õhukese plaadina ka lihaskest; submukoosa esineb	Lihaskest koosneb paksemast seespoolsest tsirkulaarsest ja väljaspoolsest, hoopis õhukesest longitudinaalsest kihist	„

Pärismao ösofageaalne osa	„	Mitmekihiline lame katte-epiteel ja kiuline proopria; limaskesta lihaskiht puudub	Lihaskest moodustub seespoolsest tsirkulaarsest ja väljaspoolsest longitudinaalsest kihist. Nimetatuile lisandub kõige seespoolsemana kardiaalses umbsopis nn. põikkiudkiht. Tsirkulaarse ja longitudinaalse lihaskihi vahel asetseb siin nagu eesmagudes, söögitorus ja peen- ning jämesooles müenteer- ehk Auerbachi (närvi-) põimikut sisaldav intermuskulaarkiht	„
Pärismao näärmeline osa	Pärislimaskest	Ühekihiline kõrgprismaline (mao-) epiteel, tubulaarseid (kardia-, funduse- ja pülooruse-) näärmeid sisaldav proopria, kahekihiline limaskesta lihaskiht ja submukoosa		
Peensool	„	Ühekihiline kõrgprismaline (soole-) epiteel; retikulaarkoeline proopria moodustab soole valendikupoolses osas soolehatte ja väljaspool sisaldab ta soolenäärmeid. Kahekihilisele limaskesta lihaskihile järgneb submukoosa, mis peensoole algusosas sisaldab duodenaalnäärmeid	Lihaskest koosneb seespoolsest tsirkulaarsest ja väljaspoolsest longitudinaalsest kihist. Mõlema kihi kiudude suund on mõnevõrra spiraalne	„
Jämesool	„	Ühekihiline kõrgprismaline (soole-) epiteel, tubulaarseid soolenäärmeid sisaldav proopria, limaskesta lihaskiht ja submukoosa	Lihaskesta kihistused nagu peensooles. Hobusel ja seal on lihaskesta väline (longitudinaalne) kiht koondunud peamiselt soolepaelteks	„
Pärak	Kutaanne limaskest	Anorektaaljoonelt järsku algav mitmekihiline lame-epiteel ja selle all fibrillaarse ehitusega, lümfifolliikuleid ja seal (ning koeral) tubuloalveolaarseid anaalnäärmeid sisaldav proopria. Limaskesta lihaskiht puudub	Asendatud seespoolse siledakiulise ja väljaspoolse vöötkiulise pärakusulguri poolt	Adventitsiaalkest



Joonis 106. Sea seedekanali allosade histoloogilise ehituse erinevusi. (Orig.)

või adventitsiaalkesta. Aktsessoorseid organeid (hambaid, maksa) seevastu iseloomustame nende erineva ehituse tõttu üksteisest eraldi.



Joonis 107. Primitiivne (embrüonaalne) seedekanal, tema derivaadid ja naaberorganid.

Seedeorganite areng. Kõik seedeorganid arenevad primitiivsest sooltorust (joonis 107), mille sein moodustub seespoolsest (suu- ja pärakusopise osas ektodermaalsest, mujal aga entodermaalsest) epiteelist, vahepealsest mesenhüümkihist ja (tsöloomi piirkonnas) väljaspoolsest mesodermi vistseraallehest.

Primitiivse sooltoru epiteelist arenevad seedekanali limaskesta epiteelkihi kõrval kõik seinasisesed ja seinavälised (intra- ja ekstramuraalsed) seedenäärmed, hammaste emailkate kui ka üksikud endokriinorganid (türeoidea, paratüreoidnäärmed ja tüümus

neelupiirkonna epiteelist, hüpofüüsi eessagar suusopise ehk stomadeumi dorsaalse seina epiteelist ja pankreasesaared kõhunäärme atsinoosse koega ühisest algmest. Seedekanali seina sidekoelised elemendid koos lihaskestaga on mesenhüümi derivaatideks ja mesodermi vistseraalne leht kujuneb serooskesta epiteeliks (mesoteeliks).

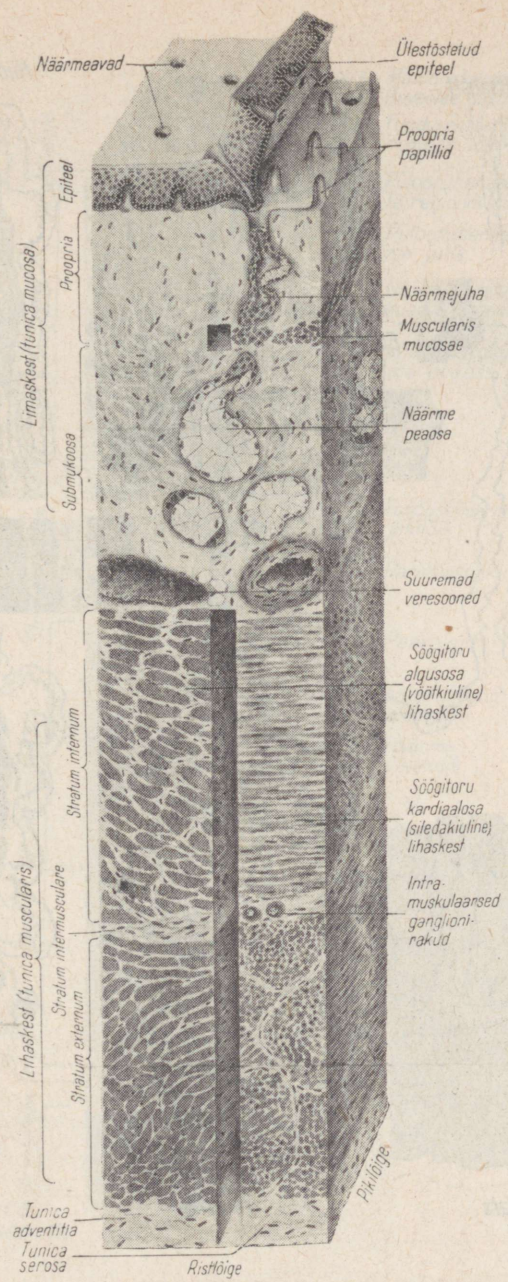
Näärmeteks arenevad epiteelisopised tekivad kutaanse limaskesta osas üksnes looteeas (nii näiteks kujuneb söögitorunäärmete arv koeral lõplikult välja juba sünniajaks), kuid pärislimaskestas jätkub näärmete arvu suurenemine veel esimestel sünnijärgsetel kuudel. Näärmete kunagist primitiivse sooltoru epiteelist väljakasvamise paika näitab koht, kus näärmejuha avaneb limaskesta pinnal. Viimane asetseb seinasisestel näärmetel näärmelõpposadega enam-vähem ühesugusel nivool, kuid seinavälistes näärmetes võib näärmekeha näärme esmase väljakasvamise paigast hoopis kaugemal asetseda; nii on lugu näiteks suurte süljenäärmetega.

SEEDEKANALI LIMASKEST

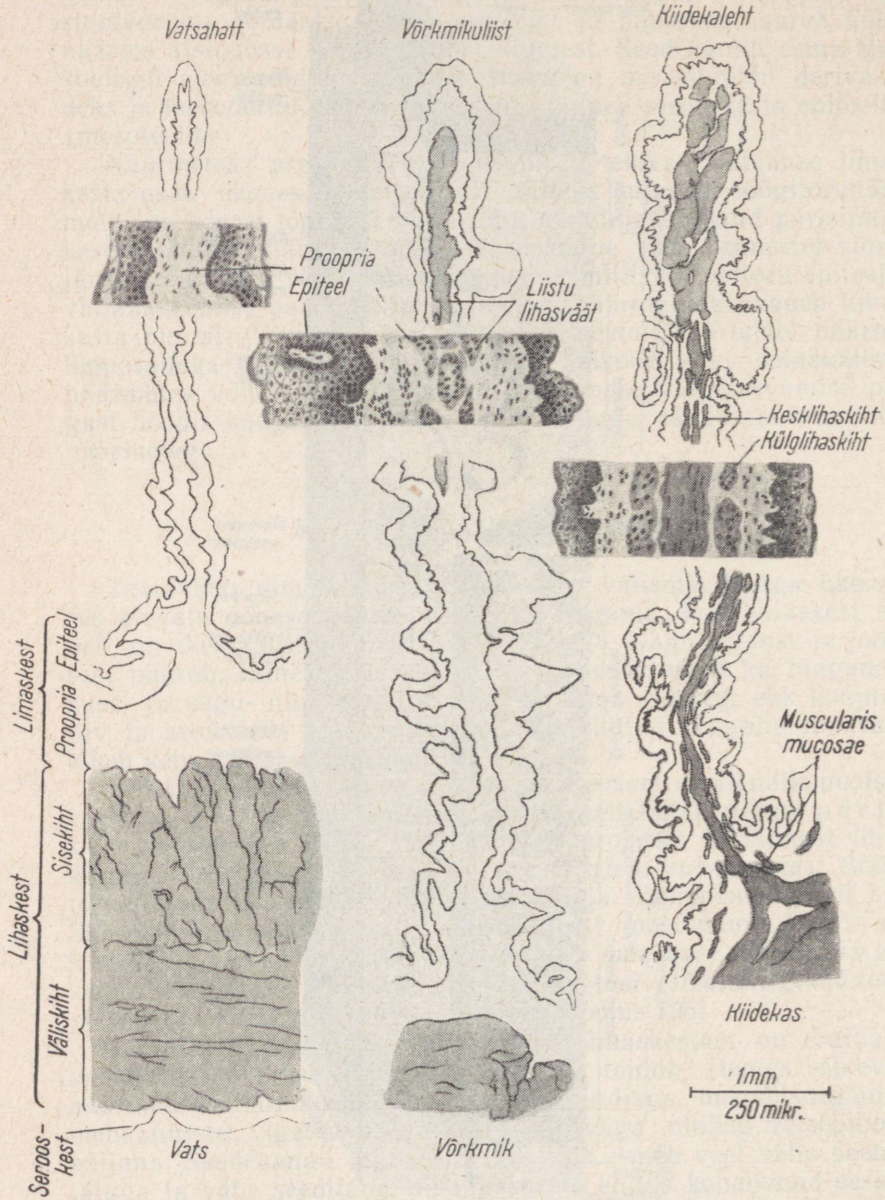
Teatavasti nimetatakse limaskestaks välismaailmaga ühenduses olevate õõnesorganite sisekesta. Organid, kus limaskest esineb, on skemaatiliselt näidatud joonisel 5. Nagu öeldust ja joonisest nähtub, esineb limaskesta peale seedekanali ka hingamis-, kuse- ja sugu- ning meeleorganites (silma sidekest ehk konjunktiiv ja keskkõrva sisekest). Kõikide mainitud organite limaskest läheb keha välisavade kohal üle nahaks.

Sidekoelis-epiteliaalne limaskest koosneb valendikupoolsest epiteelkihist (*lamina epithelialis*), sellele järgnevast päriskihist ehk proopriast (*lamina propria*) ja viimast lihaskestaga seostavast submukoosast (*tela submucosa*). Söögitorus, maos ja sooles asetseb proopria ja submukoosa piiril silelihasekiudude ainsast või kahest kihist moodustunud limaskesta lihaskiht (*lamina muscularis mucosae*). Üksikutes paikades eristatakse prooprias veel alakihistusi (*stratum glandulare, str. granulosum, str. compactum* jne.) (joonis 105).

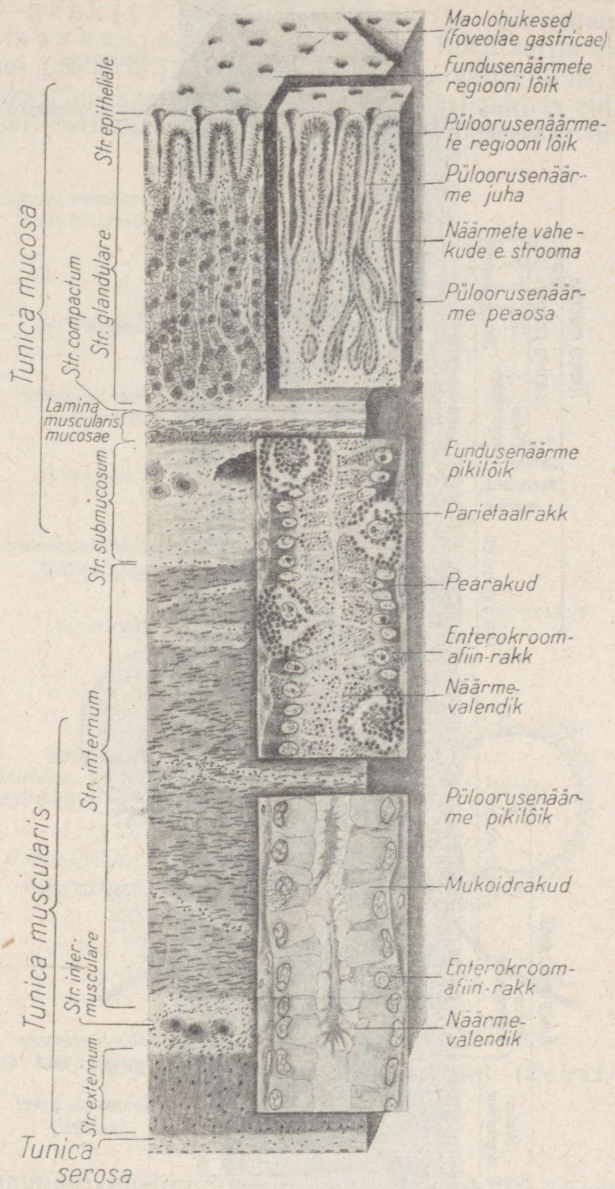
Limaskest, mis tema all asetsevast lihaskestast on eraldatav ka makroskoopilise dissektsiooni teel, toimib (temas esinevate näärmete kaudu) keemilise seedimise kandjana, imendusorganina, mehaaniliste vigastuste vältijana ja väga olulise retseptoorse väljana. Seedekanali algusosas, kus toit esineb veel vähe peenestatuna ja vähe seedituna, on limaskesta ehitus kohanenud eeskätt kaitseülesandega: tugeva koetuse ja lima eritamise kaudu väldib limaskest seedekanali vigastamist läbitava toidu poolt. Päris seedepaikades, s. o. maos ja soolestikus seevastu domineerib limaskesta sekretoorne ja resorptiivne talitlus. Vastavalt ülesandele ja



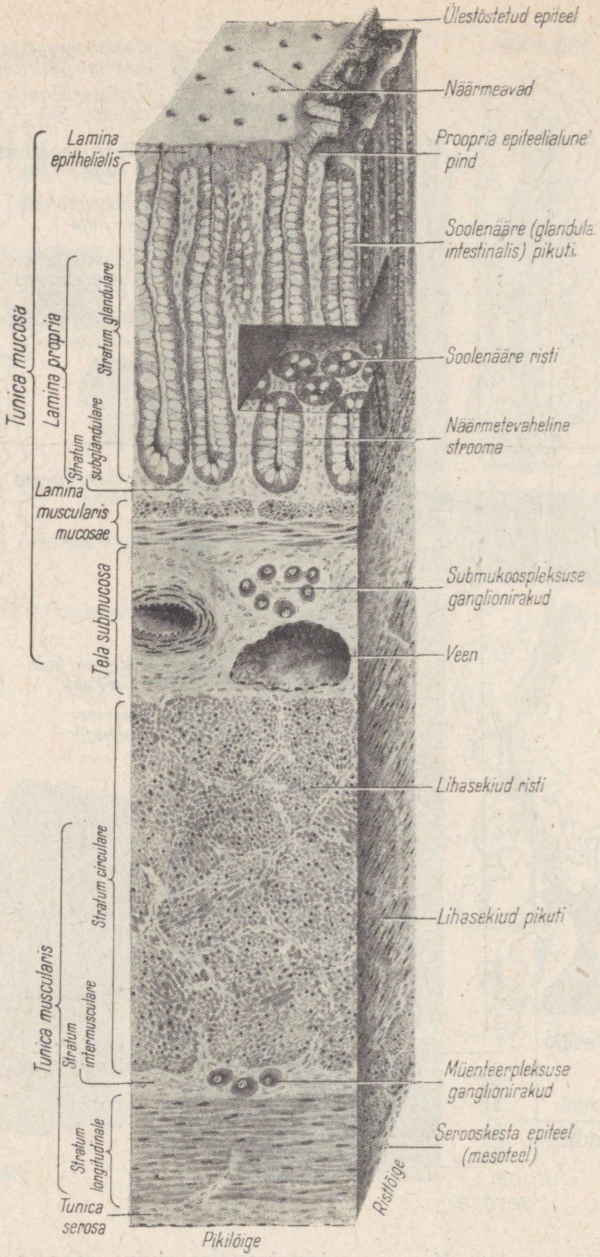
Joonis 108. Söögitoru histoloogiline ehitus ruumiliselt. (O r i g.)
Joonise vasakul poolel on kujutatud organi farüngeaalne ja paremal maopoolne osa. Väljalõikega eraldamata kihtide osas on pilt kogu organi ulatuses enam-vähem ühtlane.



Joonis 109. Veise eesmagude seina ja limaskesta kõrgendite histoloogiline ehitus. (O r i g.)

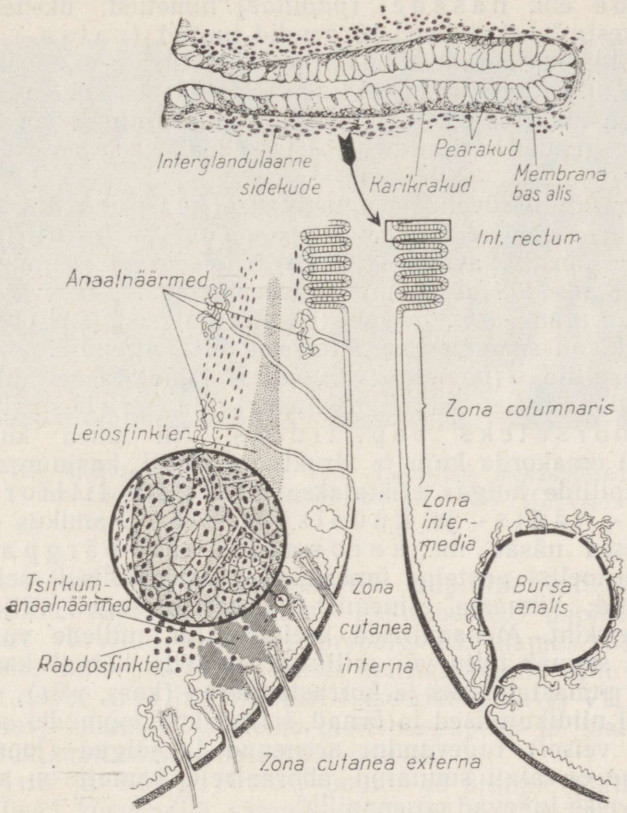


Joonis 110. Mao seina histoloogiline ehitus. (Orig.)



Joonis 111. Jämesoole histoloogiline ehitus ruumiliselt. (Orig.)

asukohale ning sellest tulenevale ehitusele eristatakse seedekanali algusosas nahkjat ehk kutaanset ja pärismaost alates pärislimaskesta. Esimesel neist on fibrillaarne (kollageen-sidekoeline) proopria ja lame mitmekihiline katteepiteel, kuna aga pärislimaskest on kaetud ühekihilise kõrgeprismalise epiteeliga ja on peamiselt retikulaarkoest koosneva proopria tõttu õrna struk-



Joonis 112. Koera päraku pikilõige skemaatiliselt. (Schafferi järgi.)

tuuriga. Kummagivaheline üleminek, mis toimub kas kardia kohal (inimesel, koeral, kassil) või mao kardiaalses regioonis (seal, hobusel), on makroskoopiliselt selgepiiriline ja langeb hobusel kokku kurdäärisega (*margo plicatus*). Mäletsejalistel katab kutaanne limaskest ka eesmagusid (joonised 108—112).

Limaskesta mikrokõrgendid. Seedekanali limaskestal on makroskoopiliste kurdude ja nõgude kõrval mikroskoopilisi ebatasasusi mitmekujuliste prominentside ja süvendite või avade näol. Kõrgendid (mis tugevamini arenenutena on eraldatavad ka varustamata silmaga) kannavad suuõõnes (keele dorsaalsel pinnal) ja tavaliselt ka mujal kutaanse limaskestaga kaetud aladel papillide ehk näsade (*papillae*) nimetust; üksnes vatsas on limaskesta lehekujulised kõrgendid tuntud (vatsa-) hattudena. Üldiselt kannavad papillide nimetust suhteliselt jäigad ja hattude nimetust painduvad limaskesta kõrgendid. Ka peensoole pinda kogu ulatuses tihedalt katvad sõrmekujulised või kurdudetaolised kõrgendid on tuntud (soole-) hattudena (*villi intestinales*).

Korrapäratuid süvendeid nimetatakse krüptideks, näärmeviimakäikude suudmeid näärmeavadeks (*ostii*) ja veelgi väiksemakaliibrilisi avausi poorideks (*pori*). Viimast nimetust kasutatakse ühenduses maitsmiskarikatega.

Välja arvatud keele dorsaalne pind ja mäletsejaliste põse-limaskest, puuduvad suuõõnes karakteersed püsikõrgendid.

Keelepapillid (*papillae linguales*) jaotatakse ülesandelt mehaanilisteks ehk operaar- ja maitsmis- ehk gustatoorseteks papillideks. Nii ühed kui teised jagunevad omakorda kuju ja struktuuri alusel, kusjuures mehaaniliste papillide hulgas eristatakse niit- ehk filiformseid, koonus-, lääts- ja küünispapille. Enamikus on keele mehaanilised näsad nn. koronaar- ehk pärgpapillid; nende sidekoelist peatelge ümbritsevad pärjataoliselt sekundaarsed papillid; viimaste esinemist maskeerib sageli väljaspoolne paks epiteelkiht. Mehaanilised keelepapillid, millede varal loom haarab ja suunab toitu või milliseid ta selle kõrval kasutab ka karvkatte puhastamiseks ja korrastamiseks (kass, veis), on hobusel ja seal niidikujulised ja õrnad, teistel koduloomadel aga (eriti kassil ja veisel) tugevamini arenenud ja jäigad (joonis 113). Nende tipp on alati suunatud aboraalselt. Samuti on aboraalse suunaga veise tugevad põsepapillid.

Gustatoorseid papille on kolme liiki. 1) Seenpapillid (*papillae fungiformes*) paiknevad seenekujuliste kõrgenditena hajusalt keeletipu ja -keha dorsaalsel (osalt ka külg-) pinnal, kandes oma tipul epiteelisiseseid maitsmiskarikaid. 2) Vallpapillid (*papillae vallatae*) asetsevad liigiti erineval arvul (hobusel ja seal 2, koeral ja kassil 4—6, ruminantidel üle 20) keelekeha ja keelepära piiril (mäletsejalistel keelemõhnal), olles ümbritsetud sügavast ringvaost ja sellest väljaspool asetsevast valust. Vao põhja avanevad albuminoossed maitsmis- ehk Ebneri näärmed ja maitsmiskarikad asetsevad siin

papilli külgedel. Ruminantide vallpapillide eraldamine seenpapillidest ei ole neil esinevate vahevormide tõttu alati võimalik. 3) Keele dorsaalse ja lateraalse pinna vahelisel serval keele-suulae kaare ees asetsevad lehtpapillid (*papillae foliatae*), mis on lõhestunud sügavate ristvagudega, on samuti varustatud albuminoossete maitsmisnäärmetega ja maitsmiskarikatega. Ruminantidel selgesti arenenud lehtpapillid puuduvad. Maitsmis-



Joonis 113. Hobuse (vasakul) ja veise (paremal) mehaanilised papillid keeletipul. Mikrofoto. Suurendus 7,5 korda. (Orig.)

papillide epiteel värvub mehaaniliste papillide epiteelist nõrgemini, milline asjaolu võimaldab gustatoorsete papillide kerget eraldamist värvitud totaalsel preparaadil. Samas tingeeruvad maitsmiskarikate poorid tugevasti heledal foonil, mille kaudu on võimalik nende arvu ja paigutust fikseerida (tahvel VII).

Üksikasjalikumalt vaatleme maitsmispapille ja maitsmiskarikate ehitust maitsmisretseptori kirjelduses.

Neelus ja söögitorus puuduvad pinnale ulatuvad mikroskoopilised kõrgendid; samuti puuduvad nad (päris-) maos ja jämesooles. Mao pülooruse piirkonnas on küll kirjeldatud «maohattudena» mikroskoopilisi limaskesta kurde, kuid mao seina pingutumisel (mao laiudes) nad kaovad, mispärast neid ei saa vaadelda püsimoodustistena.

Vatsa sisepind on tihedalt ja üleni kaetud lehe- või keelekujuliste hattudega, millede suurus (kõrgus) kasvab vatsapiitadelt alates vatsasoppide suunas. Ka võrkmiku liistud ja kiideka lehed on kaetud madalate ning jäikade papillidega, mis võimaldavad maoseina liigutuste puhul toidumassi kaasa haarata ja kiideka puhul seda ka rasplitaoliste liigutuste abil peeneks hõõruda.

Soolehatud mis lindudel katavad soole sisepinda kogu ulatu-

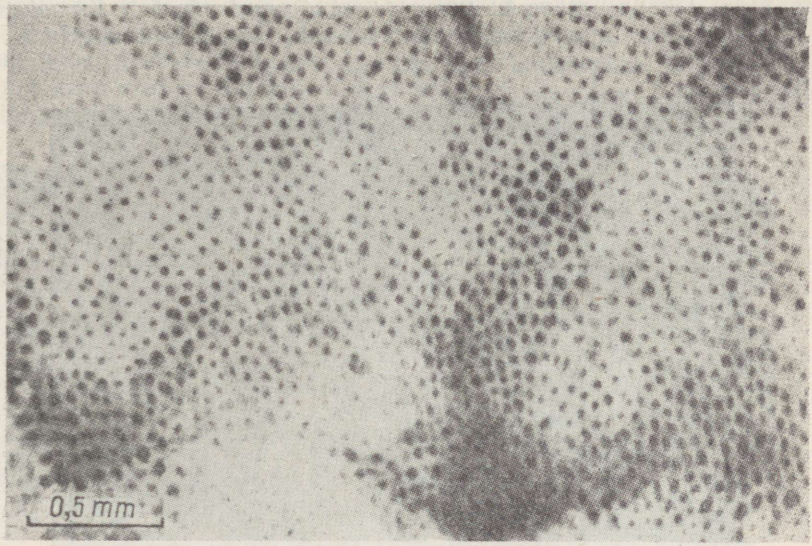
ses ja mis imetajail postnataalses eas esinevad vaid peensooles, erinevad liigiti ja on ka soole eri osades lahkumineva kujuga. Üldiselt on nad hobusel ja kodukarnivooridel sõrmjad, teistel aga mitmeti anastomoseerunud kurdude ja liistude kujulised (tahvlid VIII—XII). Koduimetajaist on nende arv fikseeritav (kokkukasvamatuse tõttu) ainult hobusel (umbes 50 miljonit), koeral (keskmiselt 1,5 miljonit) ja kassil (keskmiselt 1 miljon). Väljasirutatud sooleseina 1 mm^2 suurusel pinnal leidub hatte hobusel 10—20, koeral 7—12 ja kassil 10—18. Fikseeritud seisundis on hattude diameeter 150—200 mikronit ja nende kõrgus ulatub kuni 2 mm-ni. Teistel loomadel muutub peensoole kõrgendite kuju väga oluliselt niihästi soole eri osades kui ka indiviiditi. Nii näiteks võib lambal leida peensoole algusosas tihedasti anastomoseerunud ümara harjaga kurde; tagapool muutub kurdude hari teravaks ja kõrgus ebaühtlaseks; veel edasi (peensoole lõpu suunas) katkevad kurrud osaliselt, nende kulg muutub peamiselt tsirkulaarseks (soole pikitelje suhtes risti olevaks) ja paiguti kerkivad nende harjadelt või otseselt limaskesta pinnalt lehe- või lainekujulised kõrgendid (tahvlid IX ja X). Seal on peensoole kurdude harjad enamasti varustatud teravatipuliste hattudega, aga peensoole lõpposas võivad ka siin esineda üksikud limaskestalt iseseisvalt algavad keelekujulised hatud (tahvel XII). Kas ja missugusel määral on hattude kuju ja paigutus tingitud toidu iseloomust, pole teada. Regenereerudes omandavad soolehatud endise kuju. On tõepärane, et soolehattude üksikasjalik kuju erineb mitte üksnes liigiti ja soole eri osades, vaid ka indiviiditi.

Peensoole lõpul kaovad hatud kas järsku (hobusel, karnivooridel) või aegamööda (seal, ruminantidel), jättes iileumi lõpposa seal 2—3 cm ja hobusel 1,5—2 cm ulatuses hattudevabaks.

Hatud on imendusorganid, nende kaudu suureneb soole pind 5—15-kordselt. Kui arvestada seda, et hattude epiteel omakorda on kaetud submikroskoopiliste protoplasmaliste mikrohattudega, mis epiteeli vaba pinda suurendavad keskmiselt 10-kordselt, siis osutub peensoole imenduspind üle 100 korra suuremaks tema makroskoopiliselt mõõdetavast pinnast.

Vastandina teistele seedekanali mikrokõrgenditele on soolehatud aktiivselt liikuvad moodustised: nende sidekoelises teljes leiduvad silelihasekiud kontraheerudes lühendavad ja jämendavad hattu ning nende lõtvudes ulatub hatt peenena ja pikana kaugemale soole küümusesse, täitudes siin uuesti imenduvate produktidega. Imendusproduktidest satuvad ühed (valgu ja karbohüdraatide lõhustumisproduktid) peamiselt hattude teljes rikkalikult esinevatesse verekapillaaridesse ja teised (rasv) hatu tsentris asetsevasse tsentraalkanaliks nimetatavasse lümfisoonestiku kapillaarsesse algusossa. Sellise üleminekuga puhul soolkanalist verre või lümfi muudetakse eriti valgu seedeproduktid veel omakorda ümber hatu sidekoelises teljes esinevate makrofaagide poolt.

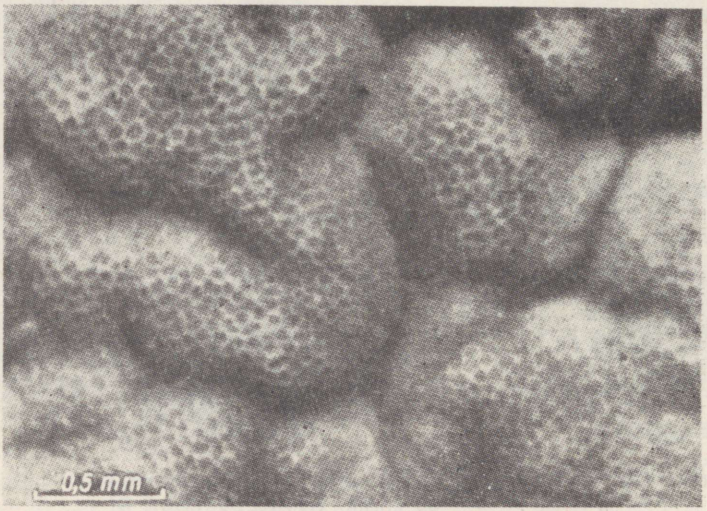
Hattude umbes 3—6 korda minutis (koeral) toimuvaid kontraktsioone reguleeritakse submukoossest närvipõimikust väljuvate kiudude kaudu. Innervatsiooni katkedes lakkab ka hattude kontraktsioon. Hattude liikumist intensiivistavad duodeenumi limaskestas produtseeritav hormonaalne aine *villikiniin* kui ka sapphapped ja toidu seedeproduktid.



Joonis 114. Soolenäärmete avad lamba umbsooles. Mikrofoto. Suurendus 35 korda. (*Orig.*)

Limaskesta mikrosüvendid. Epiteeli pinnal nähtavad süvendid esinevad seedekanalis peamiselt näärmeavade näol. Viimased asetsevad lehtrikujulistena seinasiseste näärmete kohal ja nende ümbruse tugevama värvuvuse tõttu totaalpreparaadil (kutaanse limaskesta osas) on näärmeavade ning seega ka vastavate näärmete paigutus ja arv kergesti fikseeritavad. Sellised vahetult pinnale ulatuvad näärmeavad esinevad suuõõnes, mokkade (inimesel huulte), põskede, pehme suulae ning keele-suulae kaare pinnal ja keelepäral. Enamikul lammastest ja mõnedel veistel leidub üksikuid näärmeavasid ka keeletipu ventraalsel pinnal (*keeletipu- ehk Nuhni näärme avad*). Seinasisesed süljenäärmed, milledele vastavad avad kuuluvad, produtseerivad pidevalt lima sisaldavat sülge. Vedelat, valku sisaldavat nõret produtseerivad vaid vall- ja lehtpapillide kraavide või lõhede põhja avanevad *maitsmis- ehk gustatoorsed* (Ebneri) *näärmed*. Söögitorus leidub näärmeavasid inimesel ja koduloomadest koeral ja seal

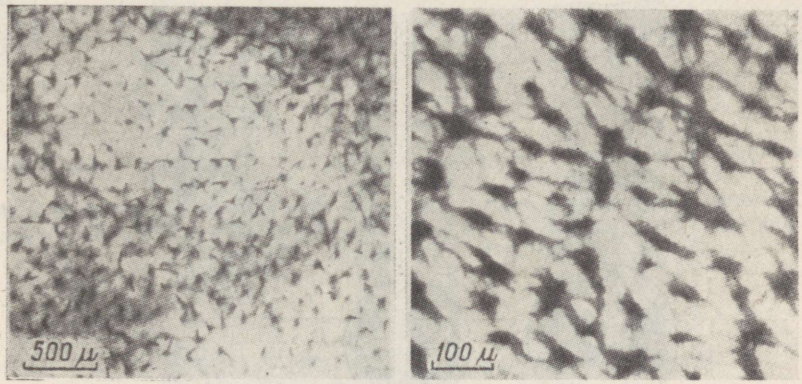
(viimasel peamiselt organi farüngeaalses pooles). Nende arv ulatub siin koeral 14 000—48 000-ni ja seal 1500—2500-ni. Näärmeavade hulk suuõõnes ja söögitorus pärast sündi enam ei suurene. Eesmagudes näärmed ja näärmeavad puuduvad. Ka peen- ja jämesooles avanevad näärmejuhad vahetult limaskesta pinnale, kusjuures vastavad avad peensoole hattude baase rõngjalt ümbritsevad, jämesooles aga tihedalt üksteise kõrval asetsevad (joonis 114). Üksnes maos ei välju näärmejuhad otseselt limaskesta pinnale, vaid avanevad limaskesta lohukujulistesse süvenditesse —



Joonis 115. Sea maoväljakesed ja foveoolid kardianäärmete piirkonnast. Mikrofoto. Suurendus 35 korda. (Orig.)

maolohukestesse (*foveolae gastricae*). Viimased on kontraheerunud maos pilujad ja pülooruse näärmete kohal väga sügavad (läbivad kuni $^3/_4$ limaskesta paksusest), kuid mao seina pingutumisel lohukesed lamenevad ja nende põhi muutub pinnavaates nähtavaks (joonised 115 ja 110). Maolohukesi leidub mäletsejaliste libedikus umbes 100 miljonit ja koera maos umbes 1 miljon. Teistel loomadel pole nende arv naabritega osalise liitumise tõttu täpselt fikseeritav. Lohukeste põhja avanevate näärmete hulk kõigub enamasti 1—5 piirides. Lohukeste kõrval esinevad maos laiemad ja pikemad limaskestasse lõikuvad ja isekeskis anastomoseeruvad vaod, mis limaskesta vaba pinna jaotavad maoväljadeks (*areae gastricae;* joonis 115). Analoogilisi proopriasse ulatuvaid vagusid leidub ka hobuse jämesooles.

Seedekanali limaskest on kaetud kolmesuguse epiteeliga. Kutaanse limaskesta ulatuses on epiteel mitmekihiline ja lame, pärislimaskesta piirides aga ühekihiline ja kõrgeprismaline (joonised 106 ja 119). Märgatava erinevuse tõttu rakkude ehituses jaguneb ühekihiline seedekanali epiteel omakorda mao- ja sooleepiteeliks. Mitmekihiline lame-epiteel esineb seega seedekanali algusosas ja pärakuregioonis. Maoepiteel katab mao limaskesta (peale ruminantide eesmagude ja sea ning hobuse mao proventrikulaarse ala) üleni. Sooleepiteel esineb kogu soolkanali ulatuses.



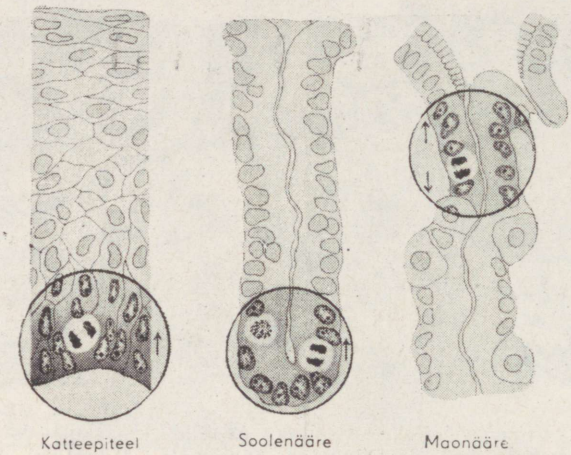
Joonis 116. Veise söögitoru proopria papillid (vasakul) ja vastavad süvendid katteepiteeli basaalpinnas (paremal). Mikrofoto. Suurendus vasakul 20 korda ja paremal 80 korda. (Orig.)

Varajases looteeas on seedekanali epiteeli basaalne pind tasane, kuid hiljem arenevad epiteelist teatavates (näärmeavade kaudu ka täiskasvanul nähtavates) paikades epiteeli pungumise või sopistumise teel mitmekujulised näärmed. Enamik neist jääb väljakujunenult paiknema limaskestas, selle prooprias või submukooskihis. Selliseid näärmeid nimetatakse nende asukoha tõttu seinasisesteks ehk intramuraalseteks. Seinavälised ehk ekstramuraalsed näärmed seevastu väljuvad iseseisvate organitena seedekanali seinast, jäädes viimasega ühendusse vaid juha kaudu. Seinavälisteks seedekanali näärmeteks on suured süljenäärmed, pankreas ja maks.

Peatume algul katteepiteeli ja seejärel näärmete iseloomustamisel.

Mitmekihiline lame-epiteel on kõige paksem keele dorsaalsel pinnal (kuni üle 1 mm), mujal kõigub ta paksus ena-

masti 100—500 mikroni piirides, olles suurem taimtoidulistel ja õhem kiskjalistel loomadel (hobusel söögitorus kuni 800 mikronit, koeral kuni 200 mikronit). Mida paksem on epiteel, seda kõrgemad on tema all asetsevad proopria papillid ja seda sügavamad on vastavad epiteelisisesed nõod (joonis 116). Pindmised rakud on keele dorsaalsel pinnal enamasti sarvestunud, eriti mehaanilistes papillides. Mujal esineb epiteeli sarvkiht vähem konstantsena (kõige selgemini hobusel ja ruminantidel). Epiteeli basaalsetes kihtides esinevaid mitoose leidub kõige sagedamini öösel hangitud materjalis. Kutaanse limaskesta epiteelil on vaid kaitseülesanne. Näärmelise talitlusega rakud selles puuduvad. Lima produtseerivad siin üksnes prooprias või submukooskihis asetsevad näärmed.

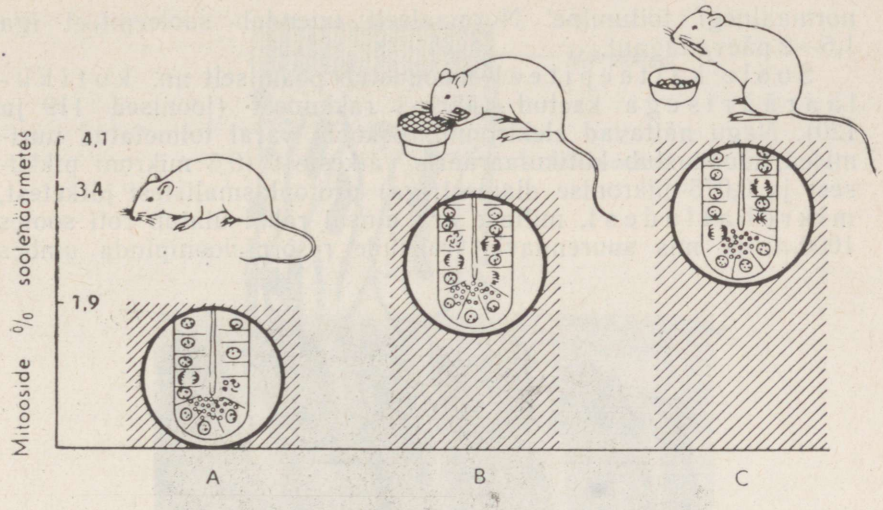


Joonis 117. Seedekanali katte- ja näärmeepiteeli regeneratsioonipaigad. (Orig.)

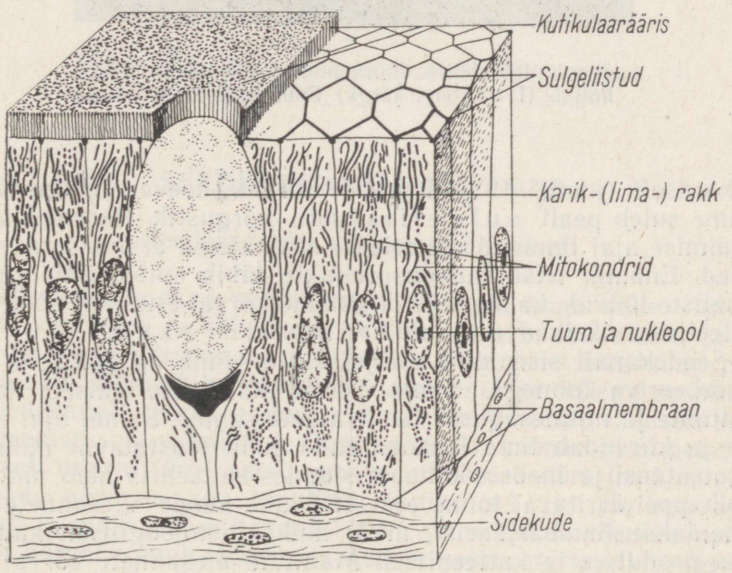
Maoepiteel täidab üheaegselt katte- ja sekretoorset ülesannet. Talitluslikult võib maoepiteeli vaadelda lima valmistava pinnanäärmena (setserneeriva pinnana ehk näärmeväljana): kõik siinsed rakud sisaldavad oma apikaalses osas korgikujulist limamassi. Vastavalt sekretsiooni faasile on limakork erineva suurusega. Sooles on lima produtseerijaiks katteepiteelis ja näärmetes esinevad karikrakud.

Mao katteepiteeli regeneratsioon toimub maonäärmete kaelaosades ehk kitsustes. Samast regeneratsioonitsentrist tekivad ka näärmete endi rakud (joonis 117). Sooles on vastav tsenter soolenäärmeis.

Sooleepiteeli regeneratsiooni intensiivsuse (mitooside rohkuse) sõltuvust närvisüsteemist näitab joonis 118. Pettetoitmine põhjustab siin ligikaudu analoogilist mitooside rütmi muutumist kui



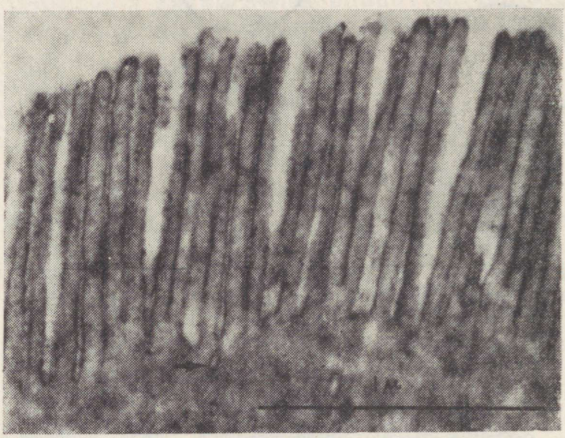
Joonis 118. Toitumise mõju peensoole näärmete mitootilisele aktiivsusele. (M. A. Vorontsova järgi, veidi muudetud.)
A — 50 tundi näljutatud loom; *B* — loom 2 tundi pärast toidu näitamist, mis järgnes 48-tunnilisele näljutamisele; *C* — loom 2 tundi pärast söötmist, mis toimus pärast 48-tunnilist näljutamist.



Joonis 119. Peensoole katteepiteel. (Möllendorffi järgi.)

normaalnegi toitumine. Normaalselt uuendub sooleepiteel iga 1,5—2 päeva tagant.

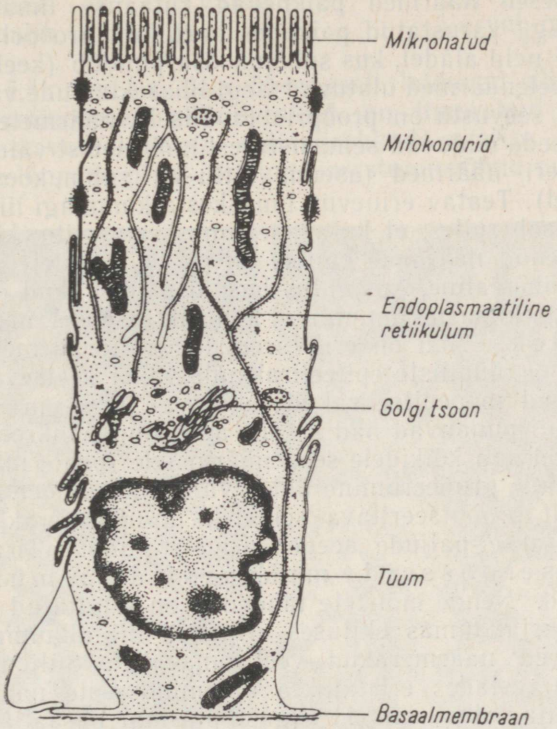
Soole katteepiteel moodustub peamiselt nn. kutikulaarääriseg a kaetud (ääris-) rakkudest (joonised 119 ja 120). Nagu näitavad elektronmikroskoobi varal toimetatud uurimised, moodustub kutikulaarääris väikestest (0,5 mikroni pikkusest ja 0,075-mikronise diameetriga) protoplasmalistest jätketest, mikrohattudest, millede arv ainsal rakul ulatub roti sooles 1000-ni ja mis suurendavad rakkude resorptsioonipinda umbes



Joonis 120. Hiire duodeenumi katteepiteeli mikrohatud. (Daltoni järgi.) Suurendus 57 000 korda.

10-kordselt (joonis 121). Rakkudevahelisi, koevedelikuga täidetud ruume suleb pealt sulgeliistude võrgustik. Rasvarikka toidu seedimise ajal ilmuvad siinsetesse rakkudesse arvukad rasvatilgakesed. Enamik teisi imendusprodukte läbib epiteelkatte rakkudevaheliste lüüvide kaudu. Karikrakkude kõrval esinevad soole katteepiteelis ka üksikud enterokromafiinrakud.

Seedekanali sisepinda kõikjal kattev lima on bakterite suhtes adsorbeeriva toimega. Sama kehtib ka bakteriaalsete mürkide, arstimite ja mitmesuguste teiste ainete suhtes. Samal ajal kergendab ja kiirendab lima leukotsüütide poolt teostatavat mikroobide fagotsütoosi ja maos soolhapet sidudes kaitseb ta mao pinda mao soolhappe ärritava toime eest. Kõikide nende ülesannete põhjal kõneldakse limabarjäärist, mille hulka histoloogiliselt kuulub ka lima produtseeriv katteepiteel. Mainitud ülesannete kõrval väldib lima libestamise kaudu tema poolt kaetud pinna mehaanilist vigastumist.



Joonis 121. Peensoole katteepiteeli raku submikroskoopiline ehitus. (Zetterquisti järgi.)

SEEDEORGANITE NÄÄRMED

Seedeorganite näärmetest üldiselt

Näärmed esinevad seedekanalis peaaegu kogu selle ulatuses; üksnes suuõõnes ja söögitorus leidub näärmevabu alasid ja eesmagudes ning pärismao proventrikulaarses osas puuduvad näärmed hoopis. Enamik seedekanalist arenenud ja sellega seostuvaid või seedekanali seinas paiknevaid näärmeid seisab otseselt seedimise teenistuses, valmistades seedenõresid. Viimaseid nimetatakse tavaliselt organi järgi (mao-, soole-, pankreasenõre jne.), suuõõne näärmete nõre on aga tavaliselt tuntud sülje (*saliva*) nimetuse all ja maksa nõre kannab sapi nimetust. Seedenõre valmistamise kõrval toimib pankreas temas esinevate pankreasesaarte kaudu ka inkretoorse organina; samuti mitmekülgne on maksa talitlus.

Seinasisesed näärmed paiknevad kutaanse limaskesta osas submukoosaga varustatud paikades harilikult proopria all; päriskihis leidub neid aladel, kus submukoosa puudub (keelepära näärmed jt.). Keelenäärmed ulatuvad isegi lihasekimpude vahele. Päris-limaskestas seevastu on proopria tavaliseks näärmete asukohaks; väljaspool seda leiduvad seinasisestest näärmetest vaid duodenaal- ehk Brunneri näärmed (asendi tõttu ka submukoosnäärmeteks nimetatavad). Teatav erinevus limaskesta kummagi liigi näärmete ehituses seisab selles, et kutaanse limaskesta mitmekihilisest epiteelist arenenud näärmete epiteel on nende juhadel ja lõpposadel vähemalt kaherealine, kusjuures basaalse rea rakud on näärmete lõpposades ja kitsustes muutunud kontraktiilseteks *müoepiteelirakkudeks*. Nad on eriti arenenud süljenäärmetes. Basaalmembraani ja tüüpiliste epiteelirakkude vahel asetsevad tähe- või käävikujulised müoepiteelirakud puuduvad mao- ja soolte näärmetes, samuti puuduvad nad ka siit arenenud pankreases ja maksas. Ühine on aga kõikidele seedenäärmetele (peale maksa) nende näärmerakkude grupeerumine ühise valendiku ümber.

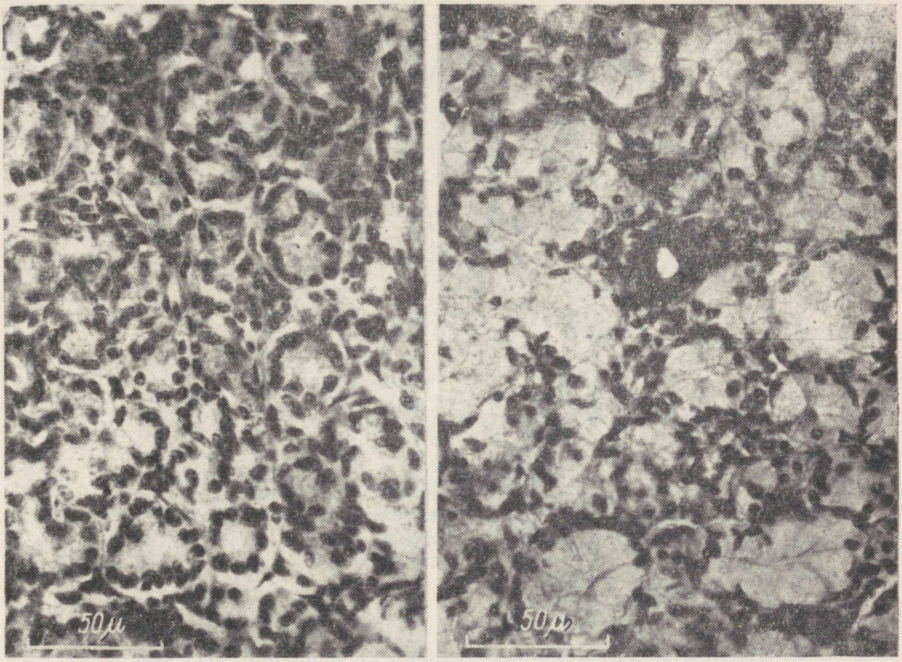
Vastavalt produtseeritava sekreedi ja näärmerakkude iseloomule eristatakse paljude seedenäärmete puhul *albuminoosseid* ehk *seroosseid*, *mukoosseid* ja *mukoidseid näärmeid*. Nende mõistete tähendus on selgitatud üldhistoloogias. Üksikasjalikumas ehituses erinevad nii albuminoossed kui ka mukoossed näärmerakud veel omavahel. Süljenäärmeid ja pankreast arvestades eristatakse albuminoossete näärmerakkude järgmist nelja alavormi: 1) ergastoplasma basaallamellid pole tiheda asetuse tõttu üksteisest selgesti eraldatavad, sekreediterakesed värvuvad kergesti aniliinvärvidega, mitte aga mutsikarmiiniga ega hemalauniga (pankreas); 2) sekreediteradel puudub samuti mukoidreaktsioon, kuid basaallamellid asetsevad kohevalt (parootis); 3) basaallamellide iseloom on nagu parootises, kuid sekreediterad värvuvad happeliste aniliinvärvide kõrval teataval määral ka mutsikarmiiniga; selliseid submandibulaar- ja gustatoorsetes näärmetes esinevaid rakke nimetatakse *amfitroopseteks* ehk amfoteerseteks; 4) basaallamellid esinevad tuuma poolt jaotatuna kahes osas ja raku distaalses osas asetseval sekreedil on üksnes mukoidreaktsioon; selliseid sublingvaalnäärmes ja vähestes paikades mujal leiduvaid näärmerakke nimetatakse *mukoseroosseteks*.

Mukoossed ja mukoidsed näärmerakud erinevad üksteisest mukopolüsahhariidide (lima) värvuvuse alusel järgnevalt:

Värv	Mutsiin (lima)	Mukoid
Mutsihemateiin ja mutsikarmiin	Värvub tugevasti	Ei värvu
Toluidiinsinine	Värvub tugevasti metakromaatiliselt	„

Aniliinsinine	Ei värvu	Värvub tugevasti
Besti karmiin	„	Värvub mõõdukalt

Seganäärmetes, kus üheaegselt leiduvad nii mukoossed kui ka albuminoossed näärmerakud, on limarakud oletatavasti tekkinud vastavate kitsuste epiteelirakkude osalise limastumise teel näärme-lõpposa piiril. Selline limastumisvõime puudub pank-



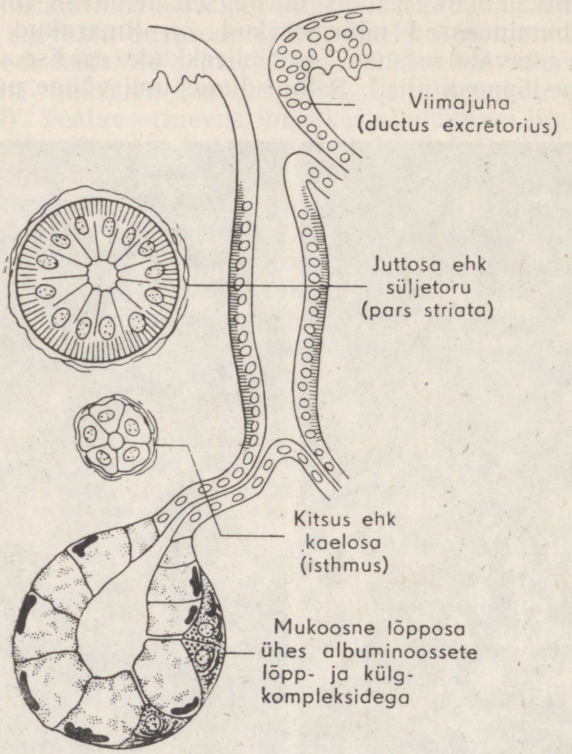
Joonis 122. Sea albuminoossed maitsmis- (Ebneri) näärmed (vasakul) ja mukoossed keelejuurenäärmed (paremal). Mikrofoto. Suurendus 370 korda. (Orig.)

rease ja parootise kitsustel, kuid see esineb submandibulaar- ja eriti sublingvaalnäärmes. Sel puhul jäävad albuminoossed lõpposad püsima vaid limarakke väljastpoolt katvate külg- või lõppkompleksi de (poolkuude) näol (joonised 122 ja 123).

Kutaanse limaskestaga kaetud seedekanali osas on seega ainult albuminoosseid või mukoosseid näärmerakke (mitmesuguste alavormide näol), kuna aga pärislimaskesta seinasisestes näärmetes on rakuline koostis mitmekesisem. Neid iseloomustame üksikutest näärmetest kõneldes.

Kõikide selgroogsete mao-soolkanali katte- ja näärmeepiteelis

leidub tavaliste rändrakkude (lümfo- ja granulotsüütide) kõrval känk- ehk globulaarleukotsüütideks nimetatavaid rakke, mis karakteriseeruvad ümara või ovaalse ja tugevasti



Joonis 123. Süljenäärme ehituslikud komponendid. (Orig.)

tingeeruva tuumaga ning tsütoplasmasiseste atsidofiilsete sõmeratega. Mainitud rakkude peamiseks leiukohaks on hobusel jämesool ning teistel põllumajandusloomadel peensoole algus- ja lõpposa (koeral peensoole lõpposa koos jämesoolega); ruminantidel leidub neid mõnel korral ulatuslikult ka libedikus. Tavalisemalt esinevad nad näärmete keskmistes ja ülemistes osades, jättes näärmepõhjad sageli vabaks. Üldiselt on känkleukotsüütide hulk mao ja soolte limaskestas väga kõikuv. Hobusel on nende sõmerad 3—4 korda väiksemad sama looma eosinofiilsete granulotsüütide sõmeraist; väikesed on sõmerad ka seal, kuid veisel ulatub globulaarleukotsüütide sõmerate diameeter 1,5 mikronini ja lambal kuni 4 mikronini. Üldiselt on sõmerate suurus muutuv isegi ühe raku piirides.

- Seedeaparaadi näärmed
  - Seedeaparaadi seinasisesed ehk intramuraalsed näärmed
    - Suuõõne näärmed
      - Suuõõne seina näärmed
        - Moka- ehk huulenäärmed (*gl. labiales*)
          - Ülamoka- (huule-) näärmed (*gl. labiales superiores*)
          - Alamoka- (huule-) näärmed (*gl. labiales inferiores*)
        - Põsenäärmed (*gl. buccales*)
          - Ülemised põsenäärmed (*gl. buccales superiores*)
          - Keskmised põsenäärmed (*gl. buccales mediae*)
          - Alumised põsenäärmed (*gl. buccales inferiores*)
        - Glossopalatiinnäärmed (*gl. glossopalatinae*)
        - Alumised suulaenäärmed (*gl. palatinae inferiores*)
        - Maitsmis- ehk gustatoorsed näärmed (*gl. gustatoriae*)
      - Keele näärmed
        - Mukoossed keelepäranäärmed (*gl. linguales posteriores mucosae*)
        - Külgmised keelenäärmed (*gl. marginales linguae*)
        - Keeletipunääre (*gl. apicis linguae*)
        - Vallpapillinäärmed (*gl. papillae vallatae*)
        - Lehtpapillinäärmed (*gl. papillae foliatae*)
    - Söögitoru näärmed
      - Söögitoru- ehk ösofageaalnäärmed (*gl. oesophageae*)
      - Söögitoru kardiaalnäärmed (*gl. cardiacae oesophageales*)
    - Mao näärmed
      - Kardianäärmed (*gl. cardiacae*)
      - Pea- ehk fundusenäärmed (*gl. gastricae*)
      - Püloorusenäärmed (*gl. pyloricae*)
    - Soole näärmed
      - Duodenaal- ehk Brunneri näärmed (*gl. duodenales*)
      - Soole päris- ehk prooprianäärmed (*gl. intestinales*)
    - Sapipõie näärmed
      - Sapipõienäärmed (*gl. vesicae felleae*)
    - Päraku näärmed
      - Anaalnäärmed (*gl. anales*)
      - Tsirkumanaalnäärmed (*gl. circumanales*)
      - Anaalpaunanäärmed (*gl. bursae analis*)
  - Seedeaparaadi seinavälised ehk ekstramuraalsed näärmed
    - Suuõõnde avanevad näärmed
      - Kõrvasüljenääre ehk parotiidnääre (*glandula parotis*)
      - Alalõua- ehk submandibulaarnääre (*gl. submandibularis*)
      - Keelealune ehk sublingvaalnääre (*gl. sublingualis*)
      - Sarnanääre (*gl. zygomatica*)
    - Kaksteistsõrmiksoolde avanevad näärmed
      - Kõhunääre (*pancreas*)
      - Maks (*hepar*)

Oletatakse, et globulaarleukotsüüdid tekivad intraepiteliaalselt paiknevatest lümfotsüütidest mingisuguse soolesisust pärineva (toksilise) ärrituse mõjul. Teiselt poolt peetakse neid nuumrakkudest pärinevaiks. Mõned autorid on neid ekslikult kirjeldanud Panethi rakkudena. Nende talitlus on tundmata.

Albuminoos- ja mukoosnäärmete tavaliste rakkude kõrval leidub seedenäärmetes kogu mao-soolkanali ulatuses enterokromafiinrakke (mis karakteriseeruvad nende basaalses osas leiduvate peente, fenoolühendeid ja happelist fosfataasi sisaldavate, kroomisoolade lahuses kollaseks ja hõbenitraadilahuses mustaks värvuvate sõmeratega), mao fundusnäärmete atsidofiilsete sõmeratega täidetud parietaalrakke, peensooles inimesel, hobusel ja rotil Panethi rakke ja lõpuks kogu soole ulatuses üherakulisi limanäärmeid — karikrakke.

Albuminoossed on mao fundusnäärmete pearakud ja pankrease näärmerakud. Kui arvestada seda, et albuminoosne parootis valmistab inimesel ja seal diastaatilist (tärklist lõhustavat) fermenti ptüaliini sisaldavat nõret, mao pearakud valku lõhustava pepsiini inaktiivset eelastet pepsinogeeni ja pankrease rakud niihästi valku, rasva kui ka karbohüdraate lõhustavaid fermente (trüpsinogeeni, steapsiini ja pankrease amülaasi), siis järeldub, et näärmerakkude ehituslik sarnasus ei ühti paratamatult nende talitlusliku iseloomuga ja et üks ning sama rakuliik võib üheaegselt produtseerida mitut erinevat toimeainet.

Mao parietaalrakud võtavad osa soolhappe valmistamisest ja Panethi rakud valmistavad lähemalt tundmata iseloomuga proensüümi. Enterokromafiinrakkude lähem talitlus on tundmata. On avaldatud arvamust, et enterokromafiinrakud produtseerivad pernitsioosset aneemiat (hävitavat kehvveresust) vältivat (erütropoeesi soodustavat) ainet, pankrease sekretsiooni intensiivistavat sekretiini, adrenaliini jm. Jämesooles peetakse neid neuroentodermaalseteks retseptoriteks. Peensoole prooprianäärmed ning samuti duodenaal- ja pülloorusenäärmed produtseerivad seedefermente, vaatamata sellele, et neis nähtavad sekreediterakesed puuduvad. Nii duodenaal- kui ka pülloorusenäärmed sisaldavad vähesel hulgal pepsiini koos teiste fermentidega. Peensoole prooprianäärmete nõre sisaldab nii valku, rasva kui ka karbohüdraate lõhustavaid fermente. Jämesoole näärmete limase nõre fermentatiivne toime on väike või puudub hoopis.

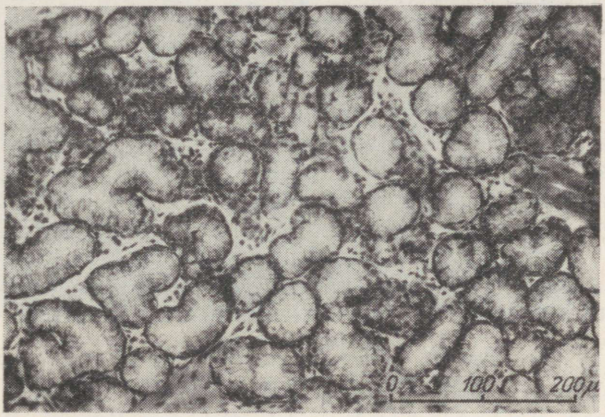
I. Suuõõnes esinevad või suuõõnde avanevad näärmed

Suuõõne seinasisesed ehk intramuraalsed näärmed

1. Huule- (moka-) ehk labiaalnäärmed (*glandulae labiales superiores* ja *gl. labiales inferiores*) asetsevad lambal ja karnivooridel mukoossete ja inimesel ning mainimata koduloома-

del tubuloalveolaarsete seganäärmetena üla- ja alamoka (-huule) limaskestas.

2. Põse- ehk bukaalnäärmed (*glandulae buccales superiores, gl. buccales inferiores* ja *gl. buccales mediae*) paiknevad põse limaskestas, ulatudes osaliselt lihasekimpude vahele; inimesel, hobusel ja seal on nad seganäärmed (esinevad niihästi puhtseroossed ja puhtmukoossed lõpposad kui ka albuminoossete poolkuudega varustatud mukoossed lõpposad). Veisel on alumine põsenääre ning lambal ja kitsel selle ventraalne osa albuminoosne, kuna aga keskmine ja ülemine põsenääre on samadel



Joonis 124. Lamba (mukoossed) palatiinnäärmed. Mikrofoto. Suurendus 120 korda. (Orig.)

loomadel mukoosne. Karnivooridel on mukoosne alumine põsenääre. Nende ülemine põsenääre, mida silmakoopa- (orbiidi-) piirkonnas asetsemise tõttu nimetatakse sarna- ehk tsügomaatnäärmeks (*glandula zygomatica*), sisaldab albuminoosseid külgkomplekse.

3. Keele-suulae kaare ehk glossopalatiinnäärmed (*glandulae glossopalatinae*) on tubuloalveolaarsed limanäärmed.

4. Suulae- ehk palatiinnäärmed (*glandulae palatinae*) asetsevad mukoosnäärmetena pehme suulae submukooskihis, ulatudes (peale sea) osaliselt ka kõva suulae piirkonda (joonis 124). Inimesel on kõvas ja pehmes suulaes näärmeid umbes 250. (Tahvel XIII.)

Keele näärmed

1. Maitsmis- ehk gustatoorsed (Ebneri) näärmed (*glandulae gustatoriae*) asetsevad albuminoosnäärmetena vall- ja lehtpapillide kohal mukoosas ja intermuskulaarselt. Juttosad nende viimasüsteemis puuduvad (joonis 122).

2. Mukoossed keelepäranäärmed (*glandulae linguales posteriores mucosae*) esinevad kogu keelepäras ja nende eespoolne piir ulatub enamasti vallpapillide jooneni (joonis 122).

3. Keele küljenäärmed (*glandulae marginales linguae*) esinevad peamiselt mukoosnäärmetena. Nende hulka paigutatakse ka keelekida kõrval asetsevad mukoossed parafrenulaarnäärmed (*glandulae parafrenulares*).

4. Keeletipu- ehk Nuhni nääre (*glandula lingualis anterior*) esineb inimesel ning koduloomadest enamikul lammastel ja mõnedel veistel keeletipu ventraalsel küljel keelekida kinnituspaigast eespool intramuskulaarse seganäärmena. Inimesel on näärmerakud mukoalbuminoosse iseloomuga, kodumäletsejalistel aga külg- ja lõppkompleksidega varustatud mukoosnäärmed.

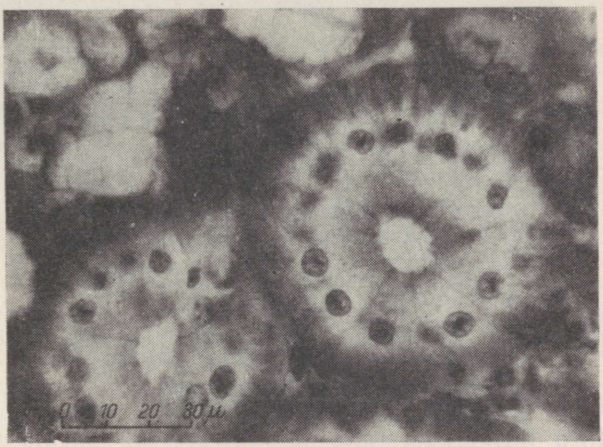
Suuõõne seinavälised ehk ekstramuraalsed näärmed (suured süljenäärmed)

1. Parotiidnääre (*glandula parotis*) avaneb kummalgi küljel ainsa parotiidjuha (*ductus parotideus*) kaudu purihammaste kohal süljepapilli (*papilla salivalis*) tipul põseesikusse. Kõigil loomadel, välja arvatud koer ja noorloomad, on ta puhtalbuminoosne nääre, mille viimasüsteemis esinevad niihästi kitsused, juttosad kui ka viimakäigud. Koeral ja teistel loomadel nooreas leiduvad siin ka üksikud mukoossed sagarikud.

2. Submandibulaarnääre (*glandula submandibularis*) on seganääre, kusjuures lõpposad moodustuvad kas ainult albuminoossetest või mukoossetest rakkudest või albuminoossed rakud katavad mukoosseid näärmerakke poolkuujate lõpp- või külgkompleksidena ehk (Gianuzzi) poolkuudena. Viimasüsteemis on kitsustele omane muutuda limanäärmeteks, mistõttu kitsused võivad mõnikord (kassil ja koeral) hoopis puududa. Juttosad esinevad. Mandibulaarnäärme juha avaneb suuõõnde keelekida kõrval asetseva näsakese (*caruncula sublingualis*) kaudu.

3. Sublingvaalnääre (*glandula sublingualis*) koosneb ainsa juha kaudu avanevast tagapoolsest ja mitme juha kaudu avanevast eespoolsest osast (*glandula sublingualis major* ja *glandula sublingualis minor*). Paljujuhalises osas on näärme-lõpposad tubuloossed, ainujuhalises sublingvaalnäärmes atsinoossed. Näärmerakud on siin iseloomult amfoteersed: vastavalt funktsiooniseisundile sarnanevad nad välimuselt kord albuminoossete, kord

mukoossete rakkudega. Amfoteersetest rakkudest moodustunud lõpposade kõrval aga võivad siin esineda ka tüüpiliselt mukoossed lõpposad koos albuminoossete lõpp- ja külgkompleksidega. Ka siin on kitsused nende rakkude osalise limastumise tõttu lühikesed või puuduvad kohati hoopis. Juttosad on siin samuti lühikesed (joonis 125).



Joonis 125. Lamba sublingvaalnäärme juttosad. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (Orig.)

II. Neelu näärmed

Neelus esinevad mukoossed seinasisesed (submukoosas asetsevad) näärmed on tuntud neelu- ehk farüngeaalnäärmetena (*glandulae pharyngeales*).

III. Söögitoru näärmed

1. Söögitoru- ehk ösofageaalnäärmed (*glandulae oesophageae*) esinevad väheste (inimesel puuduvate) albuminoossete kompleksidega varustatud limanäärmetena (joonised 126 ja 108) söögitoru submukooskihis (inimesel ja koeral organi kogu ulatuses, seal vaid farüngeaalses pooles). Nende tõuti (ja indiviiditi) varieeruv arv ulatub koeral 14 000 kuni 50 000-ni ja seal 1500 kuni 2500-ni. Hobusel ja ruminantidel nad puuduvad. Tõulisi erinevusi koera ösofageaalnäärmete tiheduses (arvutatud näärmeavade kaudu) näitab joonis 127.

2. Söögitoru kardiaalnäärmed (*glandulae cardiacae oesophageales*) puuduvad koduloomadel, kuid esinevad inime-



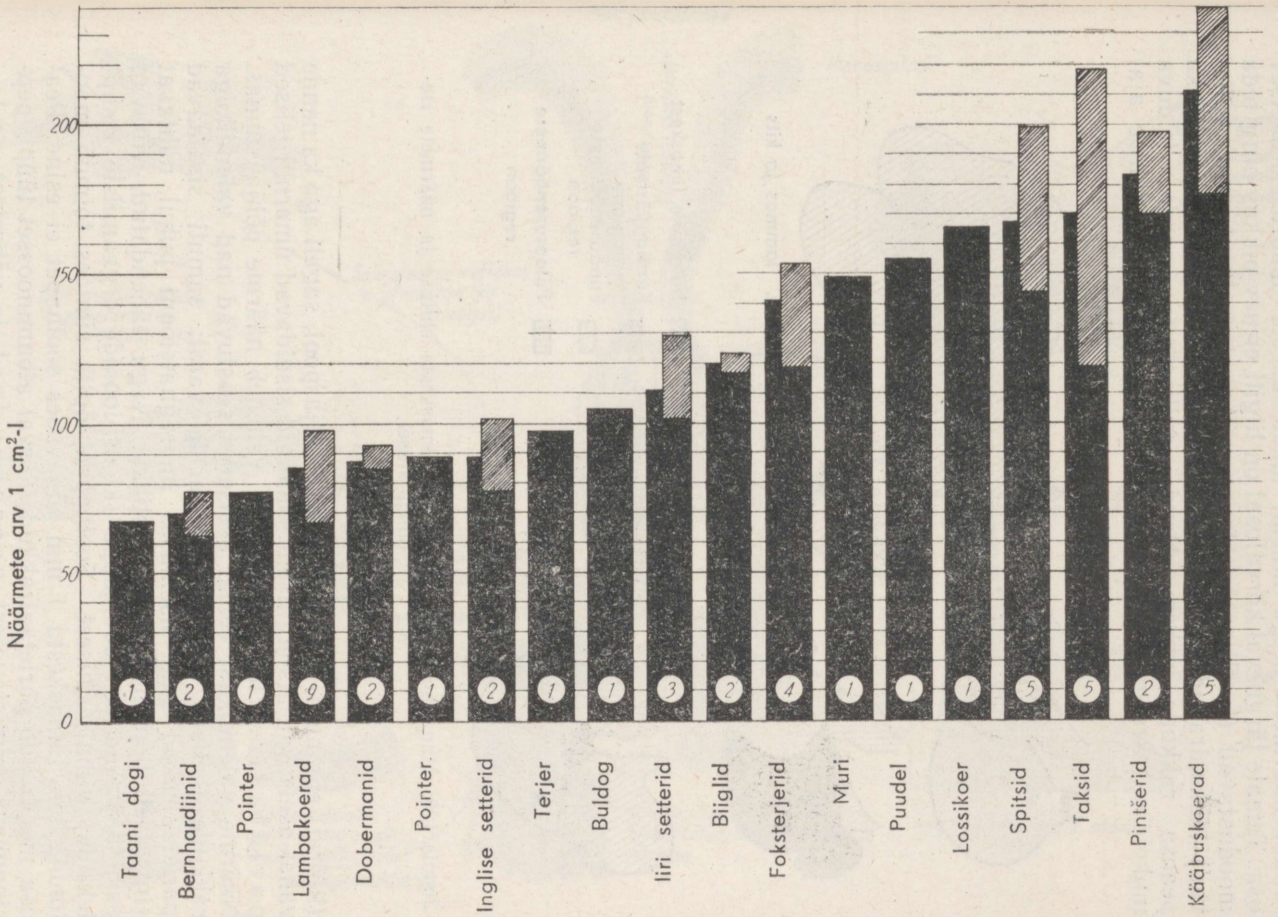
Joonis 126. Koera söögitorunäärmed. Vasakul all asetseval näärme lõpposal on näha kaks albuminoosset külgkompleksi. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (Orig.)

sel söögitoru farüngeaalses algusosas kui ka kardia naabruses; nad meenutavad ehituslikult mao kardianäärmeid ja paiknevad limaskesta prooprias.

IV. Mao näärmed

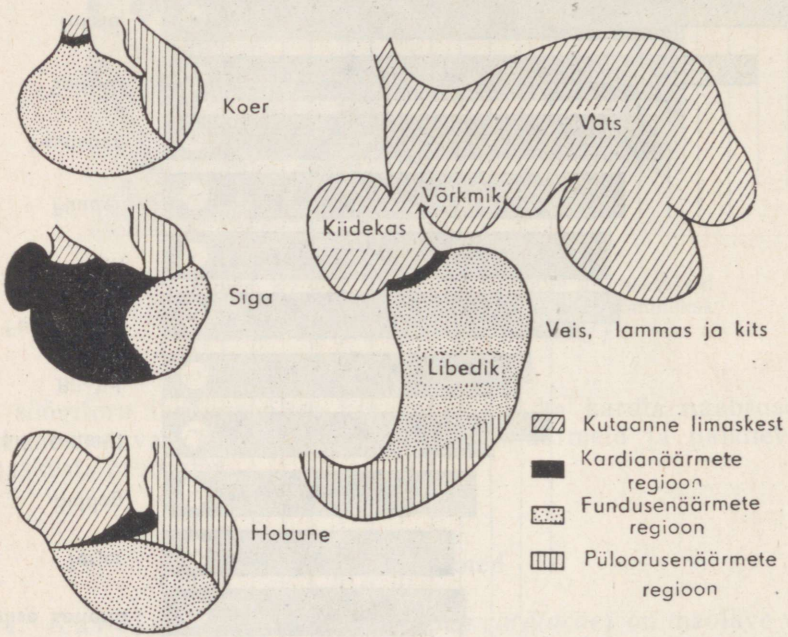
1. Kardianäärmed (*glandulae cardiacae*) on maoläve või mao proventrikulaarse osa naabruses (1—2 cm laiuse ribana) asetsevad hargnenud tubuloossed prooprianäärmed, mis väheste parietaal- ja enterokromafiinrakkude kõrval moodustuvad mukoidsetest, mao fundusenäärmete kõrvalrakke ja pülooruse näärmete rakke meenutavatest rakkudest. Juhul, kui rakkudes puudub limamass, sarnanevad nad välimuselt albuminoossete näärmerakkudega. Kardianäärmeid peetakse rudimentaarseteks fundusenäärmeteks. Seal on kardianäärmete levikuala suur (joonised 106 ja 128).

2. Mao pea- ehk fundusenäärmed (*glandulae gastricae*) on enam-vähem sirge kuluga ja kapillaarse valendikuga hargnenud tubuloossed prooprianäärmed, milledes (ka teistele maonäärmetele omase) mitoose sisaldava, maolohukeste all asetseva kaelosa ehk kitsuse kõrval eristatakse mukoidseid kõrvalrakke sisaldavat kõrvalosa ja sügavamat pearakke sisaldavat peaosa (joonised 129 ja 130). Kaelosa koosneb indiferentsetest mitoosivõimelistest rakkudest; viimased on kambiaalseteks elementideks niihästi näärmetele kui ka katte-



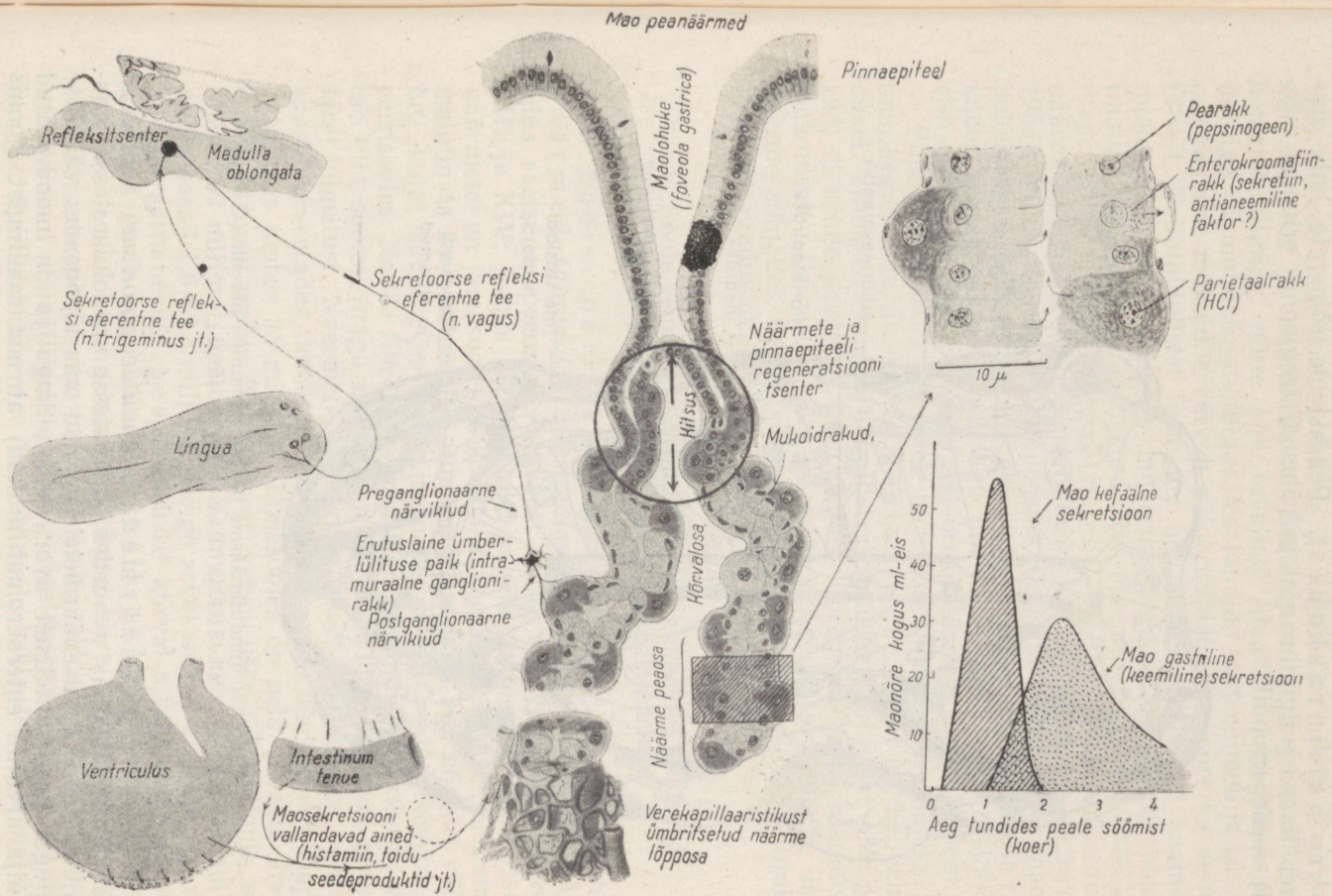
Joonis 127. Ösofageaalnäärmete tihedus ja arv üksikutel koeratõugudel. (O r i g.) Viirutatud ülaosa tulpadest näitab varieerumise amplituuti ja numbrid uuritud loomade arvu.

epiteelile. Sekretsiooni tunnused neis puuduvad. Kaelosa on fundusenäärmete kõige lühem, maolohukeste naabruses asetsev osa. Temale järgneval kõrvalosal on liigiti erinev pikkus ning teda moodustavad (kardia- ja püloorusenäärmete rakkudega sarnanevad) mukoidrakud ulatuvad üksikutel loomadel (seal, kassil) ka peaosa rakkude vahele. Nende apikaalsetes osades leiduva mukoidse sekreedi hulk ja värvus nälgimise ega seedimise ajal



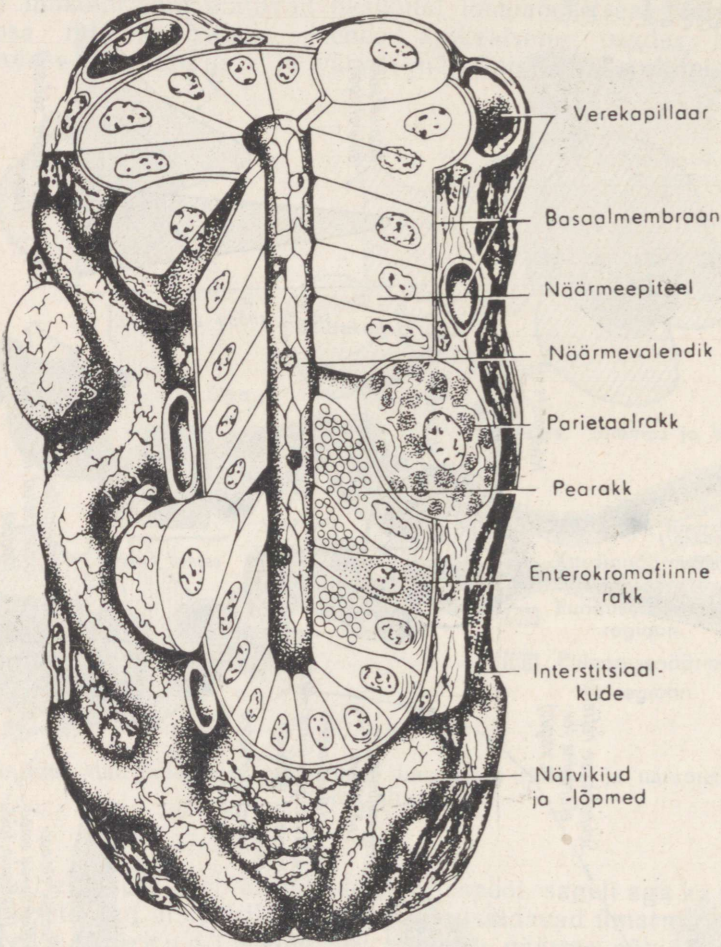
Joonis 128. Mao limaskesta jagunemine limaskesta ehituse ja näärmete iseloomu alusel.

(koeral) ei muutu. Kõrvalrakkudest väljaspool, sageli aga ka nende vahel asetsevad atsidofiilseid sõmeraid sisaldavad ümarnurgelised parietaalrakud. Nende arv väheneb näärme põhja suunas. Näärme valendikust eemal asetsedes seostuvad nad valendikuga rakkudevaheliste sekreedikapillaaride varal; samuti sisaldavad parietaalrakud oma sisemuses impregnatsiooni puhul nähtavat (intratsellulaarset) kapillaaristikku. Nagu tähendatud, võtavad parietaalrakud osa soolhappe (kloori-ioonide orgaaniliste komplekside) valmistamisest. Soolhappe lõplik süntees toimub maolohukestes. Limaskesta 1 mm sügavuses soolhapet ei esine. Peaosa moodustub parietaalrakkude kõrval albuminoosset tüüpi, pepsinogeeni valmistavatest pearakkudest ja vähestest ente-



Joonis 129. Skeem maonäärme ehitusest, innervatsioonist ja talitlusest. (O r i g.)

rokromafiinrakkudest. Pearakkude sõmerate hulk suureneb looma nälgimise ajal ja väheneb (regiooniti erineval määral) seedeperioodil.



Joonis 130. Mao fundusenäärme peaosa ruumiline skeem. (Goldsteini ja Rivenzoni järgi.)

3. Püloorusenäärmed (*glandulae pyloricae*) asetsevad maoväratipiirkonnas, avanedes sügavatesse maolohukestesse. Vastandina mao fundusenäärmetele on nad oma lõpuosades väänilise kuluga ning suhteliselt avara valendikuga ja on moodustatud (välja arvatud enterokromafiinrakud) ainsast rakuliigist (joonis

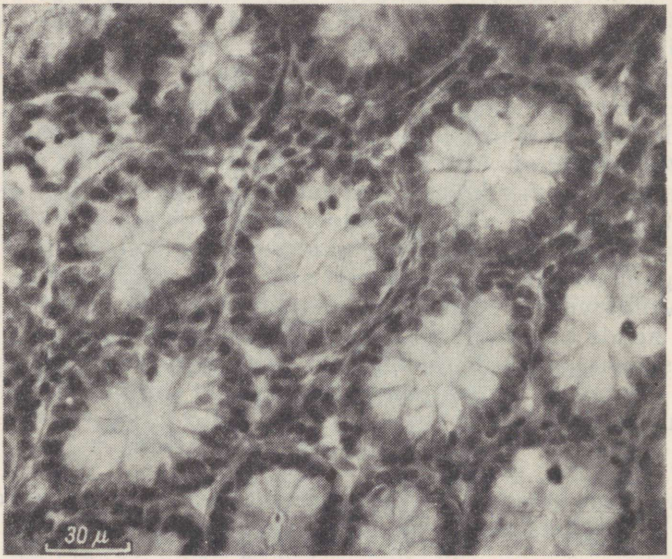
110). Nende nagu kõrvalrakkude ja kardianäärmetegi lima värvub inimesel ja lihatoidulistel Besti karmiiniga ja molübdeenhematoksüliiniga, mitte aga tavaliste limavärvidega (mutsikarmiiniga või mutsihemateiiniga). Vastandina katteepiteeli ja kõrvalosa rakkude mukoidile värvub püloorusenäärmete nõre ka atsidofiilselt. Taimtoidulistel loomadel on püloorusenäärmed enamasti mukoossed. Seal sarnaneb püloorusenäärmete pilt kord rohkem lihatoiduliste omaga, teinekord aga pigemini taimtoiduliste loomade püloorusenäärmetega (Burkl, 1950). Hobuse pülorusenäärmeid kirjeldavad mõned autorid ka mukoidsetena (Lison, 1953). Pülorusenäärmete lõpposad avanevad sügavatesse maolohukestesse kitsamate kael- ehk lüliosade kaudu. Kaelosa rakkudes sekreedisõmerad peaaegu puuduvad, kuid sageli esinevad siin mitoosid. Eriti pikad on pülorusenäärmete kaelosad seal.

Fundusenäärmete üleminek pülorusenäärmete regiooniks toimub aegamööda, nn. intermediaarsete näärmete vahendusel. Viimased erinevad tüüpilistest fundusenäärmetest selle poolest, et nende pearakud kord-korralt suureneval arvul asenduvad mukoidsete (kõrval-) rakkudega; viimaseid leidub siin isegi näärme põhjades. Lamba pülorusenäärmeis enterokromafiinrakud peaaegu puuduvad.

V. Soole seinas esinevad ja soolde avanevad näärmed
Seinasisesed ehk intramuraalsed näärmed

1. Soole päris-, proopria- ehk Lieberkühni näärmed (*glandulae intestinales*) ulatuvad limaskesta päriskihis asetsedes peensoole algusest alates kuni pärakuni (tahvlid VIII ja XIV; joonis 131). Nendel sageli hargnenud tubuloossetel näärmetel on jämesooles ja kodukarnivooridel ka peensooles sirge, mainimata koduloomade ja inimese peensooles aga nõrgalt vääniline kulg; samuti on nad jämesooles märgatavalt pikemad kui peensooles. Nende tiheda paigutuse tõttu kannab limaskesta vastav kiht sooles (nagu maoski) näärmekihi (*stratum glanaulare*) nimetust. Näärmete koguarv on koera peensooles näärmeavasid arvestades umbes 6 miljonit ja nende hargnenud lõpposi loendades umbes 25 miljonit. Jämesooles on neid (avasid arvestades) hobusel umbes 200 miljonit, veisel 107—154 miljonit, seal umbes 90 miljonit, lambal 40—50 miljonit, koeral 2,1—4,7 miljonit ja kassil 1,6—2,3 miljonit. Kõige arvukamate, katteepiteeli rakkudega sarnanevate pearakkude kõrval sisaldavad prooprianäärmed soole kogu ulatuses karikrakke ja enterokromafiinrakke ning inimese, hobuse, hiire jt. loomade peensooles näärmete põhjas ka nn. Panethi rakke. Viimased karakteriseeruvad atsidofiilsete sõmerate sisaldusega nende apikaalseis osades. Karikrakkude arv kasvab soole rektaalses suunas, kuid

enterokromafiinrakke leidub (peale veise) kõige rikkalikumalt duodeenumis. Veisel tõuseb nende arv jämesoole lõpposas. Lisaks nimetatud rakuliikidele leidub koera ja kassi peensoole lõpposas ja jämesooles veel selliseid granuleerunud basaalrakke, millede sõmeratel ei ole kromafiinsust ega argentafiinsust.



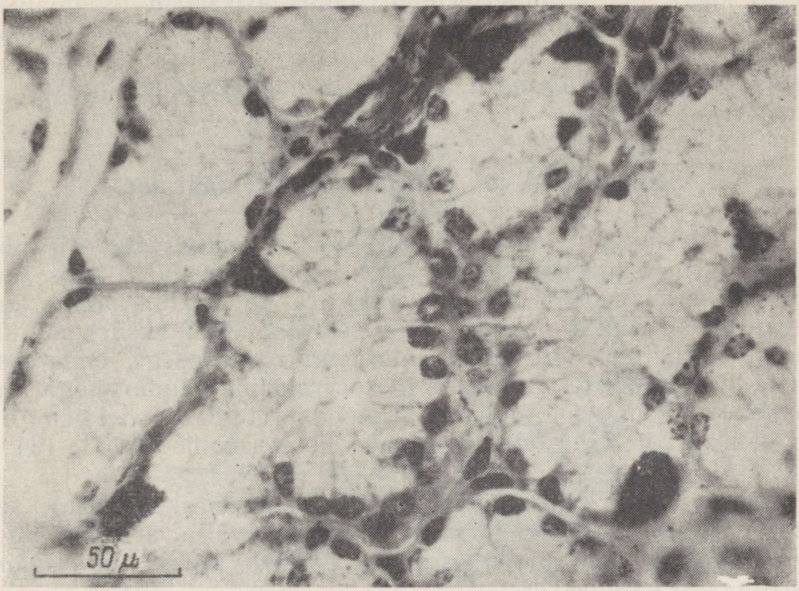
Joonis 131. Koera jämesoolenäärmed ristlõikes. Mikrofoto. Suurendus 370 korda. (Orig.)
Näärmete vahel asetseb intertubulaarne sidekude (strooma).

Panethi rakud setserneerivad pidevalt, kuid aeglaselt. Kõige intensiivsem on nende talitlus valgurikka toidu korral. Sel puhul rakud punduvad, sisaldavad rikkalikult sõmeraid ja rakkudes võib täheldada sekretsiooni- ja ekskretsioonifaase. Sekretiin ei mõjuta Panethi rakkude talitlust.

Soole prooprianäärmeid nimetatakse sageli ka soolekrüptideks.

2. Duodenaal- ehk Brunneri näärmed (*glandulae duodenales*) leiduvad hargnenud tubuloalveolaarsete näärmetena peensoole algusosa submukooskihis, ulatudes paiguti ka prooppriasse. Nende moodustunud näärmetsooni pikkus on (pülooruusest alates) inimesel 10—30 cm, koeral 1,5—2 cm, lambal 60—70 cm, seal 5[illegible] cm (maksimaalselt kuni 4—5 m), veisel ja hobusel 4—5 m (hobusel [illegible]randlikult kuni 10 meetrit); seega ei lange nende ulatus paratamatult kokku duodeenumi pikkusega. Pülooruse naabruses ümbritsevad duodenaalnäärmed soole limaskesta proopriat

pideva kihina, kuid distaalses suunas õheneb näärmete kiht submukoosas ja lõpuks esinevad näärmed vaid üksteisest eemaldunud sagarikkude näol. Viimane asjaolu teeb mõistetavaks väga erinevad andmed näärmete ulatuse kohta — nende hajutatuse tõttu võivad nad puududa ka sellistes lõikudes, mis on valmistatud soole-



Joonis 132. Hobuse duodenaalnäärmed. Mikrofoto. Suurendus 360 korda. (Orig.)

osast, kus üksikud sagarikud ometi veel esinevad. Veisel võivad nad (arvatavasti samal põhjusel) mõnikord puududa isegi duodeenumist valmistatud lõikudes (Titkemayer ja Calhoun, 1953). Iseloomult meenutavad nad pülloorusenäärmeid, olles mukoidsed inimesel ja lihatoidulistel, mukoossed taimtoidulistel ja segaiseloomuga seal (joonis 132). Värvitud preparaadis on nad soole prooprianäärmeist heledamad. Üksnes hobusel (ja küülikul) leidub duodenaalnäärmete algusosas (kuni pankreasejuha avani) ka albuminoosseid ja segasagarikke. Albuminoossed lõpposad sarnanevad igati pankrease aatsinustega ja nad ongi vaadeldavad pankrease intramuraalse osana. Tavaliste rakkude kõrval sisaldavad duodenaalnäärmed väheseid enterokromafiinrakke, inimesel ja hobusel ka üksikuid Panethi ja parietaalrakke ning hobusel ja kodumäletsejalistel karikrakke. Näärme-lõpposad on koondunud väikesteks sagarikkudeks. Viimakäigud avanevad kas prooprianäär-

mete põhja või (mis on tavalisem) iseseisvalt hattude vahele (tahvel XIV ja joonis 106). Duodenaalnäärmed produtseerivad pidevalt (nagu pülоorusenäärmedki) alkaalset limast (mukoidset) nõret, mis aitab neutraliseerida maosisaldise happelist reaktsiooni sooles.

3. Päraku- ehk anaalnäärmed (*glandulae anales*) on sea ja koera päraku intermediaartsoonis asetsevad tubuloalveolaarsed näärmed, mis valmistavad koeral rasutaolist ja seal limast sekreeti (joonis 112). Koera tsirkumanaal- ja karnivooride anaalpaunanäärmed kuuluvad nahanäärmete hulka.

Seinavälised ehk ekstramuraalsed näärmed

1. Kõhunääre ehk pankreas (*pancreas*) on liit-tubuloalveolaarne sagarikulise ehitusega albuminoosnääre, mis duodeenumisse avaneb hobusel ja koeral pea- ja abijuha kaudu, lambal ja kassil ainult peajuha ning seal ja veisel üksnes abijuha kaudu. Parootisest erineb ta inkretoorse talitlusega pankreasesaarte sisaldamisega, juttosade ja korvrakkude puudumisega ning (pikkade) kitsuste ulatumisega (lamedate tsentroatsinoossete rakkude näol) lõpposade sisse (joonised 133, 134 ja 135).

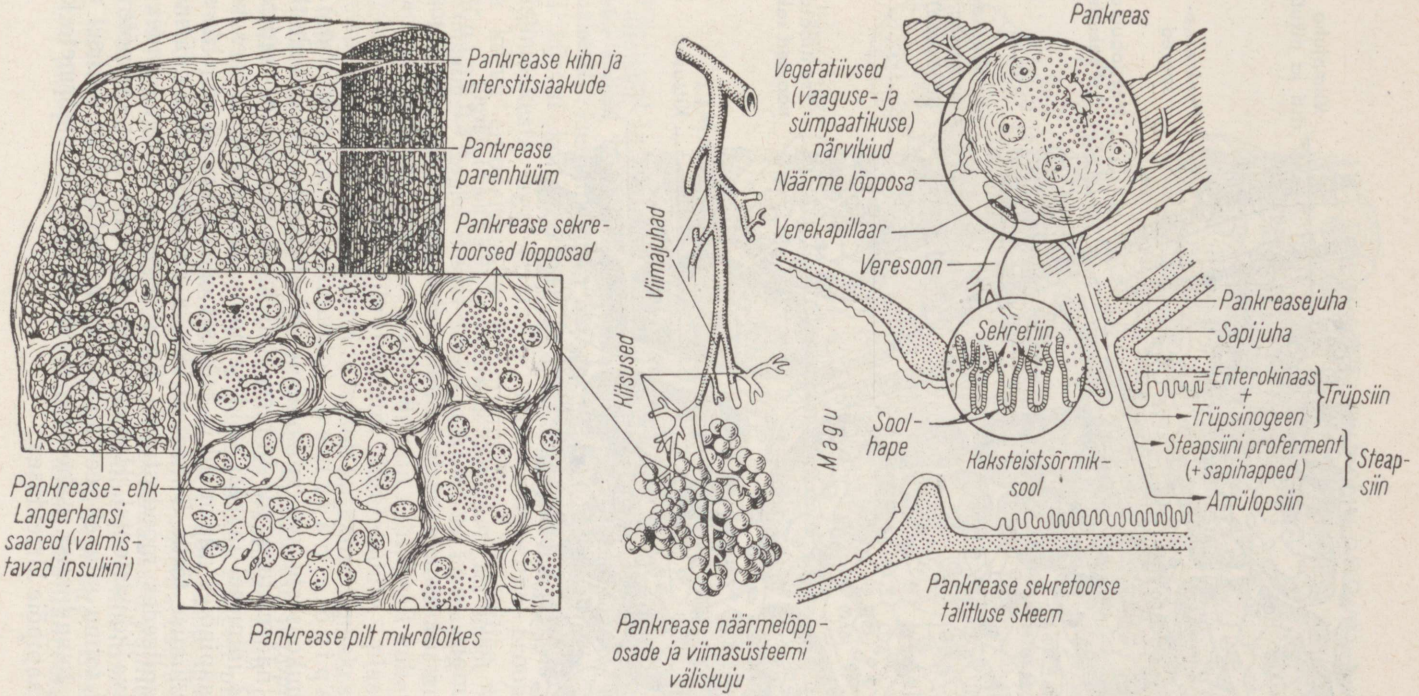
Suurte juhade silinderepiteel sisaldab karikrakke, nende sein hargnenud tubuloosseid limanäärmeid ja (välja arvatud siga) silelihasekiude. Sea pankreasejuhas puudub niihästi *muscularis mucosae* kui ka lihaskest.

Pankreas produtseerib valke, rasvu ja süsivesikuid lõhustavaid fermente.

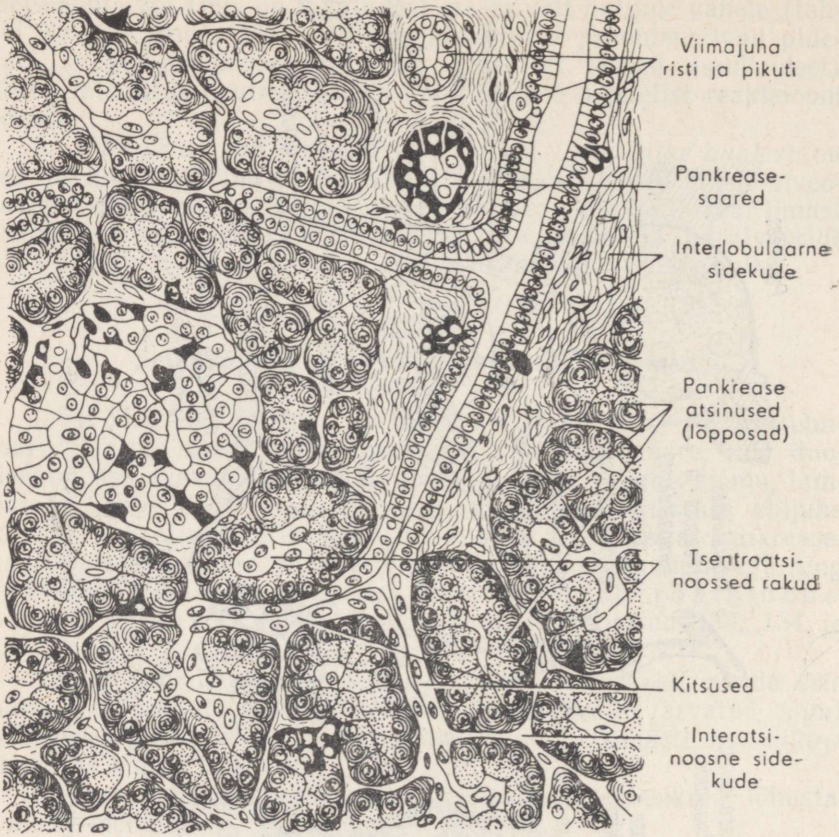
Loomadel, kellel magu söögivaheaegadel tühjub, on pankrease talitlus tsükliline. Näärme talitluse taastumise faasis moodustuvad sümogeenisõmerad maksimaalse intensiivsusega; sellele järgnevas sąlvestus- ehk puhkefaasis on süntees minimaalne, sest raku apikaalne osa on juba tihedasti täitunud sekreedisõmeratega. Eritusfaasis väljutatakse sümogeenisõmerad rakust.

Õhukeste sidekoeliste septide kaudu jaguneb pankreas mitmejärguliselt erineva suurusega sagarikkudeks. Väikesed sagarikud varustuvad verega ainsa arteri kaudu, mis oma algusosas sisaldab seadist läbivoolava verehulga reguleerimiseks.

2. Maks (*hepar*), organismi suurim nääre (välja arvatud veise lakteeriv udar), on samuti looteeas välja kasvanud duodeenumist, jäädes tekkekohaga ühendusse sapi ühisjuha kaudu. Imetajatel erineb maksa ehitus märgatavalt tavaliste näärmete ehitusest, mispärast me selle organi ehitust vaatleme hiljem iseseisvalt.

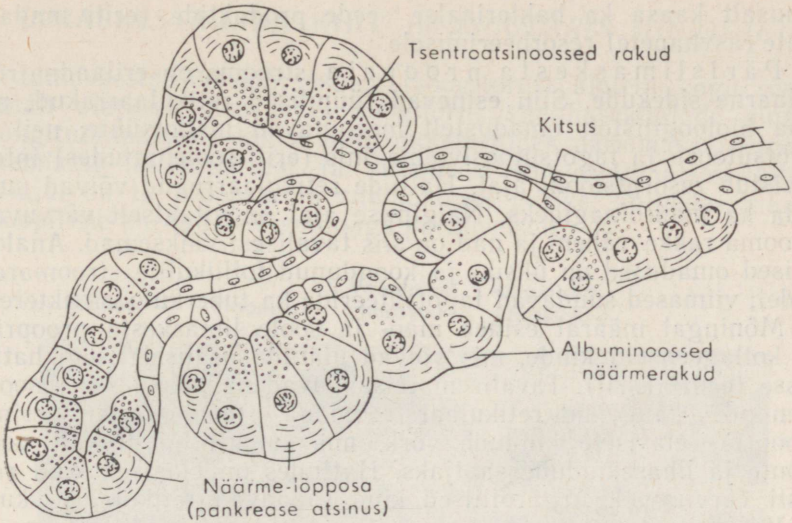


Joonis 133. Pankrease ehituse ja talitluse skeem. (Orig.)



Joonis 134. Pankrease mikroehitus. (Ferneri järgi.)
Mustad — glükagooni moodustavad saarte rakud; valged — insuliini moodustavad rakud. Ka kitsused ja tsentroatsinoossed rakud on kujutatud heledatena.

3. Sapipõie näärmed (*glandulae mucosae biliosae*) esinevad mukoossete või mukoidsete tubuloossete või tubuloalveolaarsete näärmetena nii inimese kui ka koduloomade sapipõies, piirdudes inimesel ja seal vaid sapipõie kaelosaga. Üksnes kassil ei leidu sapipõies näärmeid ja hobusel ei saagi neist kõnelda sapipõie puudumise tõttu. Siinsetest kui ka analoogilistest näärmetest mujal sapiteedes moodustunud lima seguneb sapiga, andes sellele veniva konsistentsi. Hobuse sapp on vedel, sest sapipõie puududes ei toimu siin ei vee tagasiimendumist ega ka olulisel määral lima lisandumist. Lähemaid andmeid sapipõie näärmete kohta esitame sapipõie kirjelduses.



Joonis 135. Pankrease näärme-lõpposade seos viimasüsteemi algusega.

LIMASKESTA PÄRISKIHT EHK PROOPRIA

Ehituselt ja koeliselt koostiselt on kutaanse limaskesta proopria ehk päriskiht hoopis erinev pärislimaskesta proopriast. Kutaanset limaskesta iseloomustab ektodermaalse mitmekihilise lame-epiteeli kõrval kollageensete ja elastsete kiudude rikas proopria, pärislimaskesta aga erilaadne retikulaarkoeline proopria koos teda katva entodermaalse kõrgprismalise ühekihilise epiteeliga.

Kutaanse limaskesta prooprias domineerivad homogeenses põhiaines paiknevad kiulised elemendid, mis peenenevad katteepiteeli suunas. Rakke on siin suhteliselt vähe ja nende hulgas on ülekaalus fibrotsüüdid; lümfotsüüte, plasmarakke, nuumrakke ja eriti granulotsüüte leidub kutaanse limaskesta prooprias väga hõredalt.

Kutaanse limaskesta kogu ulatuses moodustab proopria katteepiteelisse ulatuvaid papille. Üksikasjus papillide kuju ja suurus muutuvad, kuid üldiselt on nad pikemad paksu epiteeli piirkonnas. Enamik papillidest on üksikpapillid, keele dorsaalsel pinnal aga esinevad nn. koronaar- (pärg-) papillid: suurema esmase papilli servalt algavad omakorda väiksemad sekundaarsed papillid. Papillid tõhustavad epiteeli osmootset toitumist ja võimaldavad samal ajal katteepiteeli tugevamat liitumist proopriaga. Eesmagudes aitavad proopria papillid neis leiduva tiheda kapillaarvõrgu kaudu

tõhusalt kaasa ka bakteriaalse seede produktide (eriti madalamate rasvhapete) resorbeerimisele.

Pärislimaskesta proopria strooma on erilaadne retikulaarne sidekude. Siin esinevad tüüpilised retikulaarrakud, mis oma bioloogilistelt omadustelt meenutavad histiotsüüte; neil on atrotsütoosi- ja fagotsütoosivõime, mis (eriti soolehattudes) intensiivistub resorptsiooni ajal. Hattude retikulaarrakud võivad muutuda ka makrofaagideks. Nälgimise ajal on vitaalselt värvuvaid strooma rakke vähem ja nad on siis tavalisest väiksemad. Analoogilised omadused on üksik- ja koondunud folliikulite stroomarakkudel; viimased suudavad fagotsüteerida ka tuberkuloosibaktereid.

Mõningal määral esineb mao- ja soole limaskesta prooprias ka kollageenseid kiude, mis võivad ulatuda osaliselt isegi hattudesse (eriti kassil). Tavalisemalt saadavad nad üksnes veresooni, asendudes kaugemal retikulaarstroomaga. Hoopis õrnana esineb prooprias elastsete kiudude võrk, mis samuti on eeskätt veresoonte ja lihasekiudude saatjaks. Hattudes on elastsed kiud raskesti värvitavad. Argürofiilsed kiud saadavad retikulaarrakkude poolt moodustatud võrgustikku, olles tihenenud eriti sidekoe ja epiteelkoe piiril (katteepiteeli all ja näärmete ümber), aga ka lihasekiudude ja veresoonte naabruses.

Soolehattudes on lihasekiud veenidega ja lümfisoontega argürofiilsete kiudude varal selliselt seostunud, et lihasekiudude kontraheerumisel avanevad hattude veenid ja tsentraalne lümfikapillaar.

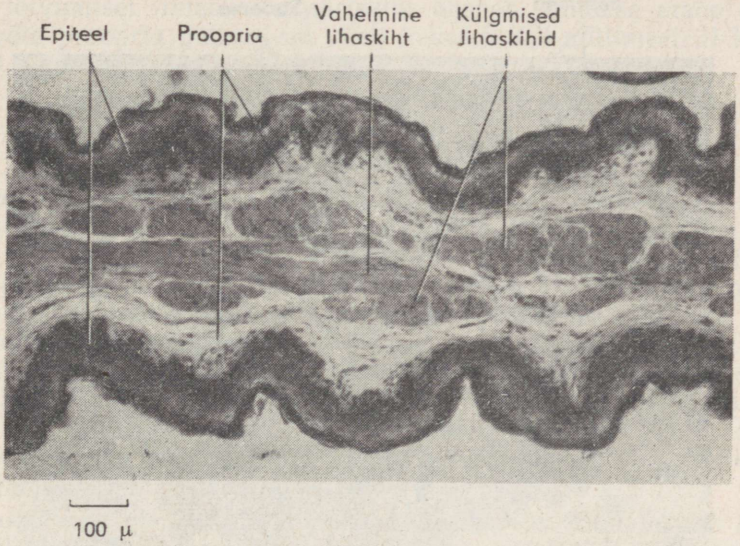
Rakulise retiikulumi silmades esinevad vastandina tüüpilisele lümfoidkoele soole ja mao limaskesta proopria stroomas väga mitmesugused rakud: makrofaagid, lümfotsüüdid, plasmarakud, nuumrakud, vere valgelibled ja viimaste noorvormid. On tõepärane, et ümaratuumalised eosinofiilsed leukotsüüdid (müelotsüüdid) tekivad soole limaskestas kohapeal. Mainitud rakuliikide (eriti lümfotsüütide) arv muutub seede eri faasidel.

Soole limaskestas olevad rändrakud lahkuvad siit kas 1) katteepiteeli kaudu soole valendikku, 2) verre või 3) lümfi. Osa neist kujuneb ümber teisteks rakuliikideks (plasmarakkudeks, epiteelis leiduvateks globulaarleukotsüütideks jne.). Vabadest rakkudest leidub prooprias kõige rohkem lümfotsüüte. Kõige rikkalikumalt leidub vabu rakke soole limaskesta prooprias lambal.

Erilaadse retikulaarkoe kõrval esineb soole limaskestas (eriti prooprias) ka tüüpilist lümfoidkude solitaarsete ja agregeerunud lümfisõlmekeste näol. Lümfoidkude on kõige rohkem sea mao ja soole limaskestas.

LIMASKESTA LIHASKIHT (*MUSCULARIS MUCOSAE*)

Limaskesta lihaskiht esineb (söögitorust alates) kogu seedekanali ulatuses, koosnedes söögitorus silelihasekiudude ainsast (longitudinaalsest) kihist ning moodustudes pärismaos ja sooles sisemisest tsirkulaarsest ja välimisest longitudinaalsest kihist. Kõikjal on ta proopria ja submukoosa piiriks, kulgedes makroskoopiliste kurdude välispinnaga paralleelselt.



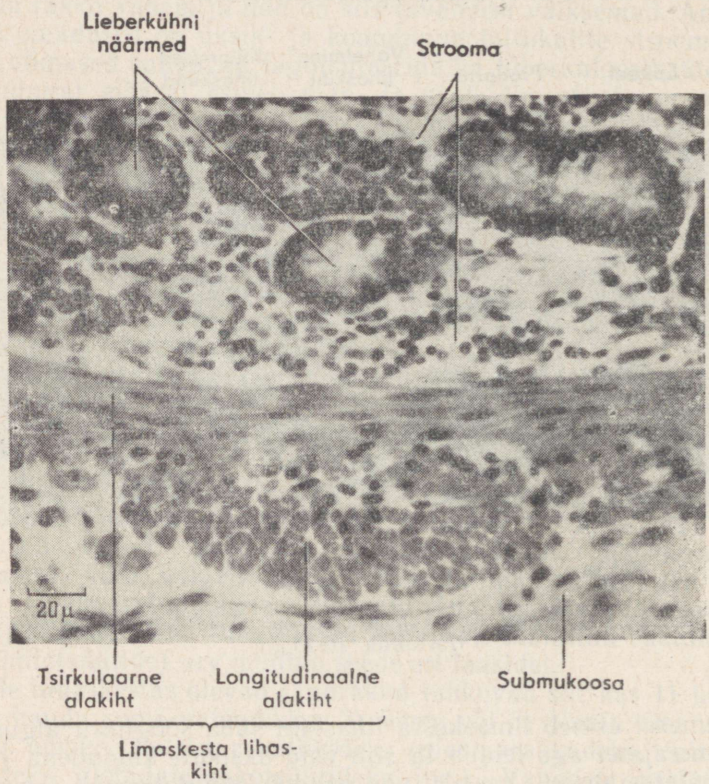
Joonis 136. Veise kiidekalehe ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)

Inimesel esineb limaskesta lihaskiht juba söögitoru algusosas; koduimetajatel aga leidub ta siin vaid üksikute kiududena (hobusel, mäletsejalistel, kassil) või puudub algul hoopis (koeral ja seal). Seal ilmub limaskesta lihaskiht esmalt (üksikkimpude näol) krikoidkõhre vastasküljel; pideva kihi moodustavad lihasekimbud alles söögitoru keskosas. Limaskesta lihaskihiga võrreldavad silelihasekiudude koondised puuduvad vatsas; võrkmikus on nad esindatud liistude harjas kulgevate lihasväätide kujul ja kiidekalehtedes leiduvad nad lihasplaadi kahe külgkihi näol, esinedes tüüpilise *muscularis mucosae* kujul ka lehtedevahelises seinas (joonis 136).

Maos on *muscularis mucosae* ebamääraselt kihistunud; selgesti eristunud kihtide asemel on silelihasekiudude kimbud sageli mitmesuunaliselt põimunud. Mao üksikutes regioonides on *muscula-*

ris mucosae kolmekihiline. Pülloorusepiirkonnas on limaskesta lihaskiht rikas elastsete kiudude poolest.

Peensooles lisandub limaskesta kahekordsele lihaskihile sea iileumis seespoolne longitudinaalkiht, kuna kassil esinevad *muscularis mucosae* longitudinaalkihis väheste lihasekiudude kõrval peamiselt sidekoelised pikikiud. Kahekihilisena esineb *muscularis mucosae* ka jämesooles (joonis 137). Tema paksuse kohta peen-



Joonis 137. Veise kooloni limaskest submukoosa piirilt. Mikrofoto. Suurendus 370 korda. (O r i g.)

ja jämesooles on andmed toodud tabelis lk. 265 ja joonisel 142. Rektumi ja aanuse piiril *muscularis mucosae* aegamööda kaob.

Limaskesta lihaskihist tungivad (eriti maos) üksikud kiud ka näärmekihti.

Iseloomustatava kihi ülesandeks on teostada limaskesta lokaalseid liigutusi, kohandada proopria pinda mao- ja soolesisesele ruumile, olla abiks näärmete sekreedi väljutamisel, reguleerida proop-

ria verevarustust ja vältida limaskesta vigastamist seedekanalisse sattunud teravatipuliste kehade poolt. Teraviku kohal toimuva lõtvumise tagajärjel pöördub näiteks nööpnõel sooles ümber, peaga tahapoole.

Peensooles aitab *muscularis mucosae* nähtavasti ka hattude pumpamisliigutustele kaasa, millega ongi seletatav tema tugevam areng sõrmjate hattudega loomadel (eriti koeral).

Limaskesta lihaskihi kontraheerumisel proopria pakseneb ja tema lõtvumisel limaskesta päriskiht õheneb. Inimese maos näiteks võib proopria paksus sel viisil kasvada 0,5 millimeetrilt kuni 1,2—1,4 millimeetrini ja vastupidi.

SUBMUKOOSA *(TELA SUBMUCOSA)*

Kogu seedekanali seina läbib kollageensetest ja elastsetest kiududest moodustuv toestik, mis tagab seinale elastsuse ja tugevuse. Sellise toestiku aluse moodustab submukoosa, mis kõige tugevamini on arenenud söögitorus ja maos. Ta koosneb peamiselt kollageensetest kiududest, milledel seedekanali lõtvumise või vähese pingutuse korral on lainjas kulg. Hulgaliselt leidub siin ka elastseid kiude, eriti lihatoidulistel; taimtoidulistel on elastne kude submukoosas vähem välja arenenud. Seejuures leidub jämesoole submukoosas elastseid kiude rohkem kui peensooles; eriti kehtib see hobuse kohta. Peensooles kasvab elastse koe suhteline hulk järjekorras: hobune → siga → lammas → kits.

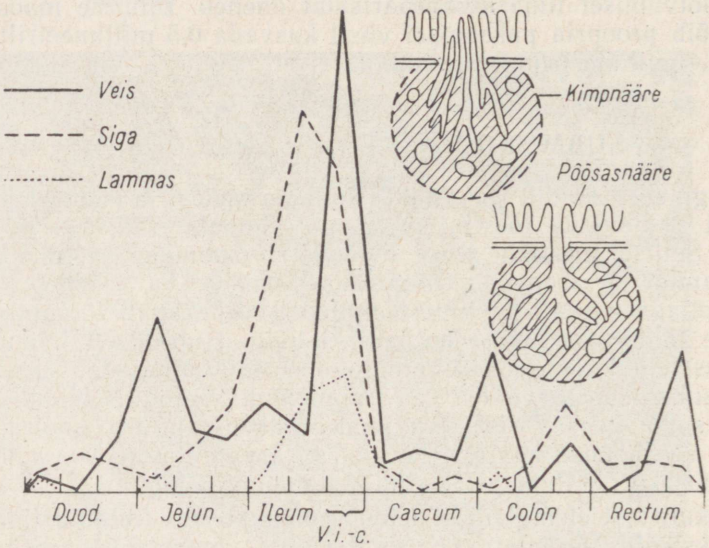
Rakulistest elementidest leidub submukoosas fibroblastide kõrval üksikuid plasmarakke, lümfotsüüte, leukotsüüte ja nuumrakke. Ka rasvarakke esineb siin, eriti kodu- (mitte aga uluk-) sea jämesooles. Sea peensooles leidub rasvarakke erandlikult ja üksikult.

Seedekanali submukoosa on rikkalikkude vere- ja lümfisoonte ning närvide asukohaks. Kõik nad moodustavad siin tihedasilmalisi põimikuid; soonte ja närvide paralleelne paigutus kollageensete kimpude suhtes kaitseb neid rebenemise eest.

Submukoosa mehaaniline talitlus seisab selles, et ta liikuvalt seob limaskesta lihaskestaga. See kajastub ka kollageensete ja elastsete kiudude kulgemises: nad võivad ulatuda ühest küljest välja limaskesta päriskihi pinnale (jämesooles) ja teisest küljest seostuvad nad lihaskestaga, jõudes välja serooskesta epiteeli alla. Submukoosa võimaldab prooprial kurde moodustades lihaskesta suhtes nihkuda; samal ajal kaitseb submukoosast koosnev kurdude telg siin paiknevaid suuremaid veresooni liigse komprimeerimise eest.

Submukoosa sügavam kiht on mõnevõrra tihedam; siin asetsevad kiulised elemendid kulgevad seedekanali pikitelje suhtes

(kahes teineteisele vastupidises suunas) spiraalselt. Omavahel ristudes moodustavad nad sellise sõrestiku, milles kiud vastavalt soole seina pingutusele moodustavad kord teravama, kord tõmbima nurga. Võretaoliselt paiknevad kiud pidurdavad elastselt ja tõhusalt igasugust mao ja soole seina ülepingutust. Et enamik venimatuid (kollageenseid) kiude esineb seedekanali seinas üksteisega ristuvate spiraalidena, siis sõltuvad kanali pikkus ja laius sellest, millise nurga moodustavad isekeskis ristuvad kiud.



Joonis 138. Ekstraduodenaalsete submukoosanäärmete ehk lümfoidsete soolenäärmete esinemissagedus veise, lamba ja sea sooles. (Hebeli järgi.)
Paremal üleval mainitud näärmete ehituse skeemid. (Grau ja Walteri järgi.) V. i. -c. = *valvula ileocaecalis*.

Radiaalse pingutuse puhul laieneb seedekanal, kuid lüheneb samal ajal seetõttu, et kiudude spiraalne kulg seejuures paratamatult lamestub (kollageensete kimpude asend muutub tsirkulaarsemaks). Niihästi seedekanali pikkus kui ka tema perimeeter võib ekstreemselt ligi kolmekordselt muutuda.

Submukoosa sisaldab näärmeid koera ja sea söögitorus (ösofageaalnäärmed) ja kõikidel loomadel peensoole algusosas (duodenaal- ehk Brunneri näärmed). Ülejäänud peensool ja kogu jämesool submukoosas spetsiaalseid näärmeid ei sisalda. Hajutatuina ulatuvad siia vaid väikesed (diameetriga 0,5—5 mm) proopria- (Lieberkühni) näärmete kimpjad või põõsasjalt hargnevad kogumikud, nn. lümfoidsed soolenäärmed ehk

ekstraduodenaalsed submukoosanäärmed. Mainitud näärmerühmi piirab väljastpoolt idutsentreid sisaldav lümfoidkihn. Lümfoidseid soolenäärmeid leidub kõikidel koduloomadel, kõige rikkalikumalt seal ja veisel. Seal ja mäletsejalistel on neid kõige tihedamini peensoole lõpposas (joonis 138), koeral ja kassil aga umb- ja pärasooles. Sea koolonis esineb lümfoidseid soolenäärmeid 300—800. Nende tekkemoodus ja funktsionaalne tähendus on selgitamata.

LIHASKEST (*TUNICA MUSCULARIS*)

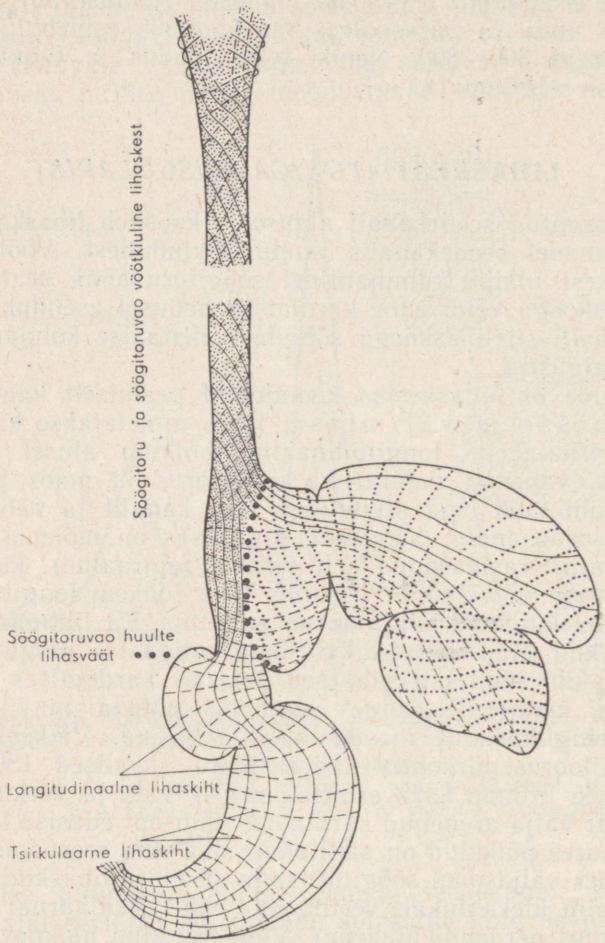
Välja arvatud seedekanali algusosa, koosneb lihaskest kõrgematel loomadel seedekanalis siledihasekiududest. Võötlihaskoeline lihaskest ulatub ruminantidel söögitoruvaoni, seal asendub ta silelihaskoega veidi enne kardiat ja hobusel asendub punakas lihaskest halli silelihaskoega söögitoru distaalse kolmandiku või viiendiku alguses.

Lihaskude on lihaskestas koondunud peamiselt kahte kihti — sisemisse ja välimisse, mida nimetatakse ka kiudude suuna (tsirkulaarne, longitudinaalne, põikne) alusel. Peen- ja jämesooles, vähemal määral ka söögitorus ja maos paiknevad sisemise kihi kiud oma pikiteljega risti kanalit ja välimise kihi kiud piki seedekanalit. Söögitoru algusosas on mõlema kihi kiudude paigutus vastassuunaliselt viltune (spiraalne), kuid kardiaalses suunas on väliskihi kiududel ikka rohkem longitudinaalne ja sisemistel kiududel tsirkulaarne paigutus. Ka lihtmaos on väljaspoolse kihi kiud ülekaalukalt longitudinaalse paigutusega ja seespoolse kihi kiud tsirkulaarsed. Üksnes kardiaalses umbsopis lisanduvad mainituile kõige seespoolsematena nn. kardiaalse umbsopi ringlihaskihti moodustavad põikkiud. Väikesse kurvatuuri ja püloorusepiirkonda nad ei ulatu (joonised 139 ja 140). Ruminantide liitmao kaks esimest osa — vats ja võrkmik — on oletatavasti välja arenenud kardiaalse umbsopi edasise laienemise teel, kusjuures põikkiud on säilitanud siin oma seespoolse asendi, moodustades väljaspool söögitoruvagu sisemise lihaskihi. Kiudude suund on siin ülekaalukalt vertikaalne ehk tsirkulaarne (peamiste piitade suhtes perpendikulaarne). Väliskihi kiud paiknevad enamvähem horisontaalselt. Väikese kurvatuuri sopistumise teel tekkinud kiideka kui ka pärismao lihaskesta kiudude suund nähtub jooniselt 140.

Lisaks välimisele longitudinaalsele ja sisemisele tsirkulaarsele kihile on söögitoru maopoolses osas limaskesta vastas veel erineval määral arenenud pikikiudkiht ja kiskjalistel soole lihaskesta seespoolsel küljel õhuke põikkiudkiht. Lihaskihtide vahel paikneb liigiti ja regiooniti erineval määral arenenud sidekoeline (intermuskulaarset ehk müenteerset närvipõimikut sisaldav) inter-

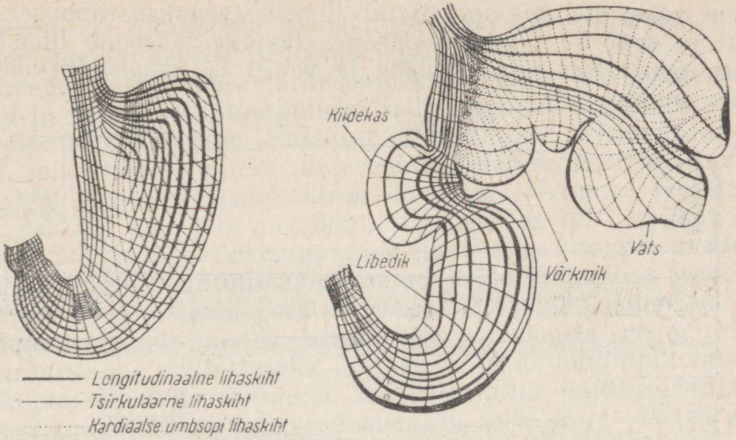
muskulaarkiht. Tugevamini arenenuna esineb ta veise, hobuse ja sea jämesooles.

Soole seinas ei paikne lihasekiud või nende kimbud päris tsirkulaarselt või longitudinaalselt. Mõlema kihi lihasekimbud kulge-

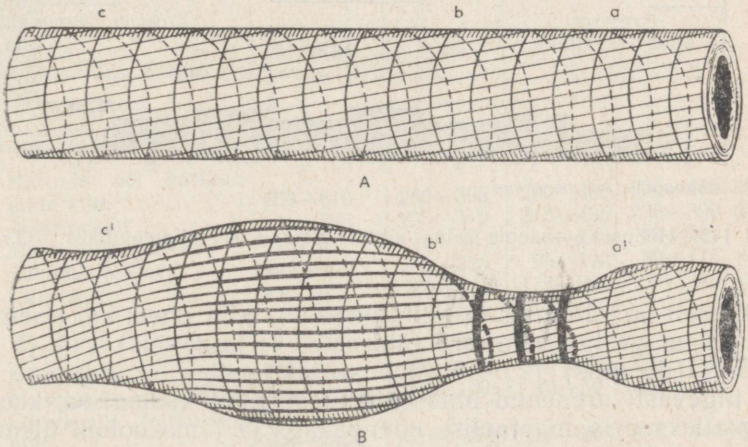


Joonis 139. Lihasekiudude kulg veise söögitoru ja magude lihaskesta kihtides. (P e r n k o p f i järgi.)

vad sooles spiraalselt, kusjuures spiraali kõrgus on (koera soole) sisemises kihis 0,5—1 cm, välimises kihis aga jõuavad lihasekimbud soole seina spiraalselt ümber haarates väljumisjoonele alles 20—50 sentimeetrit taga- või eespool. Seejuures toimub lihasekimpude kulg eest tahapoole vastupäeva (joonis 141).



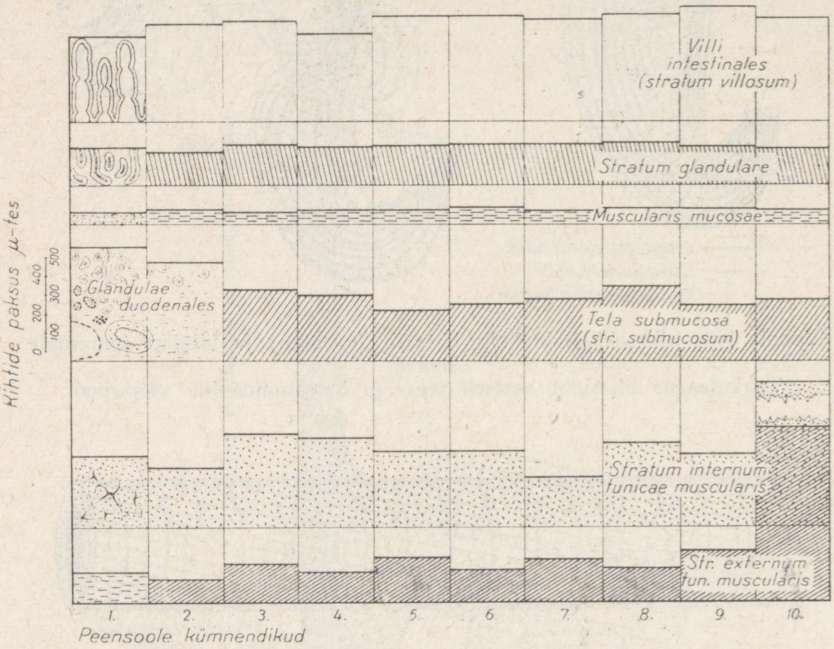
Joonis 140. Lihasekiudude kulg lihtmao (vasakul) ja liitmao (paremal) seinas.
Tsirkulaarne lihaskiht asetseb sees- ja longitudinaalne väljaspool.



Joonis 141. Silelihasekiudude spiraalne asend peensoole lihaskesta kihtides soikeajal (*A*) ja peristaltilise kontraktsiooni puhul (*B*). (Carey järgi.) Tsirkulaarkihi a^1 ja b^1 vahel asetsev kontraktsioonilaine põhjustab soole paikse ahenemise, kuid longitudinaalkihi b^1 ja c^1 vahel asetseva kontraktsiooniga käib kaasas vastava sooleosa avardumine ja lühenemine.

Lihaskihtide paksus muutub seedekanali anatoomiliste alaosade piirides. Nii pakseneb kõikidel loomadel söögitoru lihaskesta sisemine (tsirkulaarne) kiht (hobusel ka välimine kiht) kardia suunas. Sama on enamiku loomade puhul kehtiv peen- ja jämesoole kohta. Nii on lihaskest jejuunumis hobusel kuni 1 mm ja seal kuni

0,4 mm paks, iileumis aga ülatub lihaskesta paksus hobusel 6—7 mm-ni ja seal 3—4 mm-ni. Üksnes lambal suureneb lihaskesta paksus kaudaalses suunas vähe ja veisel ta hoopis õheneb tsekaalses suunas.



Joonis 142. Hobuse peensoole seina kihtide paksus eri kümnendikes. (O r i g.)

Üldiselt on välimine (longitudinaalne) kiht õhem kui sisemine. Hobusel on vastav vahekord tühisooles (jejuunumis) 1 : 2 ja niudesooles (iileumis) 1 : 5—6. Hobuse jämesooles on sisemine kiht eriti tugevasti arenenud umbsoole üleminekul koolonisse, kooloni vaagnalleksuuris, maotaolise laiendi taga ja jämekooloni üleminekul peenkooloniks.

Hobusel ja seal on pikikiud jämesooles ulatuslikult koondunud soolepaelteks. Paelte vahel ei puudu longitudinaalne lihaskiht küll mitte täielikult, kuid ta on siin väga õhuke. Hobuse umbsoole ja jämekooloni alguskääru paelad koosnevad ülekaalukalt elastsetest kiududest (elastsed paelad); peenkäärsoole paeltes seevastu on ülekaalus silelihasekiud. Pärasoole lõpposas soolepaelad kaovad.

Seedekanali seinakihtidest on lihaskest elastsete elementide poolest kõige rikkam; eriti on elastsed kiud koondunud intermuskulaarsesse kihti.

Peen- ja jämesoole seinakihtide paksust näitavad andmed allpool toodud tabelis ja joonisel 142.

Seedekanali lihaskesta ülesandeks on toidu või küümuse segamine ja selle edasiliigutamine. Sellise propulsiivse talitlusega ei tule toime ühekihiline lihaskest. Ühekihiline tsirkulaarne lihaskest, mis esineb näiteks veresoontes, veresoone sisu tavaliselt edasi ei tõuka; paikse kontraktsiooni ja lõtvumise teel ta vaid ahendab või avardab veresoont, reguleerides sel teel läbivoolava vere hulka. Hoopis teistsugune on lihaskesta ülesanne seedekanalis. Siin tingib longitudinaalsete kiudude kontraktsioon seedekanali lühenemist ja samaaegset laienemist. Soole laienemisel tekkiv tsirkulaarkiudude teatav venitus on omakorda nende kiudude kontraktsiooni põhjustajaks. Sel viisil tekib longitudinaalsete ja tsirkulaarsete lihasekiudude kooskõlastatud talitluse tagajärjel edasiliikuv soole seina avardumise ja selle taga või ees asetsev ahenemise laine, mis kaasa viib ka küümuse (joonis 141).

Peen- ja jämesoole seinakihtide paksus mikronites
(Martini, Vau, Torpatsi, Titkemayeri jt. andmetel)

Soole seina kihid / Loom	Hobune	Veis	Lammas	Siga	Koer
A. Peensool:					
1. Hattude või hattkurdude kiht	400—610	260—395	290—480	395—480	650—1100
2. Näärmekiht	175—225	220—310	215—435	230—390	315—700
3. *Muscularis mucosae*	26—80	16—32	10—24	13—24	60—80
4. Submukooskiht *	280—400	105—225	95—140	80—115	140—170
5. Lihaskest	490—700**	280—545	115—200	150—385	430—1030
B. Jämesool:					
1. Näärmekiht	225—450	375—645	260—390	290—425	340—590
2. *Muscularis mucosae*	70—100	80—100	40—50	40—70	60—70
3. Lihaskesta tsirkulaarkiht	860—2450	1710—3140	285—360	350—440	630—1365
4. Intermuskulaarne kiht	70—120	25—30	Väga õhuke	Märgatav	Väga õhuke
5. Lihaskesta longitudinaalne kiht	60—420***	760—1540	110—210	70—190	280—995

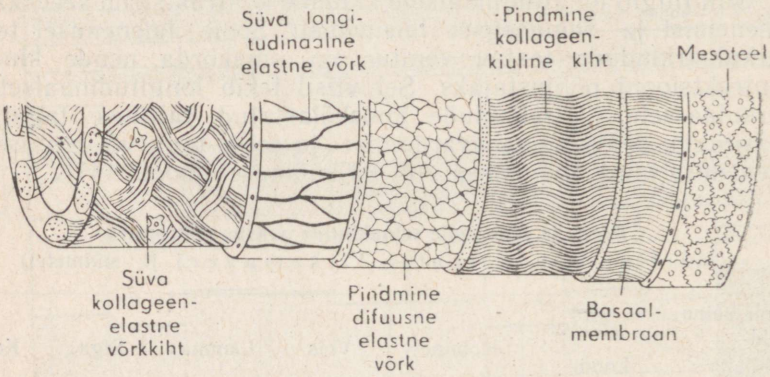
* Submukooskihi paksus on duodenaalnäärmete piirkonnas siin näidatust mõnevõrra suurem.

** Siinsetes mõõtmetes pole arvestatud lihaskesta paksust iileumis, kus ta hobusel ulatub ligi 3 mm-ni.

*** Soolepaelu kaasa arvamata. Paelte paksus võrdub hobusel keskmiselt 1000—1500 mikroniga ja seal (koos longitudinaalse kihiga) 400—500 mikroniga. Kõikidel siin mainitud loomadel pakseneb lihaskest rektumi suunas.

KÕHU- JA VAAGNAÕÕNE SEROOSKEST (PERITONEUM EHK KÕHUKELME)

Perikardiaalõõne ja suurte kere- (rinna-, kõhu- ja vaagna-) õõnte seinu ja mainitud õõntes asetsevaid organeid katval (seroos-) kestal on kõhu- ja vaagnaõõne eri piirkondades erinev ehitus. Vastavad andmed pärinevad peamiselt M. Baroni ja tema õpilaste uurimustest ning käivad eeskätt inimese ja küüliku kohta.



Joonis 143. Peensoole serooskesta kihid. (Baroni järgi.)

Inimese peensoolt kattev serooskest koosneb järgmisest kuuest kihist: 1) mesoteel, 2) basaalmembraan, 3) pindmine laineline kollageenkiht, 4) pindmine difuusne elastne võrk, 5) süva longitudinaalne elastne võrk ja 6) süva võrkjas kollageen-elastne kiht (joonis 143).

Mesoteel (serooskesta epiteel) koosneb lamedate rakkude ainsast kihist. Soole täitudes mesoteelirakud õhenevad ja laienevad ning nende (hõbedasoolade varal impregneeritavad) piirid muutuvad sirgjoonelisteks. Sooleseina kontraheerudes, vastupidi, mesoteelirakud paksenevad, jäävad pinnalt vaadatuna väiksemaks ja nende piirid muutuvad sakilisteks. Homogeenne basaalmembraan sisaldab sügavamas kihis õrna retikuliinkiudude võrku. Pindmine laineline kollageenkiht koosneb tihedasti paiknevatest longitudinaalsetest kollageenikiududest. Järgnev tihe difuusne elastne võrk omandab sooleseina kokkulangemise puhul akendunud membraani ilme. Süvas elastses võrgus domineerivad jämedad longitudinaalsed elastsed kiud; nende vahel on õrnemad anastomooskiud. Süva võrkjas kollageen-elastne kiht on kiudkihtidest kõige paksem ja ta koosneb vastassuunas spiraalselt kulgevatest kollageeni- ja elast-

sete kiudude kimpudest, mis sooleseina sügavuse suunas lihaskesta kiudskeletiks üle lähevad. Sooleseina serooskesta fibroarhitektoonika omapära väldib sooleseina välispinna kurrustumist soole tühjumise korral, s. o. ta tagab sooleseina alatist siledust, mis on vajalik hõõrdumiseta peristaltilisteks liigutusteks. Soole täitumise korral lainelised kollageenkiud õgvenduvad ja jämedate kimpude spiraalide kulg muutub lamedamaks; soole tühjumisel aga taastab vahepeal pingutunud elastne võrgustik serooskesta endise fibroarhitektoonika.

Vere- ja lümfisooned ning neid saatvad rakulised elemendid (kambiaalsed rakud, vähediferentseerunud fibroblastid, histiotsüüdid, lümfotsüüdid ja nuumrakud) asetsevad serooskesta kõige sügavamas kihis. Süvast elastse võrgu silmadest ei tungi isegi kapillaarid läbi. Seega jääb serooskesta veresoonte ja kõhuõõnes leiduva (peritoneaal-) vedeliku vahele viiekihiline soonteta seroos-hematolümfaatiline barjäär.

Mitmeti erinev on teiste piirkondade serooskest. Nii domineerivad maksa katvas serooskestas kollageensed struktuurid, kuid põrna mahu ulatuslikud muutused tingivad elastsete kiudude rikkust tema serooskestas. Kõhuseina peritoneumis on eriti paks võrkjas kollageen-elastne kiht. Suures rasvikus puuduvad basaalmembraani all tavalised kiudkihid; neid asendab siin kohev kollageensete kimpude ja väheste elastsete kiudude võrk koos veresoontega ja viimaseid saatvate fagotsütoosivõimeliste rakkude koondistega (piimtähnid või periadventitsiaalsed rakukogumikud).

Diafragma peritoneaalkestas puudub süva longitudinaalne elastne võrk ja pindmised kollageenkiud on siin (kui diafragma kuplit võrrelda maa poolkeraga) orienteerunud peamiselt ekvatoriaalses ning kollageen-elastsed kimbud meridionaalses suunas. Hoopis erilaadne on diafragma peritoneumi ehitus tema läbipaistvate alade, nn. imiluukide kohal. Siin esinevad süvas kollageen-elastses võrgus ulatuslikud avaused, mida kõhuõõne poolt katab õhuke, üksnes mesoteelist, basaalmembraanist ja pindmisest lainelisest kollageenkihist koosnev membraan. Imiluukide kohal koosneb mesoteel väga väikestest rakkudest, millede vahel leiduvad erineva suurusega lõhed. Ka basaalmembraanis esinevad arvukad ümarad mulgud. Üldse on kõik imiluukide kohal esinevad kihid rikkalikult perforeeritud, missugune asjaolu võimaldab korpuskulaarsetele osakestele ja rakkudele vaba pääsu imiluukides asetsevate lümfisoonte juurde. Ekspiratsiooni puhul diafragma imiluugid avanevad ja inspiratsiooni korral nad ahenevad. Vanaduses täitub osa luukidest makrofaagidega või rasvkoega. Imiluukide kaudu, mis diafragma kõrval esinevad inimesel ka rektovesikaal- ja rektouteriin-ekskavatsioonis ning skrootumi serooskestas, pääsevad kõhuõõnest lümfisoonestikku peale peritoneaalvedeliku mikroorganismid, erütrotsüüdid, surnud korpuskulaarsed partiklid ja isegi kasvajate rakud.

Peritoneaalvedelik tekib verest ultrafiltratsiooni teel. Sellises protsessis mesoteelil aktiivset osatähtsust ei ole. Küll aga mõjutab mesoteel mitmesuguste suspensioonide ja kõrgmolekulaarsete ühendite erisuunalist läbipääsu erineva dekompleksatsiooniastme kaudu, s. o. lõhede, stigmade või ulatuslikkude mulkude moodustamise teel oma rakkude vahel. Kui vastav (füsioloogiline või patoloogiline) ärritus kaob, moodustavad mesoteelirakud taas pideva kihi.

Läbi kõhuõõne serooskesta toimub üheaegselt nii peritoneaalvedeliku transudatsioon kui ka sama vedeliku reabsorptsioon (tagasiimendumine). Selle tagajärjel peritoneaalvedelik tsirkuleerib ja uuendub alaliselt. Sellelt seisukohalt eristatakse peritoneumis 1) transudeerivaid alasid (milleks on küüliкul peensoole serooskest ja emaka laisidemed), 2) resorbeerivaid (ehk reabsorbeerivaid) alasid (diafragma ja umbsoole serooskest) ja 3) indiferentseid alasid, mis peritoneaalvedeliku läbilaskmisest ühes või teises suunas oluliselt osa ei võta (mao- ja kõhuõõne eesosa serooskest). Peritoneaalvedelik liigub transudeerivate alade poolt resorbeerivate alade suunas, mida tõendab veresoonde süstitud ja siit kõhuõõnde pääsenud värvainete liikumine. Resorptsioon toimub eeskätt ülal kirjeldatud imiluukide kaudu. Transudeerivates alades esinevad ülekaalus veresooned ja neil on lümfisoontega võrreldes pindmisem asend; vastupidine on olukord resorbeerivates alades. Patoloogilistes tingimustes võivad peritoneumi kõik alad muutuda transudeerivateks.

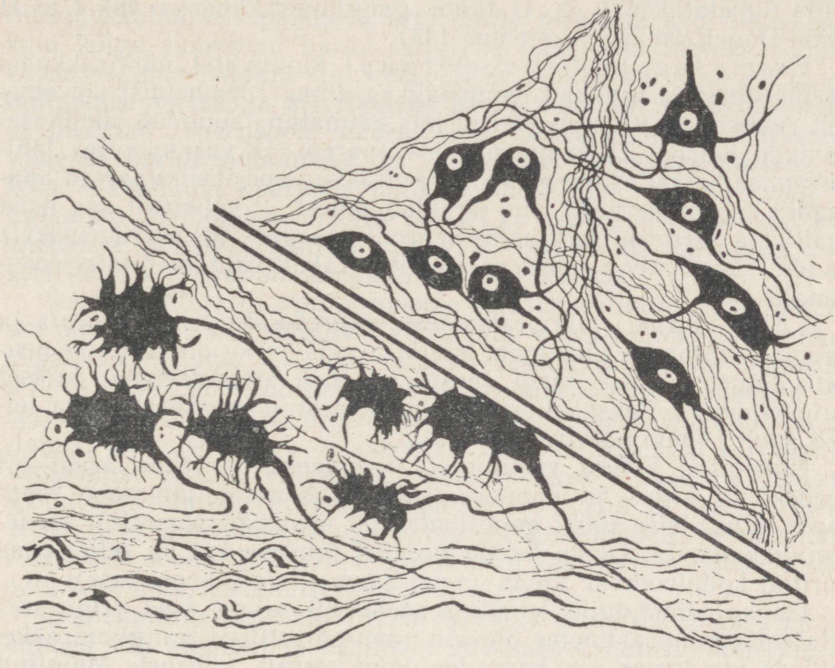
Vistseraalses peritoneumis leidub üksnes vabu närvilõpmeid; parietaalses peritoneumis ja peritoneumi duplikatuurides lisanduvad neile inkapsuleerunud lõpmed ning üksikud närvirakud.

SEEDEKANALI INNERVATSIOON

Seedekanali seinas (alates söögitorust) on närvikoe elemendid kiudude ja närvirakkude näol koondunud peamiselt kahte põimikusse: submukoosse ehk Meissneri pleksusena limaskesta lihaskihi ja lihaskesta vahele ning müenteer-, intermuskulaarse ehk Auerbachi pleksusena lihaskesta tsirkulaarse ja longitudinaalse kihi vahele. Vähem konstantsena võivad ganglionirakkudega varustatud närvipõimikud esineda ka subserooskihis (subseroospleksus) ja (sea maos ning ruminantide libedikus) *muscularis mucosae* peal subglandulaarselt.

Seedekanali seinasisene (intramuraalne ehk enteraalne) närvisüsteem kannab mao ja soolte talitluse suhtelist autonoomsust; seedekanali liigutused jätkuvad ka pärast seda, kui teda inner-

veerivad seinavälised närvid on kõik läbi lõigatud või kui sool on kehast hoopis kõrvaldatud. Mainitud põimikutes on osa kiude aferentsed (on spinaalganglionides paiknevate närvirakkude jätked; joonis 295 ja tahvel XXIV), osa kuulub eferentsetena parasümpaatilisse süsteemi (vaagus- ja pelvikusnärvi kiud) ja osa sümpaatilisse süsteemi (tahvel XV). On tõepärane, et intramuraalsetel närvirakkudel maos ja sooles on nn. vertikaalsete sünapside [nii nimetatakse seoseid kesknärvisüsteemist väljuvate eferentsete (vegetatiivsete) närvidega] kõrval ka horisontaalseid seoseid, s. o. selliseid, mis moodustuvad ühesse ja samasse ganglionisse või naabergangliónisse kuuluvate neuronite vahel. Niisugused sünapsid võimaldavad paiksete (seinasiseste) refleksikaarte moodustumist.



Joonis 144. Dogeli II tüüpi ganglionirakud söögitoru intermuskulaarpõimikust (vasakul all) ja Dogeli I tüüpi ganglionirakud kassi peensoole intermuskulaarpõimikust (paremal üleval). (N. G. Kolossovi järgi.)

On märkimisväärne, et rikkalikule aferentsele innervatsioonile vaatamata ei ulatu seedekanali seina (mehaaniline, keemiline, termiline jne.) ärritus (näiteks operatsiooni ajal) teadvusse. Üksnes põletikuliselt muutunud seedekanalis kujunevad tugevad ärritused valulisteks. Mitmekujulised (katmata ja inkapsuleerunud)

retseptorid leiduvad soole kõikides kihtides ja lisaks sellele veel veresoonte seintes ja isegi närvipõimikutes. Kõik nad degenereeruvad vastavate spinaalganglionide ekstirpeerimise järel.

Seedekanali intramuraalsetes ganglionides (submukoos- ja müenteerpleksuses) eristatakse kahte liiki väljakujunenud (diferentseerunud), parasümpaatilisse süsteemi kuuluvaid närvirakke, mida nimetatakse I ja II tüübi ganglionirakkudeks ehk I ja II tüübi Dogeli rakkudeks (joonis 144).

Esimesse (motoorsesse) tüüpi kuuluvatel närvirakkudel on lühikesed ja arvukad dendriidid ja ainus (dendriidist või otseselt rakukehast väljuv) neuriit, mis katmatuna suundub silelihasekiudude juurde. Et vaagusnärvide (parem- ja vasakpoolse) läbilõikamise korral esimese tüübi närvirakkude peritsellulaarsed aparaadid degenereeruvad, siis järeldub sellest, et vähemalt osa neist saab oma ärrituse tsentraalse neuroni (vaagus- või pelvikusnärvi) kaudu. Tüüpilistena esinevad mainitud rakud vaid imetajate seedekanalis.

Teise tüübi närvirakkudest väljuvad dendriidid peente ja kaugele ulatuvate jätketena, mistõttu neis raske on eristada neuriiti. Dogeli oletuse järgi teostavad nad aferentsetena paikset autonoomset refleksi, olles ühelt poolt seotud limaskestaga ja teiselt poolt I tüüpi närvirakkudega.

Nimetatud kahest rakuliigist domineerib esimene arvuliselt seedekanali algus- ja lõpposas (söögitorus, maos, jämesoole lõpposas), kuna teise tüübi ganglionirakud esinevad peamiselt seedekanali keskosas. Õeldu kehtib niihästi inimese kui ka selles osas uuritud koduloomade kohta (veis, kaamel, siga, koer, kass).

Lisaks nimetatuile leidub seedekanali seinas veel erinevates diferentseerumisastmetes olevaid (neuroblastilisi) ganglionirakke, millede arv looma ea kasvades kord-korralt väheneb. Mainitud embrüonaalset tüüpi närvirakke leidub seda rohkem, mida madalamal zooloogilises skaalas vastav loom asetseb.

Kassil leidub peensoole müenteerpleksuses üle 5 miljoni ganglioniraku; submukoospõimikus on neid 2—3 korda rohkem. Seega on kassi peensooles kokku umbes 20 miljonit närvirakku. Maos on närvirakkude arv müenteerpleksuses suurem kui submukoospõimikus. Kõige tihedamini paiknevad ganglionirakud (inimesel) pülooruses ja jämesoole lõpposas (üheruutsentimeetrisel pindalal umbes 15 000 rakku). Intramuskulaarsed ganglionid on (seal) kõige suuremad pärasooles, maopõhjas ja kaksteistsõrmiksooles. Närvirakkude arv ulatub neis mitmekümnest kuni sajani. Söögitoru ja pärasoole närvipõimikuis domineerivad arvuliselt müeliniseerunud närvikiud.

Enteraalsetel ganglionidel on iseseisev verekapillaaristik, mille kaudu tagatakse ganglionide normaalne verevarustus ka siis, kui teised verekapillaarid on lihaskesta spastiliste kontraktsioonide tõttu enamikus suletud (Radostina, 1953).

SEEDEKANALI VERE- JA LÜMFISOONED

Seedekanal varustub oma alaosades verega enam-vähem ühtlasel printsiibil. Adventitsiaalkoest keskseinandi või keskmete kaudu söögitoru, mao ja soole seinasse kulgevad arterid varustavad algul väiksemate harude kaudu adventitsiaal- või serooskesta, seejärel intermuskulaarselt paikneva arteriaalse pleksuse näol lihaskesta, kuid kõige suuremad harud tungivad lihaskesta läbides submukoosasse, moodustades siin isekeskis seostunud harude näol longitudinaalse asetusega arteriaalsed harud mao- või soolenäärmetele ja pikemad (peensoole näärmekihti läbivad) harud hattudele. Vähesed harud suunduvad ka lihaskesta. Verekapillaaristik on kõige rikkalikum näärmete kihis ja lihaskestas. Veenide kulg on ligikaudu analoogiline arterite omale; ka nemad moodustavad submukoosse põimiku, millest algavad veenitüved lahkuvad koos arteritega seedekanali seinast lihaskesta läbides.

Seedekanali, eriti aga peensoole veresoonestikule on karakteersed ühelt poolt samaliigiliste veresoonte vahel esinevad rikkalikud anastomoosid, mis leiduvad niihästi keskmetes kui ka seinasiseselt, ja teiselt poolt hulgalised arteriovenoossed anastomoosid ehk derivatoorsed kanalid, mis samuti võivad esineda osalt mesenteeriumis, peamiselt aga seedekanali seinas. Soonestiku rikkaliku seostumise kaudu väldítakse verevarustuse katkemine teatava soone vigastumise või kokkupigistumise korral ja koos arteriovenoossete anastomoosidega ning sulgeseadistega soonestikus võimaldab soonestiku selline ehitus verd vastavalt vajadusele suunata kord ühte, kord teise soolestiku alaossa.

Soolehattude kapillaaristikku varustav arter tõuseb hatu tipuni, minnes siin inimesel ja närilistel ühe haru kaudu üle kapillaaristikuks ja teise haru kaudu otseselt veeni. Koduloomade peensoole hattude tippudes arteriovenoossed anastomoosid puuduvad, kuid neid esineb siin rikkalikult submukoosas. Anastomooside kohal on arterid varustatud lihaskoeliste sulgeseadistega. Selliste sulgeseadiste varal suunatakse veri seedimise ajal hattude kapillaaristikku, vaheajal aga (sulgearterite avatuse korral) arteritest otseselt veenidesse. Submukoossetes veenides esinevad lihaskoelised seinapaksendid (sfinkterid) koos nende ees asetsevate õhukeseseinaliste laienditega võimaldavad siinsetel veenidel toimida vere ajutise varujana.

Seal esineb kogu peensoole ulatuses soole naabruses mesenteeriumi sees 1—2 cm laiune ja 0,5 cm paksune soonväät, mis koosneb omavahel tihedasti anastomoseerunud arteritest ja isekeskis seostunud veenidest koos arterite- ja veenidevaheliste kapillaaridega ja ka arteriovenoossete anastomoosidega. Olles varustatud rikkalikkude sulgeseadistega ja närvilõpmetega, on sea keskmetes paiknev soonväät oluliseks verevoolu reguleerijaks (Radostina, 1953).

Rikkalikkude arteriovenoossete anastomooside esinemisega seedekanali seinas seletub siit pärineva venoosse (portaalveeni) vere suhteliselt kõrge rõhk (133—176 mm H_2O) ja suhteliselt suur hapnikusisaldus. Portaalveeni vere rõhk on võrdlemisi vähe sõltuv arteriaalsest rõhust ja ta säilitab visalt oma kõrguse ka tugevate verekaotuste puhul.

Lümfisooned algavad umbsete kapillaaride näol epiteeli läheduses või nn. tsentraalkapillaaridena sõrmjate hattude teljes, kust nad üle lähevad näärmekihi all asetsevaks peenesilmaliseks lümfikapillaaride võrguks. Viimane seostub omakorda submukoosas asetseva lümfisoonte pleksusega, millest lümf lihaskesta läbivate tüvede kaudu edasi liigub mesenteriaalsoontesse. Vähem arenenud lümfisoonte pleksus paikneb ka intermuskulaarkihis.

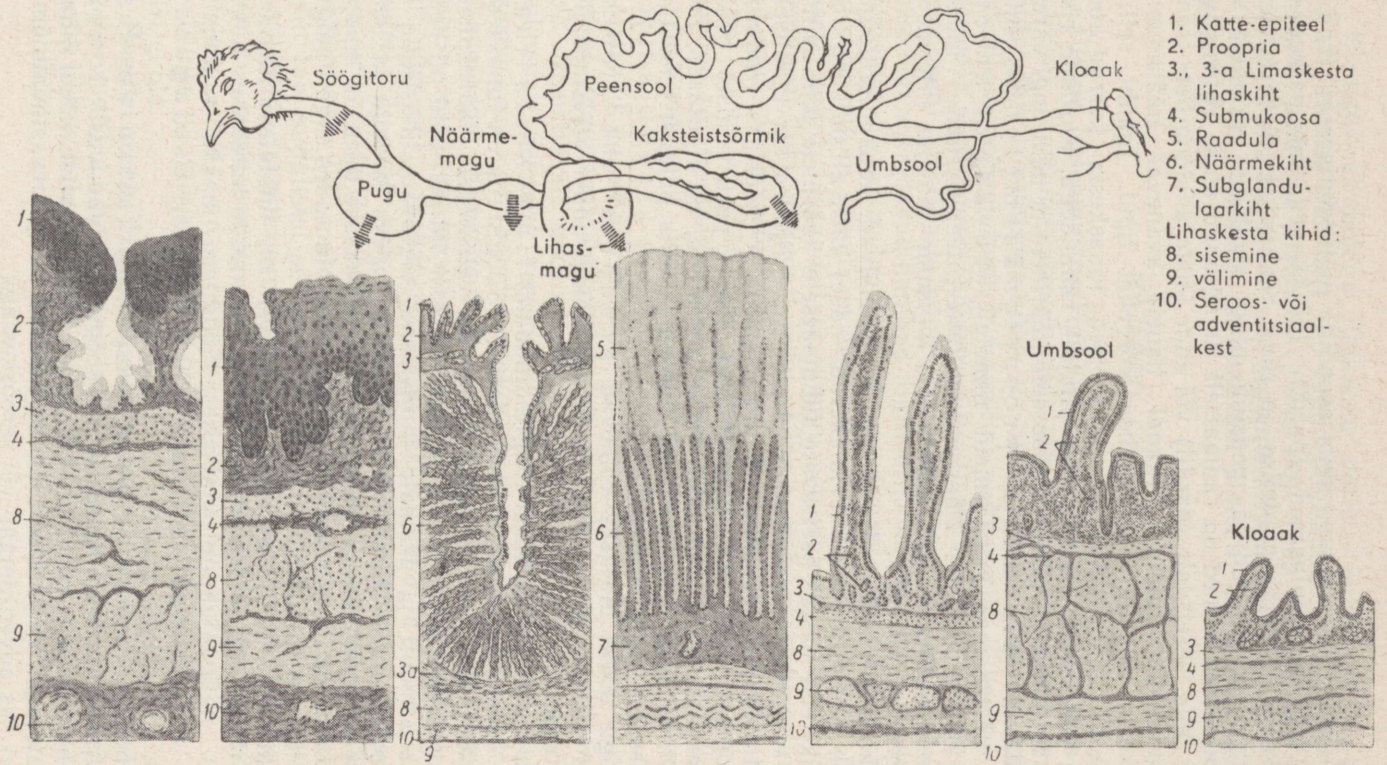
Mõningad uurimisandmed eitavad hattudesiseste lümfikapillaaride esinemist, sest sooleväliste lümfisoonte sulgemise puhul tekkivat ainult hattude turse, mitte aga preformeeritud kanalite laienemine (Rényi-Vàmos, 1957). Ka resorbeeruv rasv ränd avat otseselt läbi interstitsiaalkoe. Kontrolluurimised näivad sellist arvamust kummutavat.

Sea soole Peyeri naastude paramediaalse asendi ja parempoolse sooleseina parem-ventraalse kallaku tõttu toimuvat parempoolse seina kaudu tugevam toitainete ja patogeensete agensite imendumine, mille tõttu samal poolel esinevad ka rikkalikumad lümfisooned ja arenenumad mesenteriaallümfisõlmed (Kraus, 1958).

LINDUDE SEEDEKANALI EHITUSLIKKE OMAPÄRASUSI

Hatud esinevad limaskesta mikrokõrgenditena kogu soole ulatuses (jämesool kaasa arvatud), olles pikemad (duodeenumis kuni 1,5 mm) ja peenemad soole algusosas. Üksnes umbsoole tippudes muutub hattude pilt ebamääraseks; kord-korralt lühenedes kaovad nad siin peaaegu hoopis (joonis 145).

Kutaanne limaskest ulatub näärmemaoni, asendudes sellest alates näärmeid sisaldava pärislimaskestaga. Sellele jaotusele vastab ka katteepiteeli erinevus. Maitsmiskarikad näivad lindudel puuduvat. Kõik lindude süljenäärmed on mukoossed, albuminoossed näärmerakud neis puuduvad (Calhoun, 1954). Kutaanse limaskesta piirkonnas esineb rikkalikult intramuraalseid (suuõõnes submukoosas ja söögitorus prooprias paiknevaid) limanäärmeid. Kana ja tuvi pugus on näärmeid vaid erandlikult (kanal üksnes pugurennis). Tuvi «pugupiim» tekib katteepiteeli pindmiste kihtide rasvväärastuse teel, mitte aga näärmetest. Piimaga sarnaneb ta seega ainult välimuselt, mitte aga tekkemooduselt. Huvitaval kombel tekib «pugupiim» hormooni prolaktiini toimel nagu piimanäärme sekreetki.



Joonis 145. Kana seedekanali histoloogiline ehitus. (Joonise on õpperaamatu jaoks valmistanud veterinaariakandidaat H. K ü b a r.)

Näärmemaos esinevad süva asendiga multilobulaarsed (kanal, hanel) või unilobulaarsed (pardil) liitnäärmed, mis paiknevad limaskesta lihaskihi pindmise ja süva osa vahel. Need ainsast rakuliigist koosnevad ja pepsiini ning soolhapet valmistavad tubuloossed näärmed on radiaalselt rühmitunud ühise viimakäigu ümber, mis iseseisvalt (pardil) või enne teiste analoogiliste tsentraalruumidega ühinedes (kanal, hanel) avanevad näärmemao limaskesta sisepinnal kuhikulise kõrgendi tipul. Igaüht sellist näärmeava ümbritsevad kontsentrilised limaskesta kurrud koos nende vahele jäävate sügavate pilujate ruumidega. Kurdude ristlõikes meenutavad pilud tubuloosseid näärmeid ja neid ongi varem kirjeldatud «pindmiste proopriaäärmetena», mispuhul näärmemao liitnäärmeid nimetati «süvadeks proopriaäärmeteks». Näärmemao katteepiteel sarnaneb imetajate mao katteepiteeliga. Näärme- ja lihasmao vaheline intermediaartsoon on näärmetu.

Lihasmao sisepinnal näärmeavad puuduvad, kuid mikrolõigus nähtub, et siin leiduva sarvja (keratinoidse) katte all paikneb tihedalt üksteise vastas asetsevate tubulaarsete näärmete kiht. Nimetatud näärmete nõre muutub näärmetest väljudes sarvetaoliseks (keratinoidseks), krobelise pinnaga katteks — hõõrlaks (*radula*), mis kaitseb limaskesta trituratsiooni (toidu purustamise) puhul mehaaniliste vigastuste eest. Tuleb arvestada, et liigutused, millede varal lihasmaos leiduvaid kivikesi ja toitu paigast teise tõugatakse, on väga jõulised.

Kogu soole ulatuses esinevad proopria- ehk Lieberkühni näärmed, kuid duodenaal- ehk Brunneri näärmed lindudel puuduvad.

Ühekihiline (peamiselt longitudinaalne) limaskesta lihaskiht esineb kogu seedekanali ulatuses. Söögitorus on limaskesta lihaskiht ligi 3 korda paksem lihaskesta väliskihist. Näärmemaos haaravad limaskesta lihaskihi kiud siinseid liitnäärmeid nii pealt kui ka altpoolt ja üksikute kimpudena ulatuvad lihasekiud ka näärmete vahele. Limaskesta lihaskihi tugeva arengu ja tema all asetseva submukooskihi väga väikese paksuse tõttu on *muscularis mucosae* linnu seedekanalis või selle alaosades sageli paigutatud lihaskesta hulka.

Limaskest (välja arvatud lihasmaol) on lümfotsüütiderikas. Eriti rikkalikult leidub lümfirakkude kogumikke kutaanses limaskestas näärmejuhade naabruses. Söögitoru makku suubumise kohal moodustavad nad (mitte alati esineva) ösofageaaltonsilli. Peyeri naastud lindudel puuduvad.

Lihaskest koosneb tugevast seespoolsest tsirkulaarsest ja väljaspoolsest õhukesest (hanel söögitorus puuduvast) longitudinaalsest kihist. Lihasmao kõõlusplaatide kohal lihaskest puudub. Väljastpoolt on seedekanal kaetud (vastavalt ümbrusele) kas adventitsiaal- või serooskestaga.

Kloaagil on soolega ligikaudu võrdne ehitus. Kloakaalpaun (*bursa Fabricii*) on lümfoepiteliaalne organ, mis esineb lindudel alla ühe eluaasta (joonis 50). Teda on lähemalt iseloomustatud lümfoepiteliaalsete organite kirjelduses.

Maks ja pankreas sarnanevad üldiselt imetajate vastavate organitega.

HAMBAD (*DENTES*)

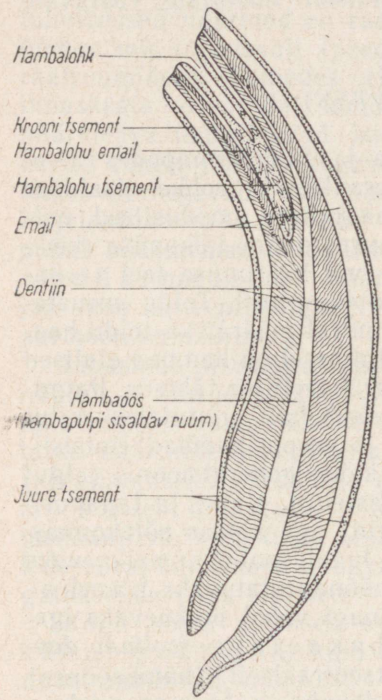
Üldine iseloomustus. Hambad on üla- ja alalõua sompudes (alveoolides) reastunult kinnitunud, mineraalainete rohke sisalduse tõttu suure kõvadusega kiilu- või tulbakujulised moodustised, millede ülesandeks on toidu mehaaniline purustamine lõikamise (kiskjalised), pigistamise (kõigetoidulised) või hõõrumise teel (taimtoidulised) lõualihaste poolt arendatud jõu varal. Toidu purustamise kõrval täidavad hambad liigiti erineval määral ka toidu haaramise ja organismi kaitse ülesannet. Inimesel on hambad olulised ka kõnelemisel; samuti on neil siin suur esteetiline tähtsus. Paigutuselt, kujult, ülesandelt ja arengu seisukohalt eristatakse mitut hammaste liiki, milledest lõike-, kihv- ja eespurihambad (intsisiivid, kaniinid ja premolaarid) esinevad kahes generatsioonis (algul piima- ja hiljem jääv- ehk püsihammastena), vahe- ja tagapurihambad (diastemaathambad ja molaarid) aga ainsas põlvkonnas.

Anatoomiliselt jaguneb hammas luualveoolides paiknevaks hambajuureks (*radix dentis*), suuõõnde ulatuvaks hambakrooniks (*corona dentis*) ja kummagi vahel paiknevaks igemetest (*gingivae*) ümbritsetud hambakaelaks (*collum dentis*). Struktuurilt koosneb hammas tsentraalselt (hambaõõnes) paiknevast pehmest, veresooni ja närvikiude sisaldavast sidekoelisest hambapulbist (*pulpa dentis*) ja seda väljastpoolt ümbritsevast kaltsifitseerunud hambasubstantsist. Viimases eristatakse ehituse, keemilise koostise ja arengu alusel 1) hambaõõnt vahetult piiravat ja mahuliselt kõige ulatuslikumat dentiini (*dentinum*), 2) seda krooni osas väljastpoolt katvat hambaemaili (*enamelum*) ja 3) hambajuurt ümbritsevat hambatsementi (*cementum*). Välja arvatud mäletsejaliste intsisiivid, katab tsement taimtoidulistel põllumajandusloomadel ka hamba anatoomilist krooni, haarates emaili väljastpoolt (joonis 146). Hambajuur seostub hambasompu moodustava lõualuuga kollageenkiulise sidekoe — periodontsiumi (*periodontium*) varal.

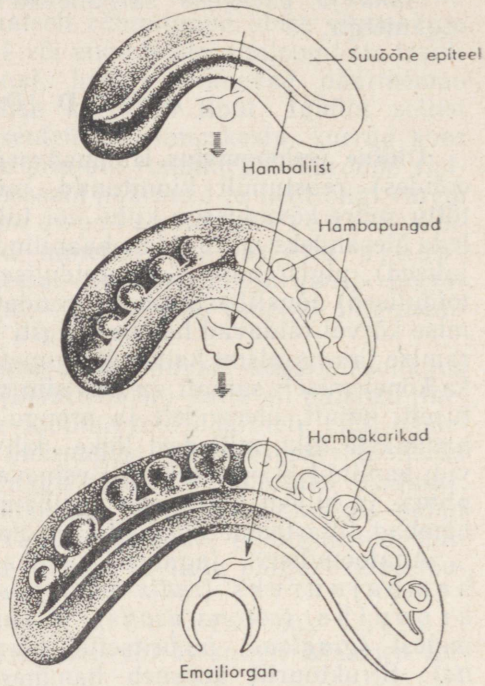
Piima- ja jäävhammaste histoloogilises ehituses olulisi erinevusi ei ole.

Hamba areng. Hammaskaare esmaseks algmeks on embrüonaalse suuõõne (*stomadeum*) epiteeli all asetsevasse mesenhüümkoesse ulatuv hobuserauakujuliselt kaarjas plaat — hambaliist. Hambaliistu labiaalsele pinnale ilmub hammastele vastaval arvul

mütsi- ehk kolvikujulisi epiteliaalseid moodustisi — emailiorganeid (joonised 147, 148 ja 149); nende poolt ümbritsetud sidekude kannab hambapapilli nimetust. Niihästi hambaliist kui ka teda emailiorganiga siduv rakuväät (kolvi kael) hil-



Joonis 146. Hobuse lõikehammas pikuti poolitatult.

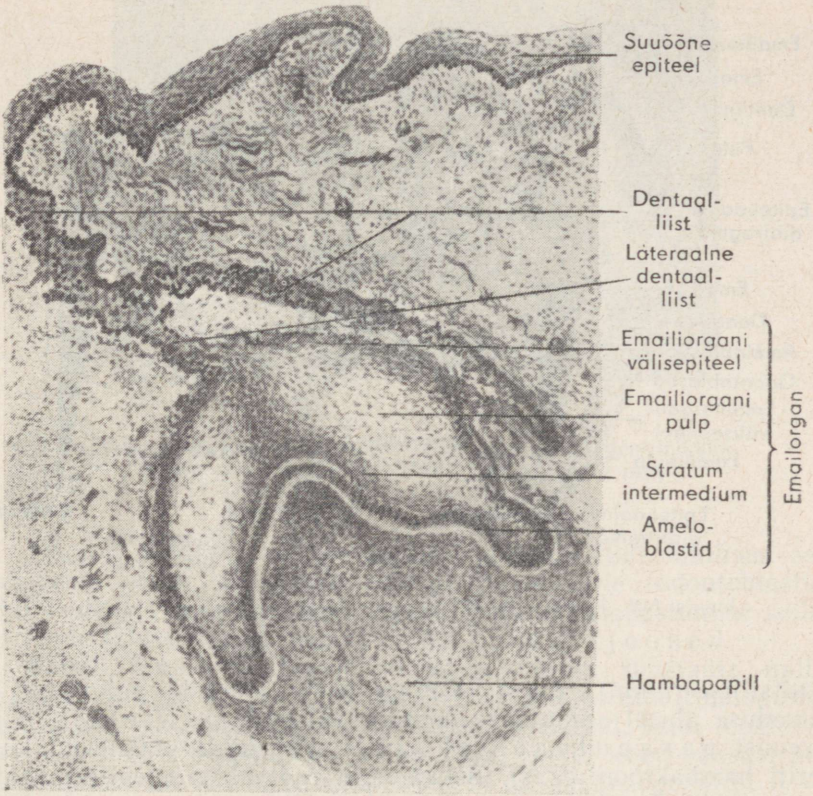


Joonis 147. Hambaliistu, hambapungade ja hambakarikate skeem. (Meyeri järgi.)

jem redutseerub. Emailiorgan koosneb välimisest lamedarakulisest ja seespoolsest kõrgerakulisest kihist, millede vahele jääb tähekujulistest epiteelirakkudest moodustuv emailipulp. Iga hambaalget piirav tihenenud mesenhüüm kujuneb sidekoeliseks hambapaunaks. Mesenhüümse päritoluga hambapapilli pinnal (emailiorgani vastas) asetsevad rakud (odontoblastid) valmistavad dentiini, emailiorgani seespoolsed rakud (enameloblastid ehk adamantoblastid) hambaemaili (iga rakk ühte emailiprismat) ja hambapauna sisepinnal asetsevad rakud hambatsementi. Hambapapilli ülejäänud osa kujuneb hambapulbiks ja hambapauna välissein periodontsiumiks. Kui arenev hammas püsib kuni igemetest väljumiseni hambapaunas, siis tsementeerub ta välispind üleni (hobusel kõik hambad ja mäletsejalistel

purihambad); kui aga hammas kasvab paunast välja enne igemetest väljumist, siis jääb tsemendist kaetuks üksnes juur. Ajal, mil hammas igemest väljub, läheb emaili moodustanud emailiorgan lõplikult kaotsi; sellega koos kaob ka emaili regenereerumisvõime.

Dentiin. Dentiin on pulbi välispinnal asetsevate odontoblastide poolt produtseeritud nõrk-kollaka värvusega rakuvaba kaltsifitsee-



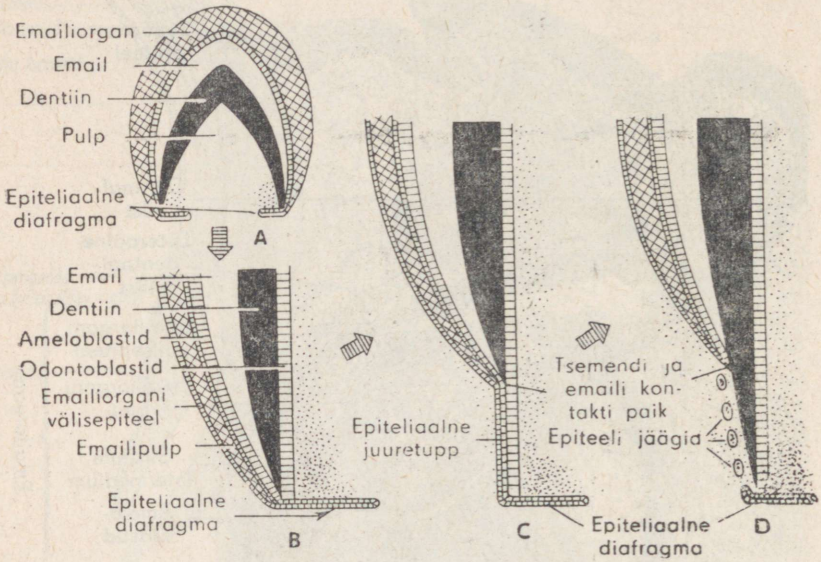
Joonis 148. Hamba arengu karikastaadium. (O r b a n i järgi.)
X — jäävhamba alge.

runud substants, mida radiaalses suunas läbivad perifeerselt ahenevad ja isekeskis külgharude kaudu liituvad 2—4-mikronise diameetriga d e n t i i n i k a n a l i d (tahvel XVI). Viimastesse ulatuvad d e n t i i n i- ehk T o m e s i k i u d u d e n a odontoblastide protoplasmajätked kui ka üksikud närvikiud. Dentiini pulpaarse pinna 1 mm²-l ulatub kanalite avauste arv (inimesel) 30 000 kuni

75 000-ni. Paljastunud dentiinis moodustavad dentiinikanalid teed, mida mööda mikroobid saavad läbida paksu dentiinikihi.

Mõnevõrra erinev on dentiini õõnsuste süsteem veiste (ja jäneste) hammastes. Siin väljub hambaõõnest otseselt üksnes osa dentiinikanaleist, ülejäänud dentiinikanalid aga algavad torukujulistest hambaõõne harudest (joonis 150).

Dentiinikanalite vahel paiknev substants koosneb kollageensetest kiududest ja kiude siduvast struktuuritust kaltsiofiilsest

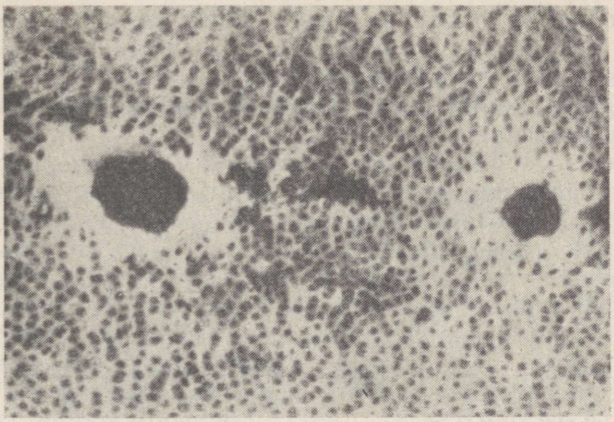


Joonis 149. Hamba juure arengu skeem. (Orbani järgi.)

(kaltsifitseerunud) ainest. Kollageensete kiudude paigutuse ja jämeduse alusel eristatakse dentiini välimist mantelkihti ja sisemist parapulpaarset kihti. Väliskihis paiknevad kiud (eriti hambakrooni osas) ülekaalukalt radiaalses (dentiinikanalitega paralleelses) suunas, pulbipoolses kihis aga tangentsiaalselt ehk hamba pikiteljega enam-vähem paralleelselt. Ühtlasi on parapulpaarsed (Ebneri) kiud väliskihi (Korffi) kiududest peenemad ja Ebneri kiud on isekeskis koondunud kontsentrilisteks (dentiini-) lamellideks. Pinnavaates on lamellide kiud üksteisega läbi põimunud.

Mineraalsubstantsi on dentiinis umbes 70%. Impregneerumata jääb orgaaniline aine osaliselt üksnes dentiini välispinna läheduses väikeste sopistunud alade — interglobulaarruumide näol. Mainitud nimetus tuletub asjaolust, et siin naabruse lubjastunud substants kerajate kõrgendite ehk kühmude näol kaltsifit-

seerumata dentiini alasse tungib. Suurematena esinevad interglobulaarruumid hambakrooni piirkonnas; hoopis väikesed on nad hambajuures, kus nad moodustavad Tomesi sõmerkihi (tahvel XVI). Tomesi sõmerkihi ilme erineb liigiti. Loomadel lubjastub tavaliselt ka interglobulaardentiin.



Joonis 150. Värviga täidetud dentiinitorude ja dentiinikanalikeste ristlõiked veisel. (Bodingbaueri järgi.)

Hamba ristlihvis nähtav dentiini kontsentriline kihilisus osutab tema kasvu ja lubjastumise perioodilisusele (odontoblastide aktiivsuse- ja puhkeperioodidele). Dentiini moodustumise soikeperioode tähistavad peened Oweni kontuurjooned.

Email. Email on organismi kõige kõvem substants, milles orgaanilist ainet ja vett leidub vaid umbes 4%. Email moodustub hamba välispinnaga perpendikulaarselt asetunud, veidi looklevalt ja naabritega läbipõimunult kulgevatest, emaili kogu paksust katkestumatult läbivatest kuuekandilistest või ümarnõgusatest 3—5-mikronise diameetriga emailiprismadest ja viimaste vahel asetsevast tsementeerivast interprismaatilisest substantsist; viimast on kõige rikkalikumalt koera ja sea hammastes. Emailiprismad võrduvad oma kujult ja diameetrilt neid moodustanud enameloblastide kuju ja ristmõõtmetega. Väljastpoolt on prismad kaetud hapete suhtes resistentsema ja orgaanilise aine poolest rikkama kihiga — emailiprisma tupega. Emailiprismade teatavamääraline omavaheline läbipõimumine vähendab emaili lõhenemise ohtu ja tingib hamba pikilihvis reflekteeritud valguses nähtavat optilist efekti Hunter-Schregeri joonte näol. Emailiprismadel on teatav ristvöödilisus,

mis on tingitud mineraalainete erinevast tihedusest või paigutusest neis ja mis osutab emaili moodustumise ehk mineraliseerumise tsüklilisusele; arvatakse, et selline tsüklilisus langeb kokku öö ja päeva vaheldumisega, sest ristvöötide arv langeb ligikaudu ühte emaili moodustumise ajaga päevades.

Noores, igemest väljuvas hambas kattub email umbes 1 mikroni paksuse primaarse kutiikulaga, mis oma koostiselt ja resistentsuselt hapete ja aluste suhtes sarnaneb interprismaatilise kittainega; seda katab omakorda 2—10 mikroni paksune läbipaistev struktuuritu keratinoosne sekundaarne kutiikula. Mälumispinnal kulub emaili kutiikula peatselt, püsides kauemini hamba külgpindadel.

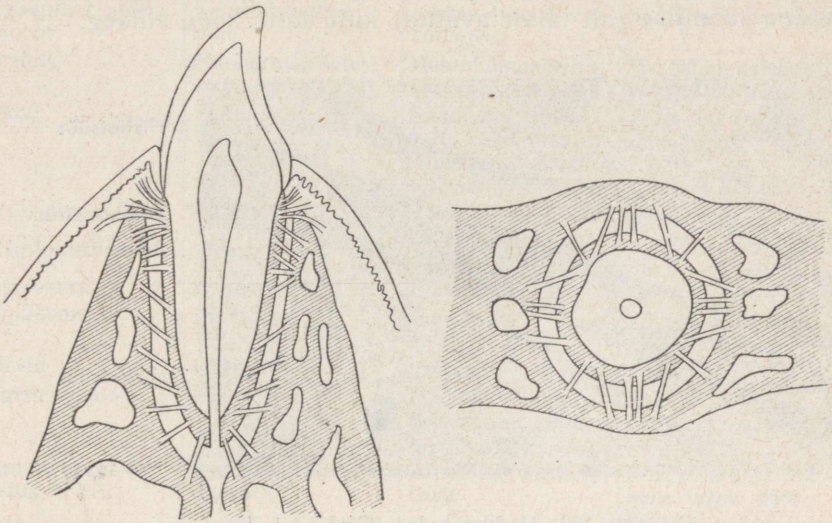
Tsement. Modifitseerunud luukoena koosneb hambatsement hamba välispinnaga enam-vähem paralleelselt kulgevatest lamellidest, mis kas sisaldavad rakke (tsellulaarne tsement) või milledes rakud puuduvad (atsellulaarne tsement). Tsellulaarne tsement moodustub tavaliselt atsellulaarse tsemendi pinnale, kuid juure tipul võib ka kogu tsement rakke sisaldada. Rakulist tsementi leidub eeskätt hambajuure bifurkatsiooni kohal. Kurdhammaste (veis, lammas, hobune) lamellaarses krooni tsemendis esinevad ka veresooni sisaldavad Haversi ja Volkmanni kanalid (Bodingbauer, 1961). Tsemendirakkude (tsementdotsüütide) jätked on enamasti suunatud periodontsiumi poole. Tsement kaitseb dentiini, tema kaudu kinnitub hammas alveoolis ja tsemendi varal mõjutab hammas ka alveolaarluu kujunemist. Vastandina luukoele tsemendis tavaliselt resorptsiooni ei toimu ja vigastatud aladele uut tsementi ei teki. Periodontsiumi kiudude kaotsiläinud seos uuendub siin vaid tsemendi uute kihtide ladestumisega tema välispinnale. Selline tsemendi tekkevõime säilib periodontsiumil kogu eluaeg.

Periodontsium. Periodontsium on tsemendiümbriseks (*pericementum*) hambajuurele ja periostiks alveolaarluule. Periodontsiumi varal kinnitub hammas hambasombus, kuid selle kõrval toimib periodontsium ka tsemendi moodustaja ja hamba toitjana.

Periodontsiumi peamisteks koeelementideks on kollageensed kiud, mis Sharpey kiududena tungivad ühest küljest tsemendisse ja teisest küljest alveolaarluusse. Nende kulg on laineline, mis võimaldab hamba teatavamääralist liikumist. Elastsed kiud periodontsiumis puuduvad.

Hammast tema alveoolis kinnitavad kõõlusjad kiud jagunevad: 1) igemetest algavateks igemete rühma kiududeks, 2) naaberhambaid siduvateks transeptaalseteks kiududeks ja 3) hambajuurt alveolaarluuga siduvateks alveolaarrühma kiududeks. Alveolaarrühma kiud hoiavad hamba hambasombus rippuvas asendis. Kiud seostuvad tsemendiga apikaalsemalt, võrreldes selle paigaga, kus nad alveolaarluusse tungivad (joonis 151). Selline kinnitusviis võimaldab hambal liikuda

mõnevõrra sombu põhja suunas, kuid samas väldib ta hamba juuretipu rõhumist alveooli põhjale. Alveolaarrühma kiudude kaudu välditakse ühtlasi hamba roteerimine tema pikitelje ümber ja hamba väljalangemine sombust. Kiudude paigutus periodontsiumis tagab seda, et igasuunaline rõhk hambale muutub alveolaarluule toimivaks tõmbeks; viimane asjaolu on alveolaarluu struktuuri säilitamise seisukohalt väga oluline.



Joonis 151. Hammast sombus kinnitavate (periodontsiumi) kiudude paigutus hamba pikilõikes (vasakul) ja hamba ristlõikes (paremal). Viirutatud alad — tsement ja alveoli sein.

Periodontsiumi kõõlusjate kimpude vahele jäävad ovaalsed ruumid on täidetud vere- ja lümfisooni ning närve sisaldava koheva sidekoega. Rakulistest elementidest leidub selles fibroblaste, histiotsüüte, lümfotsüüte ja kambiaalseid sidekoerakke. Töötamast lakanud hamba ümber kaotab periodontsium oma korrapärase ehituse ja samuti muutub sel puhul alveolaarjätkete luukoe struktuur.

Hambapulp. Hambapulp asetseb hambaõõnes ja juurekanalis. Ta toimib dentiini moodustajana, hamba toitjana ja osalt ka tema kaitsjana ning ta sisaldab nii rakulise kui ka kiulise koostise osas kohevale sidekoele omaseid elemente. Noore indiviidi hambapulbis domineerivad rakud, vanemas eas aga kiud koos homogeense põhiainega (joonis 152).

Pulbisisesteks peamisteks rakulisteks elementideks on fibroblastid ja dentiini naabruses paiknevad odontoblastid. Nimetatuile lisanduvad väikesi veresooni ja kapillaare saatvad histiotsüüdid, lümfotsüüdid ja kambiaalsed sidekoerakud. Odontoblastid on

mesenhümaalse päritoluga dentiini moodustavad rakud, mis oma jätked saadavad dentiinikanalitesse. Hambakrooni osas on odontoblastid silinderjad, kuid nad madalduvad juuretipu suunas. Odontoblastide talitluse vahendusel kasvab dentiin pidevalt hambaõõne suunas, ahendades hambaõõnt ja sulgedes ta aegamööda hoopis. Indiviidi vananedes väheneb rakkude odontoblastiline võime ja odontoblastid lähenevad kujult fibroblastidele. Üksnes sea kihvades ja näriliste intsisiivides jätkub dentiini produtseerimine hambaõõne koonilise (alt laialt avatud) kuju tõttu kogu eluaeg.



Joonis 152. Hamba pulp. (Orbani järgi.)

Pulp sisaldab vere- ja lümfisooni ning katmata ja müeliniseerunud närvikiude. Ta innerveerub nii sensiiblilt kui ka sümpaatiliste ja parasümpaatiliste kiududega kolmiknärvi kaudu. Sensiiblid kiud kulgevad odontoblastide ja osalt ka nende dentiinisiseste jätkete juurde. Katmata (vegetatiivsed) kiud lõpevad peamiselt veresoontel.

Sümpaatilised kiud pärinevad eesmisest kaelaganglionist. Viimase kõrvaldamise või vigastamise järel muutub (kassil) odontoblastide kiht süntsütiaalseks võrguks, hambad muutuvad karioosseks ja lõpuks (pärast 100 päeva möödumist operatsioonist) nende kroon hävib hoopis (Manina, 1952).

Ükskõik, milline (mehaaniline, termiline, keemiline, elektriline) ärritus pulpi tabab, ikka tuntakse seda üksnes valuna.

Väga valurikas on pulbipõletik (pulpiit); jäikade seinte tõttu pole pulbil kuhugi laiuda, mille tagajärjel põletikupuhune turse tingib tugevat siserõhu suurenemist.

Hamba mineraliseerunud kudede võrdlus ja nende ehituse kõrvutamine luukoega on esitatud järgnevas tabelis.

Võrdlusandmed emaili, dentiini ja luukoe kohta

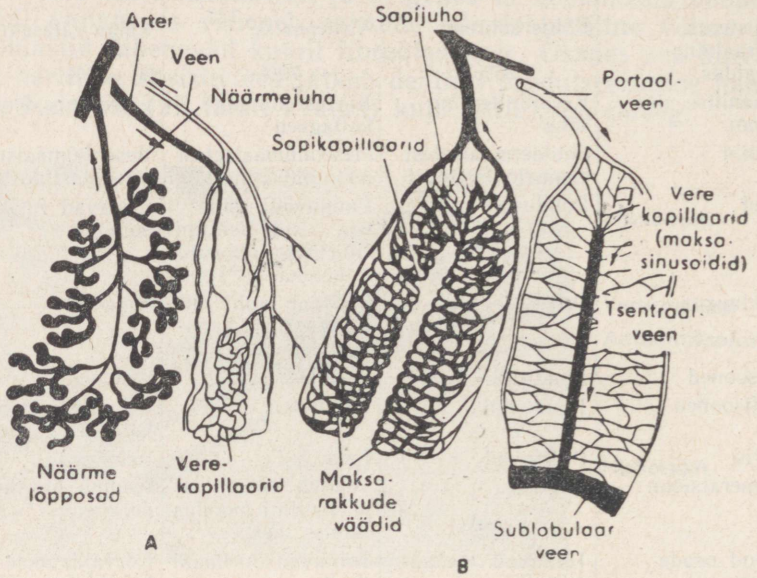
Võrdluse alused	Email	Dentiin	Luukude
Konsistents	Kõige suurem	Vahepealne	Kõige väiksem
Mineraalaine-sisaldus	96%	70%	60—70%
Orgaanilise aine iseloom	Keratiinitaoline aine	Keetes liimistuv kollageen	Sama mis dentiinis
Päritolu	Ektodermaalsetest enameloblastidest	Mesenhümaalsetest odontoblastidest	Mesenhümaalsetest osteoblastidest
Rakud	Puuduvad	Puuduvad; esinevad vaid dentiinikiud odontoblastide jätketena	Esinevad (osteotsüüdid)
Struktuur	Prismad	Sisaldab vaid mikroskoopilisi kanaleid	Lamellid
Veresooned	Puuduvad	Puuduvad	Esinevad
Lümfisooned	Puuduvad	Puuduvad	Esinevad Haversi kanaleis
Närvid	Puuduvad	Esinevad	Esinevad
Regeneratsioon	Puudub	Toimub sekundaarse dentiini moodustumise näol	Toimub murdude paranemise näol
Surnud osade saatus	Toimivad mehaaniliselt	Toimivad mehaaniliselt	Kõrvaldatakse või koheldakse võõrkehana

MAKS (*HEPAR*)

Üldine iseloomustus. Maks on (välja arvatud lakteeriva lehma udar) organismi suurim nääre. Olles välja kasvanud lootelise peensoole dorsaalsest seinast, jääb ta väljakasvamispaigaga püsivasse seosesse sapi ühisjuha kaudu.

Maks on niivõrd eluliste ja mitmekesiste talitluste kandja, et tema operatiivset kõrvaldamist ei talu katseloom ainsatki päeva. Peensoolde suunatava sapi kõrval valmistab ta valgu lõhustusproduktidest karbamiidi ehk kusiainet, neutraliseerib siia kandunud (peamiselt jämesoolest pärinevaid) mürgiseid käärimis- ja roisuprodukte, toimib olulise veredepoo-organina ja soojuse produtseerijana, võtab osa tähtrakkude kaudu mikroobidevastasest tõrjest ning omab eriti suurt tähtsust orgaaniliste toitainete (süsivesikute, rasvade ja valkude) ümberkujundamises. Maksas sünteesitakse valkudest fibrinogeeni, protombiini, albumiini, globuliini ja hepariini. Ta salvestab karbohüdraate (glükogeeni näol), rasva (viimast on maksas 3—5%), valke, vitamiine (A-, D-vitamiini ja

enamikku B-rühma vitamiinidest) ning rauda ja vaske. Embrüonaalses eas ja esimestel nädalatel pärast sündi toimib maks hematopoeetilise organina.



Joonis 153. Näärmelõpposad ja veresoonestik tavalises näärmes (*A*) ja maksasagarikus (*B*).

Maks asetseb verd toitainetega varustava värati- ehk portaalringe teel: maost, peen- ja jämesoolest, pankreasest ja põrnast pärinev, toitainetega rikastunud ja ka olulisel määral hapnikku sisaldav venoosne portaalveeni veri filtreeritakse maksas enne üldringesse suundumist. Maksarakkude poolt kinnipeetud ainetest suunatakse enamik ümbertöötatult või pärast säilitamist uuesti verre või lümfi tagasi ja üksnes sapi koostisosad kasutavad maksa viimasüsteemi. Üks ja sama maksarakk toimib seega nii inkretoorsena (oma sünteesi produkte verre või lümfi suunavana) kui ka sappi valmistavana ja seda sapi viimasüsteemi suunavana (ekskretoorsena).

Tihe talitluslik seos veresoonestikuga kajastub ka maksa ehituses. Samal ajal kui teiste näärmete struktuurilised ühikud — sidekoe poolt naabritest eraldatud sagarikud — on koondunud näärme viimasüsteemi harguste ümber, on makroskoopiliselt iseloomustatavad maksasagarikud ja maksarakud rühmitunud veresoone (tsentraalveeni) ümber (joonis 153).

On tõsi, et maksas on sagariku mõistet mitmelt poolt kasuta-

tud ka teistsuguses tähenduses. Et erinevate seisukohtade segiajamist vältida, siis nimetatakse tavalisi, sidekoeliste vaheseinte kaudu eraldatud ja venoosset telge omavaid sagarikke soonsagarikkudeks, teisi aga sekretoorseteks ehk portaalsagarikkudeks. Sekretoorsed maksasagarikud sarnanevad tavaliste näärmete sagarikkudega selles mõttes, et nende telje moodustab nn. portaalruumis ehk interlobulaarses sidekoes asetsev (interlobulaarne) näärme- (sapi-) juhake, mis kogub sappi mitmest naabruses asetsevast soonsagarikust. Soonsagarikkude piiril asetsevad sekretoorsete sagarikkude teljed ja vastupidi — sekretoorsete sagarikkude piire ehk ulatust tähistavad nende välispiiril paiknevad tsentraalveenid (tahvel XVII). Sekretoorsete sagarikkude vahel sidekoelised vaheseinad puuduvad. Ka neerude puhul eristatakse kahesugust sagarikkude mõistet.

Tavaliselt mõistetakse maksasagarikkude nimetuse all vaid soonsagarikke; see kajastub ka maksa ehitusse puutuvates oskussõnades (inter- ja perilobulaarsed sapijuhakesed, interlobulaarne sidekude, sublobulaarveenid jne.). Samas tähenduses kasutame maksasagariku nimetust ka siin.

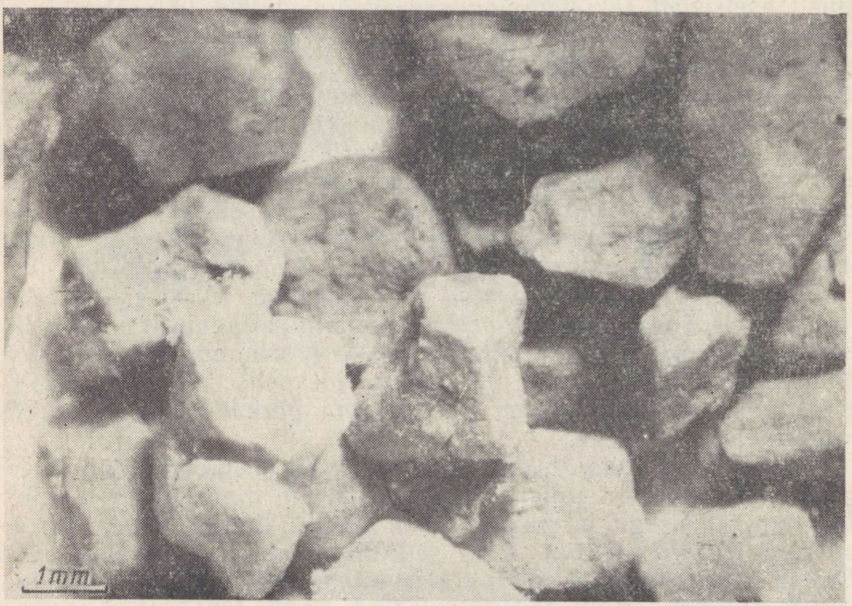
Maks on väljastpoolt kaetud serooskestaga. Maksasisene toestik, mis ühelt poolt seostub peritoneaalkattega ja teiselt poolt maksavärati kaudu organisse tunginud sooni (portaalveen, maksaarter, lümfisooned ja sapijuhad) ümbritseva sidekoelise massiga (Glissoni kihnuga), esineb plaatide või põrkade näol, jaotades organi sagarikkudeks.

Maksasagarikud. Maksa struktuurilisteks ühikuteks on 5—6- (harvemini 4- või 7-) kandilised 1—1,5 mm diameetriga ja 1,5—2,5 mm pikkusega prismalised või püramiidjad maksasagarikud (*lobuli hepatis*). Eriti selgesti on sagarikud eristatavad sea maksas, sest siin eraldab neid naabrusest rikkalik interlobulaarne sidekude. Nende väliskuju näitab joonis 154.

Seal ulatub maksasagarikkude arv 200 000 kuni 800 000-ni ja igas sagarikus on ligi 0,5 miljonit maksarakku. Sagarikkude arvu kasv lõpeb seal 5.—7. päeval pärast sündi. Suuremad sagarikud võivad väiksemaid 5—6-kordselt mahus ületada. Interlobulaarne sidekude moodustab seal maksa mahust keskmiselt 10%, teistel loomadel, kus sidekude esineb vaid sagarikkude servadel, vähem.

Sagarikud on nende välispinnal asetsevate portaalveeni lõpp- (perilobulaarsete) harude ja sagariku tsentris asetsevate maksaveenide algusosade (tsentraalveenide) vaheliseks filtriks (joonised 155, 156 ja 157). Verevool toimub siin sagariku välispinnalt sagariku tsentri suunas. Maksarakud varustuvad portaalveenist tuleva verega, mis tavalisest venoossest verest erineb märgatavalt suurema hapnikusisaldusega. Sümpaatilise närvisüsteemi ärrituse puhul, mil sooie submukoosa arteriovenoossed anastomoosid avanevad, võib portaalveeni vere küllastus hapnikuga ulatuda kuni 90%-ni. Värativeenist mitmekordselt väiksem maksaarter

varustab histoloogiliste uurimiste põhjal eeskätt maksa interlobulaarset kude, kuid osa tema terminaalsetest harudest seostub ka sagarikkudesiseste sinusoididega. Kogu maksa suunduvast verest voolab maksaarteri kaudu umbes 20%. Maksaarteri ja portaalveeni harude vahel esinevad arteriovenoossed anastomoosid. Tänini on lõplikult lahendamata küsimus maksaarteri osatähtsusest maksasagarikkude (maksarakkude) varustamisel hapnikuga. Arvestades maksaarteri sulgemisele järgnevaid häireid maksa talitluses, arva-

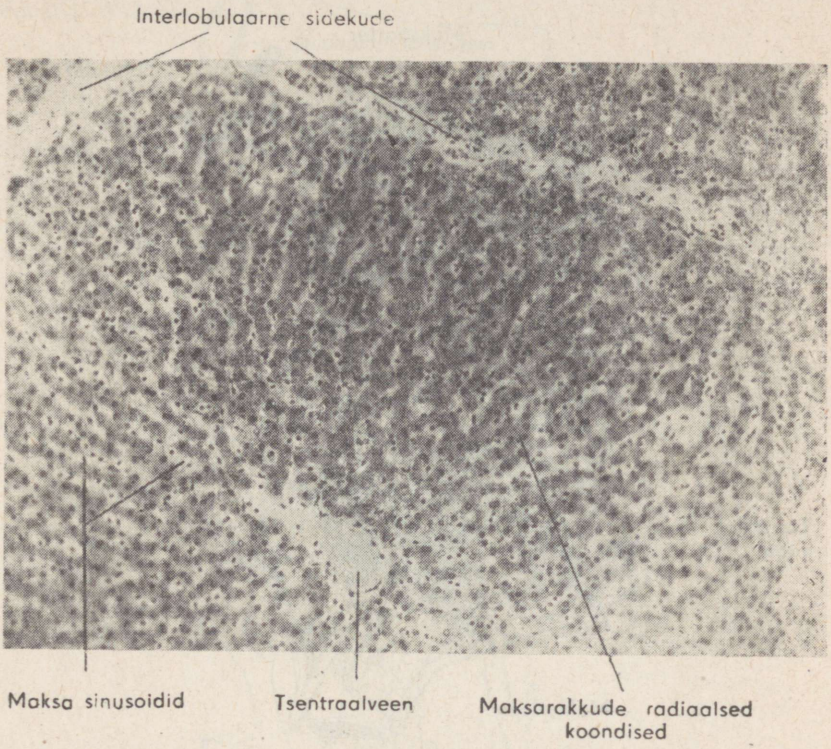


Joonis 154. Sea maksasagarikud. Mikrofoto. Suurendus 11 korda. (Orig.) Sagarikud on üksteisest eraldatud matseratsiooni abil.

takse, et portaalveri üksi ei ole suuteline maksarakke hapnikuga varustama, vaid et ta selleks vajab maksaarterist juurdevoolava vere abi. Kui koera maksaarter sulgeda, siis loom sureb, kuid nagu on selgunud, Welchi bakterite poolt põhjustatud peritoneaalinfektsioonist. Penitsilliini vastavate dooside abil on suudetud selliseid katseloomi elus hoida. See asjaolu näib kõnelevat maksaarteri vältimatuse vastu, kuid samal ajal ei eita ta hapniku lisajuurdevoolu vajadust maksas, sest mõningal määral varustub maks arteriaalse verega ka nende soonte kaudu, mis maksa tungivad (läbi peritoneumivaba pinna) naaberorganitest.

Kogu maksa ulatuses püsivad portaalveeni ja maksaveeni lõpparud üksteisest ühesugusel kaugusel. Iga maksaveeni algusosa

(tsentraalveen) on ümbritsetud ühesuguse paksusega maksa näärmekoest, mis moodustabki maksasagariku. Portaalveeni, maksaarteri ja sapijuhade interlobulaarsed harud kulgevad *maksa-* ehk *portaalkolmikuna* (portaaltriaadina) isekeskis kõrvuti (joonis 156). Seejuures interlobulaarsete veenide harud piiravad sep-

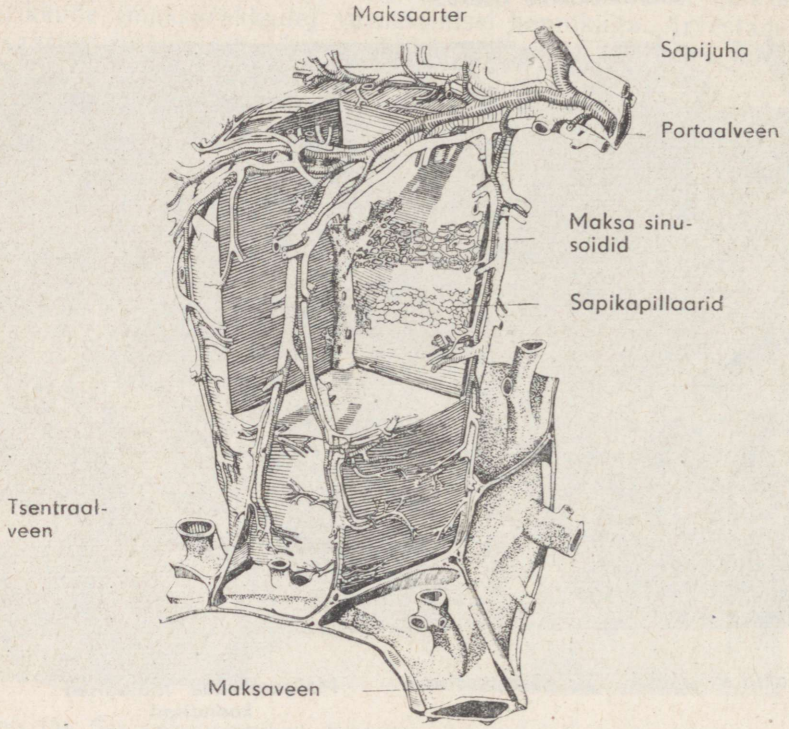


Joonis 155. Osa sea maksasagarikust. Mikrofoto. Suurendus 135 korda. (*Orig.*)

taal- ehk perilobulaarsete veenidena sagarikku igast küljest ja suubuvad lõpuks sagarikkudesisestesse korrapäratu kujuga kapillaarsetesse ruumidesse — *maksasinusoididesse*. Viimased on peamiselt radiaalse kuluga, avanedes sagariku keskel paiknevasse tsentraalveeni. Tsentraalveenidest (maksa viimasoonte algusosadest) voolab veri sublobulaar- ehk lüliveenidesse ja siit kogumisveenide kaudu maksaveenidesse. Maksaarteri interlobulaarsete harude kulgemist näitab joonis 158.

Sagariku üksikasjalikumat vaskularisatsioonimoodust näitavad joonis 159 ja tahvel XVIII. Portaalveeni ja maksaarteri terminaalsed (perilobulaarsed) harud koos nende poolt verega varustatava

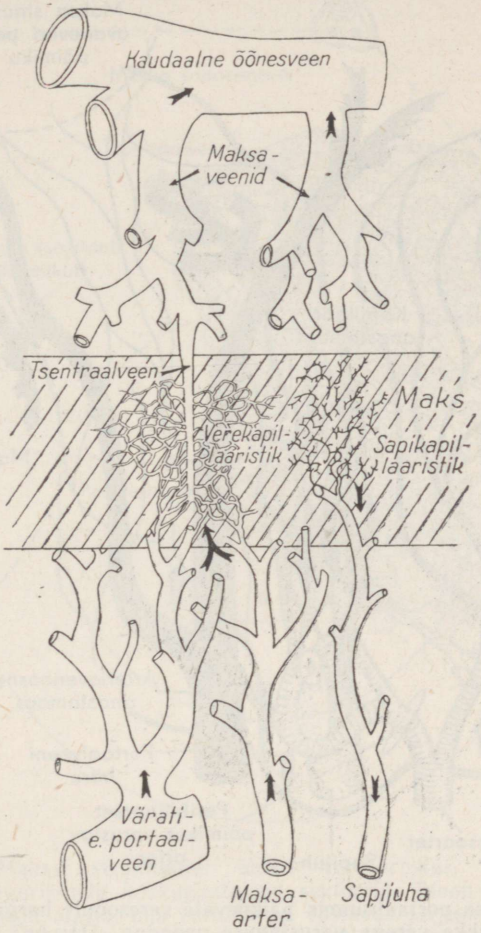
maksakoega moodustavad maksa vaskulaarse (ehk struktuurilise) ühiku. Tavaliselt kuulub üks pool vaskulaarsest ühikust ühele ja teine teisele maksasagarikule. Portaalveeni ja maksaarteri veri voolab maksasinusoididesse vaskulaarse ühiku telgmises kolmandikus. Järelikult varustuvad siinsed rakud kõige rikkaliku-



Joonis 156. Maksasagariku ehitus ruumiliselt. (Bargmanni järgi.)

malt toitainete ja hapnikuga. Vahepealses tsoonis, mis osaliselt ulatub ka portaalruumi naabrusse, on vere toitainete- ja hapnikusisaldus juba vähenenud ning kõige kehvemalt varustuvad nimetatud komponentidega vaskulaarse ühiku perifeerse tsooni rakud, mis asetsevad aferentsetest soontest kõige kaugemal (Rappoport jt., 1954). Ühtlasi nähtub mainitud joonisest, et mitte kõik maksarakud, mis periportaalruumist võrdses kauguses asetsevad, ei toitu ega varustu hapnikuga ühesuguselt. Mõned maksarakud B- ja C-ga tähistatud kontsentrilistes alades on paremates varustustingimustes kui üksikud rakud periportaalruumi vahetult piiravas A-alas.

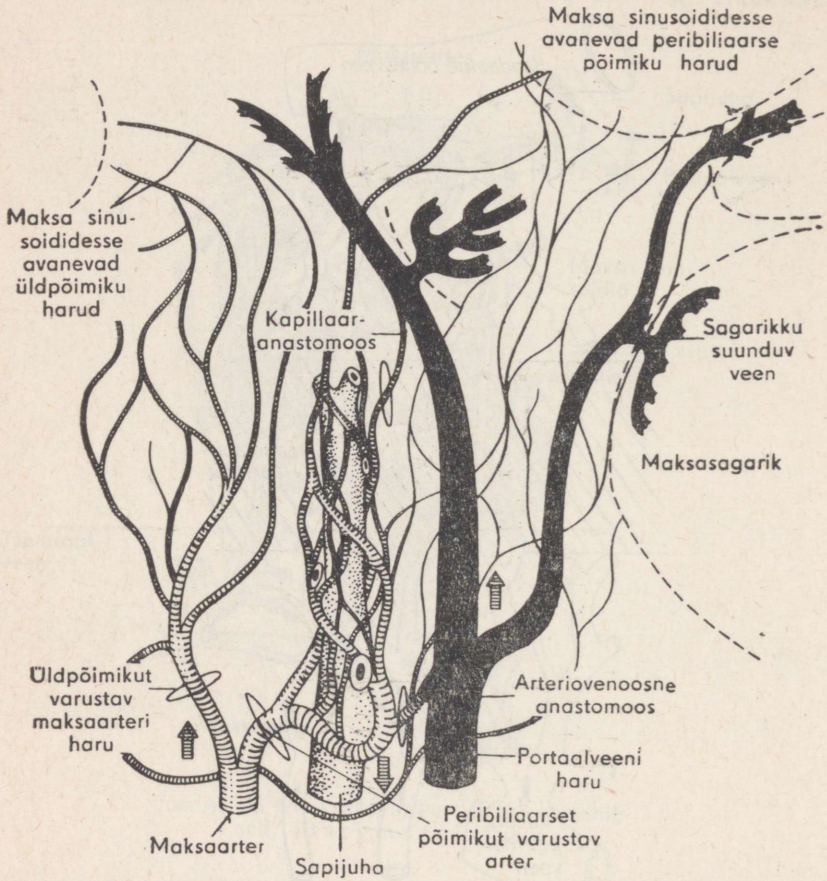
Maksarakud, mis embrüonaalse arengu algul on koondunud isekeskis anastomoseeruvateks torukesteks, kaotavad kõrgematel selgroogsetel hiljem sellise rühmitumise. Sagarikkudes on maksarakud omavahel liitunud radiaalselt paiknevateks umbseteks raku-



Joonis 157. Maksa soontesüsteemi skeem.
(V o s s i järgi.)
Nooled näitavad vere- ja sapivoolu suunda.

väätideks või plaatjateks moodustisteks — maksapõrkadeks. Kahe või mitme raku kontaktipinna vahele jääb kunagisest valendikust püsima ainult kapillaarne ruum — s a p i k a p i l l a a r. Sellel puudub iseseisev sein; sapikapillaari valendikku piirab üksnes maksarakkude tsütoplasma mikrohatte moodustav väliskiht. Väikeste

mõõtmete ja iseseisva seina puudumise tõttu on sapikapillaarid nähtavad vaid impregneeritud või injitseeritud preparaatides. Isekeskis anastomoseerudes moodustavad sapikapillaarid rakuväätides

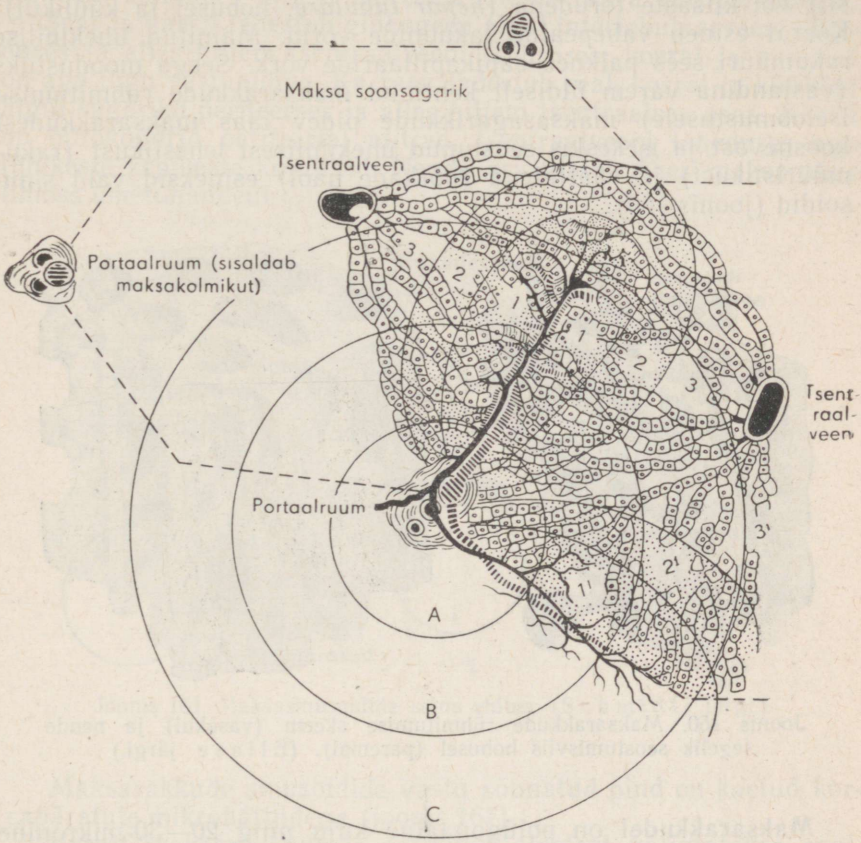


Joonis 158. Maksa portaalruumis paiknevate veresoonte hargnemise ja maksasagarikke verega varustamise moodus. (H a l e'i järgi.) Katkendjooned märgistavad maksasagarikkude piire. Nooled näitavad vereining sapivoolu suunda.

või -plaatides tiheda võrgustiku (tahvel XIX). Perilobulaarseteks sapijuhakesteks ülemineku kohal (sagarikkude pinnal) asendavad sapikapillaare piiravaid maksarakke kuubikulised epiteelirakud (joonis 163).

Kahest või mitmest kõrvuti asetsevast maksarakust koosnevad rakupõrgad anastomoseeruvad omavahel niihästi sagariku pikitelje

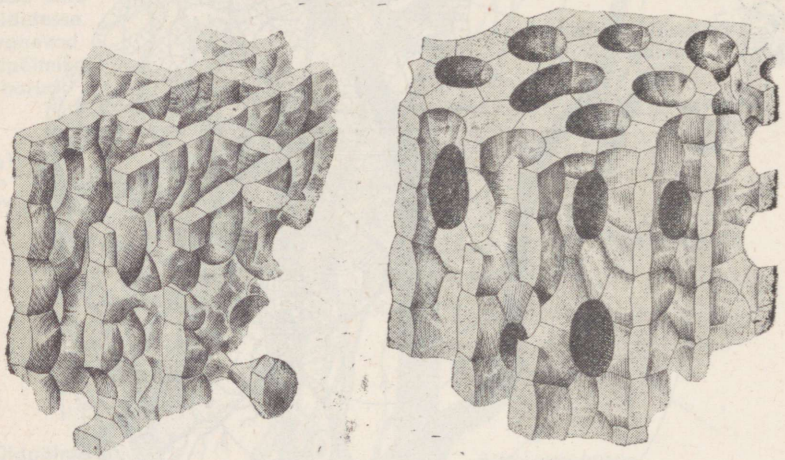
kui ka ristlõike suunas, kusjuures nende vahele jäävad ruumid on täidetud maksasinusoidide poolt. Rakuväätide vahel asetsevad hulgalised ja mitmesuunalised seosed ähmastavad rakurühmituste



Joonis 159. Maksa struktuurse ühiku verevarustus. Struktuurne ühik haarab naabersagarikkude kokkupuutuvaid sektoreid. Tsoon *1*, *2* ja *3* kujutavad ühiku vastavaid alasid, mis varustuvad vastavas järjekorras alaneva kvaliteedilise verega (toitainete ja hapniku sisaldust arvestades). Nimetatud tsoonid keskenduvad aferentsete veresoonte lõpparguste ümber. Tsoonid 1^1, 2^1 ja 3^1 näitavad vastavaid alasid naaberühikus. Tsoonides *1* ja 1^1 avanevad aferentsete veresoonte harud sinusoididesse. Ringid *A*, *B* ja *C* piiravad portaalvälja ümbritsevaid maksaparenhüümi vööndeid. (Rappoporti jt. järgi.)

põhivormi, mispärast mõnelt poolt hoopis kaheldakse rakurühmituste väädikujus (Elias jt.). Rekonstruktsioonitehnikat rakendades on leitud, et maksarakud on imetajatel koondunud ainukihilisteks, isekeskis vahepõrkade või -liistude varal seostunud akendu-

nud (perforeerunud) p l a a t i d e k s ehk l e h t e d e k s (*laminae hepatis*), millede vahel paiknevad sinusoidsed vereruumid — l a k u u n i d (*lacunae hepatis*). Lakuunid esinevad kas laiade ja korrapäratu kujuga ruumidena (*hepar sacculare*; inimesel ja kassil) või kitsaste torudena (*hepar tubulare;* hobusel ja küülikul). Koeral esineb vahepealne lakuunide vorm. Mainitud ühekihilise rakumüüri sees paikneb sapikapillaaride võrk. Seega moodustuks (vastandina varem üldiselt kehtinud maksarakkude rühmitumise iseloomustusele) maksasagarikkude pidev faas maksarakkudest koosnevast ja isekeskis seostunud ühekihilisest lehestikust (rakumüüristikust) ja väätjatena (põrkade näol) esineksid vaid sinusoidid (joonis 160).



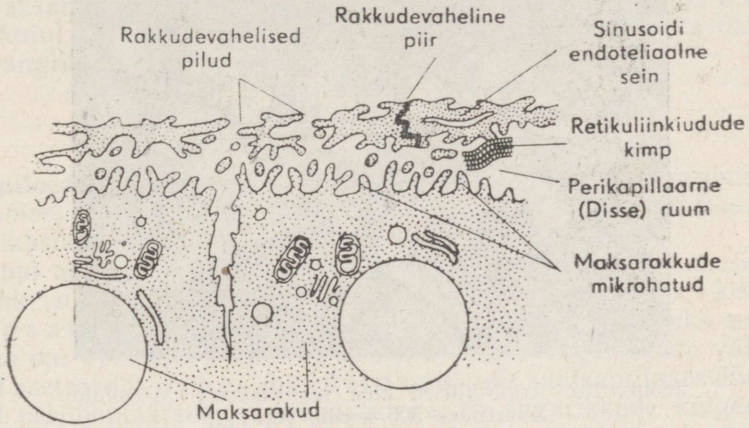
Joonis 160. Maksarakkude rühmitumise skeem (vasakul) ja nende tegelik seostumisviis hobusel (paremal). (E l i a s e järgi.)

Maksarakkudel on polügonaalne kuju ning 20—30-mikronine diameeter ja nad sisaldavad sageli (seal umbes 10% rakkudest) kaks (amitoosi teel tekkinud) ümarat tuuma. Niidikujuliste kepjate mitokondrite ja Golgi aparaadi kõrval sisaldab nende tsütoplasma erineval määral glükogeeni, rasva ja valgutilgakesi ning ka sapipigmenti. Samuti on maksarakud rikkad basofiilse substantsi (ribonukleiinhappe) poolest, mis esineb sõmerate näol kas endoplasmaatilise retiikulumi pinnal või vabalt tsütoplasmas. Rakkude üksikasjalikum ilme muutub koos nende rütmilise talitlusega, mis omakorda sõltub seedimise faasidest jm.

Rakkude aktiivsus, mis kõige selgemini on märgatav sagariku keskmistes ja perifeersetes tsoonides, avaldub algul (4—5 tundi pärast söötmist) rakkude mahu suurenemises, tuuma heledamaks muutumises ja glükogeenisõmerate ilmumises rakuplasmasse,

Sõmerate hulk ja tsütoplasma basofiilsus suurenevad kuni 12. tunnini pärast söömist. Siis aga algab glükogeenivarude ning basofiilsuse vähenemine ja 24—48 tundi pärast söötmist kaovad glükogeeniterad maksarakkudest hoopis. Ka rasvatilgad esinevad siin ajutiselt, kandudes hiljem üle tüüpilistesse rasva varupaikadesse.

Seal ja kassil ladestub glükogeen algul interlobulaarveeni läheduses ja alles hiljem tsentraalveeni ümbruses; koeral ja küülikul on aga lugu vastupidine. Ka rasv ladestub seal, koeral ja küülikul algul sagariku perifeerses ja alles hiljem tsentraalses osas. Kassil on mitokondrid perifeerial niitjad, tsentraalveeni läheduses aga lühikeste kepikeste kujulised. Nende arv ulatub ühes maksarakus umbes ühe tuhandeni.



Joonis 161. Maksasinusoidide seina ehitus. (Schmidti järgi.)

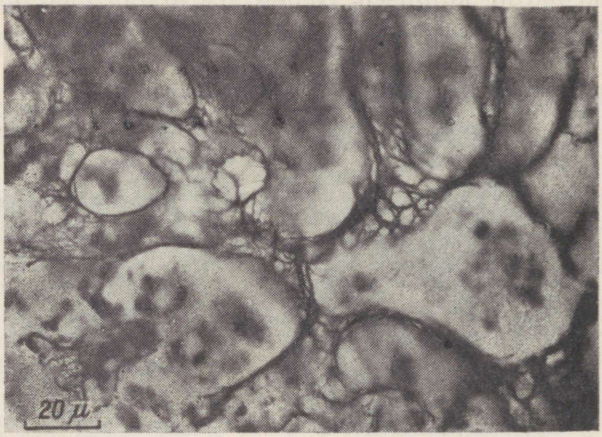
Maksarakkude sinusoidide vastu suunatud pind on kaetud korrapäratute mikrohattudega (joonis 161).

Verest maksarakkudesse sattunud ainetest väljutatakse sapikapillaaridesse üksnes sapphapped ja sapipigmendid. Kõik teised ained aga suunatakse verre tagasi.

Tavaliste maksarakkude kõrval leiduvad (veisel) maksasagarikkude perifeerial (eriti maksakihnu läheduses) ja kogumisveenide naabruses (harvemini ka sagarikkudes) üksikuina või rühmiti tumedamad sisaldistevabad basofiilsed rakud, mida ühelt poolt peetakse regeneratiivsete protsesside kandjaiks, teiselt poolt aga, vastupidi, degeneratiivseteks rakuvormideks.

Maksasinusoidid ehk -lakuunid. Maksasinusoidid on korrapäratu kuju ja läbimõõduga (6—30 mikronit, keskmiselt 12—15 mikronit) sagarikkudesisesed kapillaarsed vereteed, mis perilobulaarsetest soontest suunavad vere tsentraalveenidesse. Nad eral-

davad maksaplaate üksteisest, seostudes isekeskis maksaplaatides asetsevate mulkude kaudu (joonis 160). Maksasinusoidide seina moodustavad kahte tüüpi rakud (mis on ühe ja sama rakuliigi eri modifikatsioonid): 1) sinusoidide seina akendunud endoteelina katvad *diferentseerumata rakud*, milledel on tugevasti värvuv tuum ja mis endas ei deponeeri vitaalsete värvide terakesi, ja 2) suuremad, maksa *täht-* ehk *Kupfferi rakud*, mis makrofaagide süsteemi kuuludes sisaldavad sageli pigmenditeri ja lagunevaid erütrotsüüte ning deponeerivad endis vitaalse värvimise



Joonis 162. Argürofiilsed kiud sea maksast. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. (*Orig.*)

puhul värviterakesi. Vastandina diferentseerumata rakkudele ulatuvad nad erineval määral sinusoidi valendikku või paiknevad *endotsüütidena* täielikult selles; viimasel juhul seostuvad nad sinusoidi seinaga ainult peente tsütoplasmaniitide varal. Tähtrakkude tsütoplasmajätked on oletatavasti amöboidselt liikuvad. Tähtrakkudel on oluline tähtsus erütrotsüütide lammutamisel ja eriti (ühes maksarakkudega) tsellulaarses immuunsuses: nad puhastavad verd võõrpartiklitest ja bakteritest. Sinusoidide diferentseerumata rakkude ja tähtrakkude vahel esinevad üleminekuvormid. Sinusoidide seinakattes leiduvate mulkude kaudu on maksarakud osaliselt otseses seoses voolava verega.

Maksarakkude ja -sinusoidide vahel asetseb tihe argürofiilsete kiudude võrk, vaatamata sellele, et retikulaarne kude siin puudub; nähtavasti on siin argürofiilsete kiudude moodustajaiks sinusoidide seinarakud (joonis 162). Kollageenseid ja elastseid kiudega sidekoerakke siin ei ole. Basaalmembraan sinusoidide rakulisel seinakattel puudub. Maksasinusoidide seinarakud on maksarakku-

dest eemaldunud kapillaarsete Disse ruumide ehk perisinusoidaalsete lümfiruumide kaudu (joonis 161). Kuigi üks kolmandik kuni pool kogu keha lümfist moodustub maksas, algavad siin lümfisooned alles interlobulaarses sidekoes, portaalveeni terminaalsete harguste piirkonnas. Maksasagarikkudes lümfikapillaare demonstreeritud ei ole. Oletatavasti asendavad neid perisinusoidaalsed lümfiruumid, milledel iseseisev seinakate puudub. Disse ruumide seost interlobulaarsete lümfiruumidega tõendab muu hulgas nii ühtede kui ka teiste laienemine portaalsete lümfisoonte sulgemise (kinnisidumise) korral (Babics jt., 1954).

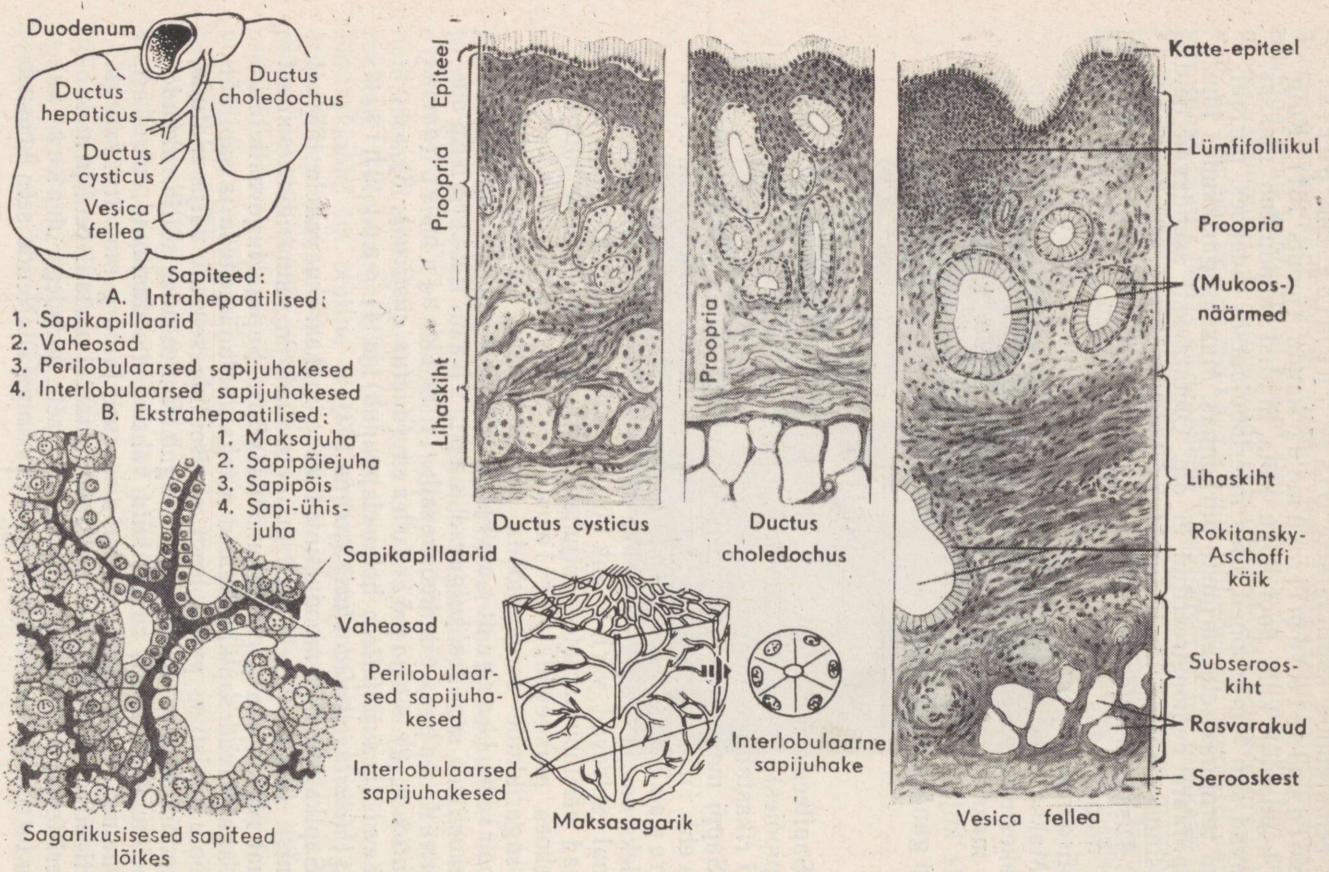
Maksa stroomas leidub närvikiude sidekoe, veresoonte ja sapijuhakeste innerveerimiseks. Intraparenhümatoossed närvikiud lõpevad maksarakkudel ja tähtrakkudel nööbikeste, kolvikeste ja öösikeste kujul (Karupuu, 1960). Sapiteede seinas leidub ka üksikuid ganglionirakke.

SAPITEED

Sapiteede ülesandeks on sapi edasijuhtimine, sapi varumine (sapipõies), sapi tihendamine vee resorptsiooni teel sapipõies ja sapi rikastamine limaga.

Sappi maksast soolde juhtivad sapiteed jagunevad maksasisesteks ehk intrahepaatilisteks ja maksavälisteks ehk ekstrahepaatilisteks sapiteedeks. Intrahepaatilisteks sapiteedeks on: 1) sapikapillaarid, 2) maksasagarikkude välispinnal asetsevad vahe- ehk lüliosad, mis sapikapillaare ühendavad perilobulaarsete sapijuhakestega, 3) sagarikkude külgedel sidekoes paiknevad perilobulaarsed sapijuhakesed, 4) sagarikkude servi mööda periportaalses sidekoes kulgevad interlobulaarsed sapijuhakesed ja 5) tugevamates sidekoelistes septides kulgevad sapijuhad. Ekstrahepaatilised sapiteed koosnevad: 1) maksajuhast (*ductus hepaticus*), 2) sapipõiejuhast (*ductus cysticus*), 3) sapipõiest (*vesica fellea*; hobusel puudub) ja 4) sapi ühisjuhast (*ductus choledochus*) (joonis 163).

Sapikapillaarid moodustuvad kahe maksaraku vahele jäävast rennist. Iseseisev sein neil puudub. Nad on sinusoidide seinast eemal maksaraku poole läbimõõdu võrra. Sapiga tugevasti täitudes aga võivad sapikapillaarid märgatavalt jämeneda ja sapi väljavoolu takistuse puhul isegi sinusoidide seinani välja ulatuda, mispuhul sapp osaliselt verre valgub. Vaheosades säilib rakkudevaheline kapillaarne ruum, kuid vaheosi moodustavad rakud erinevad maksarakkudest väiksema suuruse ja nõrgema värvuvusega. Perilobulaarsed sapijuhakesed moodustavad portaalveeni ja maksaarteri terminaalsete või interlobulaarsete harudega maksa- ehk portaalkolmiku (portaaltriaadi). Nende sein koosneb



Joonis 163. Sapiteed ja nende histoloogiline ehitus seal. (Joonist abistasid valmistada üliõpilased E. Jalakas ja A. Vits.)

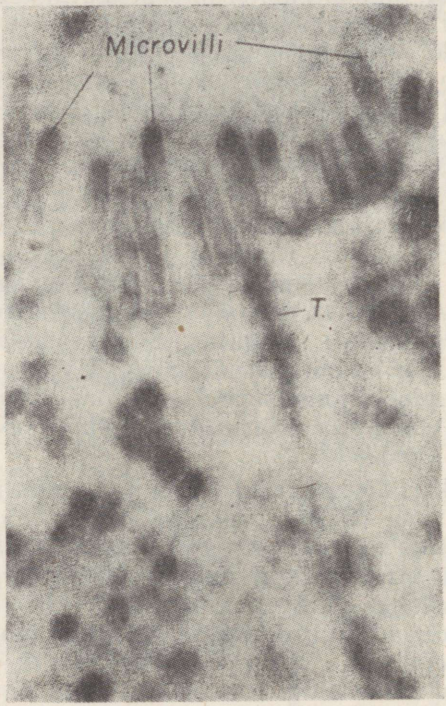
ühest kuubikuliste epiteelirakkude kihist, basaalmembraanist ja vähesest sidekoest. Kaasakulgevatest veenidest on nad mitmekordselt peenemad ja erinevad viimastest kui ka arteritest epiteelkatte poolest. Maksasiseste sapijuhade suuruse kasvades nende epiteel kõrgeneb ja sidekoeline sein pakseneb ning viimasesse ilmuvad tsirkulaarse paigutusega lihasekiud, mis hiljem moodustavad iseseisva lihaskihi. Olles välja kasvanud embrüonaalses eas peensoole algusosast, on suurematel intrahepaatilistel ja eriti ekstrahepaatilistel sapiteedel seina ehituses palju ühist peensoole limaskestaga. Nende sein koosneb epiteeli ja proopria kõrval soole limaskesta lihaskihile vastavast kahekihilisest lihaskestast ja sellele järgnevast serooskestast koos subserooskihiga. Ekstrahepaatiliste sapiteede ehituse ulatusliku sarnasuse tõttu vaatleme neid üheskoos, arvestades eeskätt sapipõie ehitust (joonis 163).

Limaskestal on (eriti sapipõie) sisepinnal liigiti erinevaid anastomoseeruvaid mikrokurde ning seal ja koeral mõningaid hatukujulisi kõrgendeid. Kurdude vahel paiknevad näärmeavad leiduvad veise sapipõies enam-vähem ühtlaselt kogu sapipõie ulatuses (12 500—114 300 tk.); lambal on näärmeavade arv (vähestest alates kuni 5000-ni), paigutus ja omavaheline rühmitus väga korrapäratud; seal puuduvad näärmeavad (ja seega mõistetavalt ka näärmed) sapipõie fundusepoolses $^1/_3$—$^2/_3$-s hoopis. Karnivooridel asendavad sapipõies näärmeavasid limaskesta kitsad süvendid (R. Säre, 1946).

Sapiteede katteepiteelil on resorptiivne ja sekretoorne talitlus, mille tõttu rakkude kuju on muutuv. Sekretsiooni vaheajal kattub epiteel soole kutikulaaräärist meenutava (mikrohattudest koosneva) struktuuriga, mis on kõige selgemini arenenud lambal (joonis 164). Karik- ja enterokromafiinrakud sapipõie katteepiteelis puuduvad, kuid karikrakke leidub hobuse, sea ja veise sapi ühisjuha epiteelis. Osa katteepiteeli rakke, milledel on hele tsütoplasma ja tuum ning mis on isekeskis limaskesta sopistes rühmitunud, kannavad onkotsüütide nimetust; peeni ja tugevasti tingeeruvaid rakke kirjeldatakse tikkrakkudena. Känkleukotsüüdid esinevad veise, lamba ja kassi sapiteede katteepiteelis. Epiteelkiht on kõige paksem koeral (30—40 mikronit) ja kõige õhem lambal (22—27 mikronit). Sügavad, limaskesta ja mõnikord ka lihaskesta läbivad sapipõie katteepiteeli sopised kannavad Rokitansky-Aschoffi siinuste nimetust. Umbsed torujad õõnsused on sapipõie seinas tuntud Luschka juhadena.

Ekstrahepaatilistes sapiteedes esinevad tubuloalveolaarsed (veisel, lambal) või tubuloossed mukoosnäärmed, millede lõpposade diameeter on veisel 17—36, lambal 30—46 ja seal 50—100 mikronit. Ruminantidel meenutavad sapipõienäärmed tömbiharulist puuvõra, seal aga viimakäigu ümber rühmitunud sõrm-

jaid jätkeid. Koera ja kassi sapipõienäärmed on atüüpilised, meenutades mitmeti sopistunud pinnaepiteeli. Näärmed paiknevad rakurikkas sidekiulises prooprias. Veise ja lamba sapiteede näärmete juhades leidub tavaliste epiteelirakkude kõrval karikrakke, enterokromafiinrakke ja känkleukotsüüte. Proopria sisaldab ka üksikuid lümfifolliikuleid.



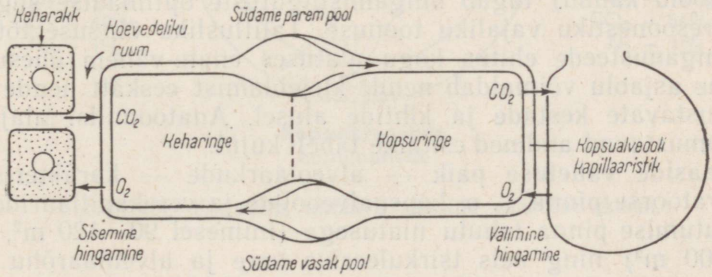
Joonis 164. Sapipõie katteepiteeli katvad mikrohatud (hiirelt). (Yamada' järgi.) Suurendus 40 000 korda.

Sapipõies koosneb lihaskest mitmesuunaliselt kulgevatest lihasekimpudest ja nendevahelisest rikkalikust sidekoest (fibromuskulaarkest). Teistes sapiteede osades on lihasekiud koondunud peamiselt sisemiseks tsirkulaarseks ja välimiseks longitudinaalseks kihiks. Sea sapi ühisjuha seinas näib lihaskiht hoopis puuduvat (joonis 163). Samuti puudub seal lihaskiht pankreasejuhas. Sapi ühisjuha sooleseinasiseses osas moodustab lihaskest pausiti avaneva Oddi sfinkteri. Seroskesta ehitus on tavaline.

HINGAMISORGANID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Hingamis- ehk gaaside vahetuse organite kaudu varustub veri hapnikuga (arterialiseerub) ja vabaneb gaasjatest ainevahetusproduktidest (eeskätt süsihappegaasist). Liigiti erineval määral võtavad hingamisorganid (hingamisteed) osa ka vee väljutami-



Joonis 165. Gaaside vahetus kopsudes (välimine hingamine) ja kudedes (sisemine hingamine).

sest. Hingamisorganite kaudu toimuv gaaside vahetuse protsess kannab välimise hingamise nimetust. Sisemine hingamine teostub oksüdatsiooniprotsesside näol kudedes, millede vahendajaks hingamisorganite suhtes (gaaside transportija näol) on tsirkuleeriv veri (joonis 165).

Spetsiaalseteks hingamisorganiteks on putukatel trahheed, kaladel ja (noortel) kahepaiksetel lõpused ning roomajatel, lindudel ja imetajatel kopsud. Nende organite kõrval võib gaaside vahetus erineval määral toimuda naha (kahepaiksetel, angerjatel) või soole seina (mõningatel mudakaladel) kaudu. Imetajate nahal ei ole nimetamisväärset tähtsust hingamisorganina.

Hingamisorganiteks on hingamisteed ja kopsud. Ninaõõnest, faarünksist, laarünksist, trahheast ja bronhidest moodustunud hingamisteed on sisse- ja väljahingatava (inspireeritava ja

ekspireeritava) õhu juhtijaiks, kopsudesse koondunud alveolaarkude aga paigaks, kus teostub gaaside vahetus välis- (alveolaar-) õhu ja vere vahel. Mainitud ülesannetega on kohanenud ka hingamisorganite ehitus.

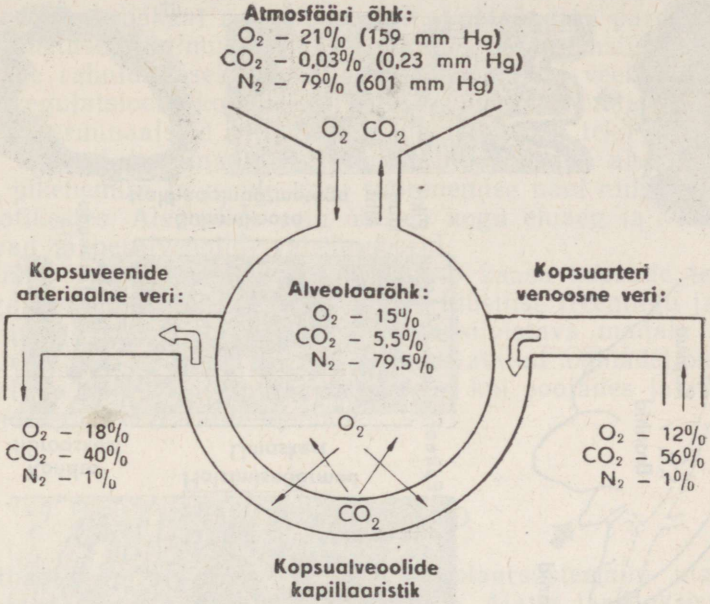
Õhuvoolu hingamisteedes hõlbustab nende alatine avatus, mida tagavad hingamisteede seinas esinevad luulised ja kõhrelised moodustised. Inspireeritava õhu soojendamine tagatakse samas (eriti ninaõõne osas) limaskesta rikkaliku vaskularisatsiooniga (veenide põimikud) ja õhu pihustumisega karbikutevahelises labürintses ruumis. Hingamisteede kogu ulatuses puhastub sissehingatav õhk liikuvate ripsmetega varustatud katteepiteeli ja näärmete poolt valmistatud nõre kaudu. Õhuke vedelikukiht limaskesta sisepinnal ja alveoolides on vajalik samuti hingamisorganite normaalseks talitluseks ja terviseks. Koeral ja mäletsejalistel asendavad hingamisteede näärmed (koeral koos süljenäärmetega) talitluslikult suurel määral higinäärmeid. Samal ajal on hingamisteed nendes leiduvate rikkalikkude retseptoorsete organite kaudu alaks, mille normaalne ärritus (hingamisõhu voolu kaudu) tagab hingamisliigutuste optimaalse sügavuse ja veresoonestiku vajaliku toonuse. Talitlusliku ühtsuse tõttu on ka hingamisteede ehitus kogu ulatuses enam-vähem ühesugune, milline asjaolu võimaldab nende kirjeldamist eeskätt nende seina moodustavate kestade ja kihtide alusel. Anatoomilisi alajaotusi iseloomustavad andmed esitame tabeli kujul.

Gaaside vahetuse paik — alveolaarkude — karakteriseerub respiratoorse pinna, s. o. kopsualveoolide ja verekapillaaride kokkupuutumise pinna tohutu ulatusega (inimesel 90—120 m^2, hobusel 500 m^2) ning neis tsirkuleeriva vere ja alveolaarõhu vahel asetseva membraani väga väikese (kuni 0,1 mikroni) paksusega. Mõlemad mainitud asjaolud soodustavad gaaside kiiret vahetust (joonis 166). Nendele aitavad veel kaasa alveolaarseinas esinevad kataalüsatoorsed ained. Tekkelt ja kujult meenutab kopsude alveolaarkude näärme-lõpposi ja õhuteed viimasüsteemi. Hingamisteede üleminek alveolaarsüsteemiks toimub aegamööda, üksikute alveoolide (õhukeseseinaliste sopiste) ilmudes bronhide lõppharguste (bronhioolide) seintesse.

On märkimisväärne, et anatoomiliselt iseloomustatavad hingamisorganid ei moodusta talitluslikku tervikut: hingamismehaanika, eriti selle inspiratoorse faasi kandjaks on inspiratoorsed skeletilihased, eeskätt diafragma. Rinnaõõne suurenemisele järgnevad kopsud passiivselt ja üksnes ekspiratsiooni puhul toimuvale kopsude vähenemisele aitab kaasa kopsudesisese elastse koe retraktsioon.

Imetajatel loomadel puudub võime hingatavate gaaside ulatuslikumaks deponeerimiseks (alveolaarõhus või veres), mispärast üksteisega vahelduvad hingamisliigutused peavad toimuma sünnimomendist surmani ulatuslikuma intervallita. Mõne-

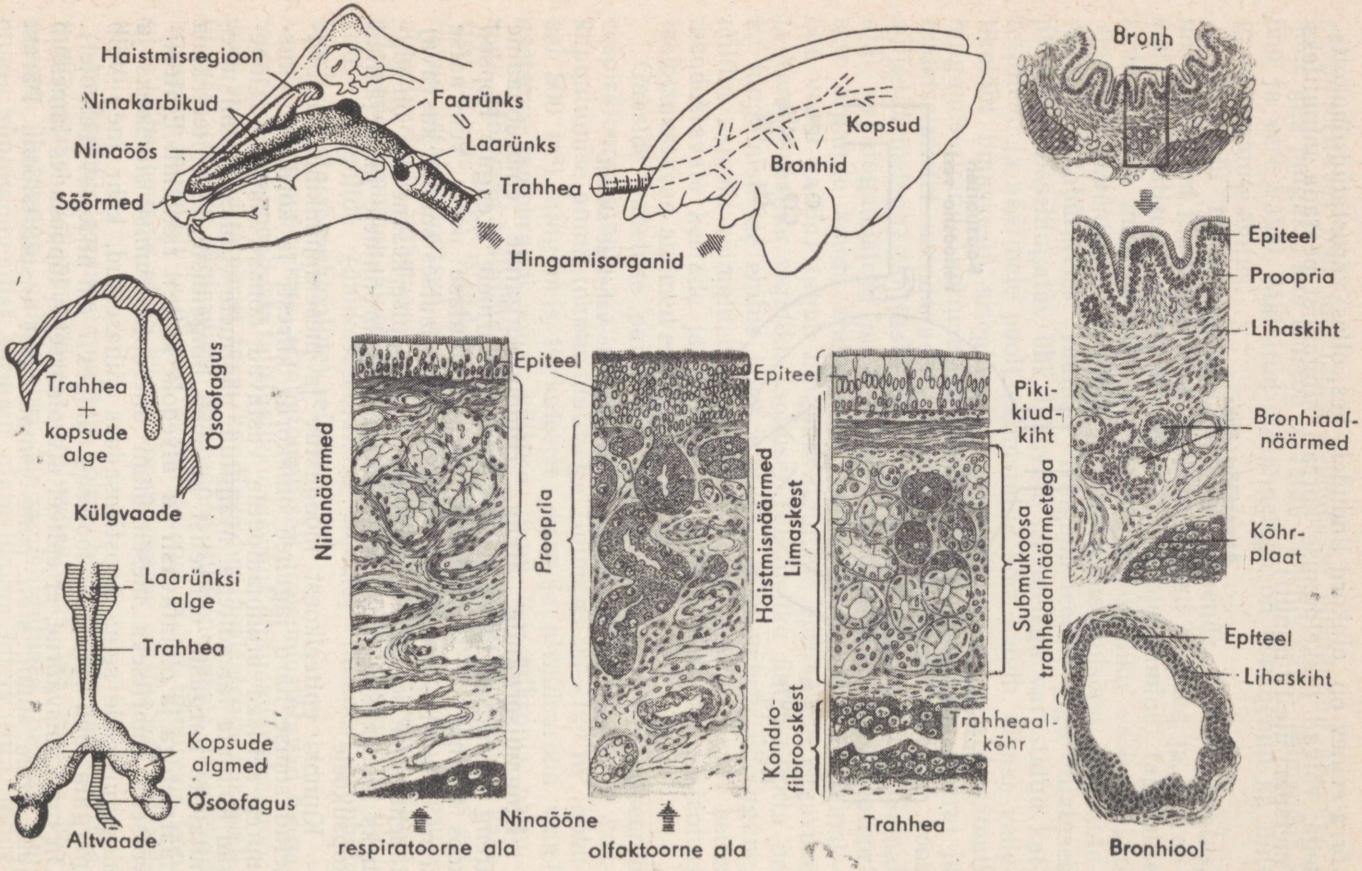
võrra erinev on olukord lindudel, kes, olles varustatud õhukottidega, võivad (sukeldumise korral) hingamist peatada minutiteks (metspart üle 10 minuti).



Joonis 166. Kopsudes toimuva gaaside vahetuse skeem.

Hingamisorganite areng. Hingamisorganite embrüonaalne areng meenutab lähedalt suurte süljenäärmete arengut. Kopsud koos trahhea ja laarünksiga tekivad idulase neelu ventraalse seina (lõpustaskute tagant algava ja kaudaalses suunas kasvava) kaheharulise sopise näol (joonis 167). Sopise keskne osa on algmeks laarünksile ja trahheale, harud aga bronhidele ja ülejäänud kopsukoele.

Kumbki epiteelkoest moodustuv ja mesenhüümkihist ümbritsetud sopise haru jaguneb omakorda kiiresti ja korduvalt, kusjuures sellised bronhiaalpuule vastavad õõnsad hargused lõpevad kolbjate laienditega. Mainitud, näärmete viimasüsteemi meenutavate harguste epiteelist kujuneb hingamisteede epiteel koos näärmetega ja oletatavasti ka alveoole kattev rakukiht. Epiteelivõrseid ümbritseva mesenhüümi diferentseerumist sidekoeks ja hingamisteede seina koostisosadeks (lihasekiud, kõhr jne.) võib märgata juba varajases looteeas (umbes 7 cm pikkusel sealootel). On märkimisväärne, et epiteel alveolaarsetes lõpposades lamestub juba enne sündi, s. o. enne esmakordset inspiratsiooni. Pärast



Joonis 167. Hingamisorganite anatoomilised alaosad, embrüonaalne areng ja hingamisteede histoloogiline ehitus. (Orig.)

sündi jätkub kopsualveoolide arvu kasv ja nende diameetri suurenemine.

Vastsündinud kassil on kopsude suhteline kaal suurem kui täiskasvanul. Alveoolide pind kasvab kassil sünnijärgses eas 20-kordselt, kehakaal aga 50-kordselt. Vastsündinu paremad gaaside vahetuse tingimused on vajalikud tema intensiivsema ainevahetuse rahuldamiseks ja hingamismehhanismi veel väljaarenemata regulatsiooni kompenseerimiseks. Pärast sündi kassil uusi bronhe, terminaalseid bronhioole ja aatsinusi ei teki. Uued alveoolid tekivad terminaalsete bronhide lõpposades alveolaarjuhakeste pikenemise ja nende arvu suurenemise näol ning ka alveolaarkotikestes. Alveoolide sein õheneb kogu eluaeg ja vanaduses ilmuvad naaberalveoolide vahele poorid.

Sünnijärgsele kopsude kasvule aitab kaasa kopsude talitluse (hingamise) tõhustamine, mis teostub füüsilise treeningu ja ainevahetust (oksüdatsiooniprotsesse) intensiivistava madala temperatuuri kaudu. Noortena külmas üleskasvatatud loomadel on absoluutselt ja suhteliselt suuremad kopsud kui soojades ja rõsketes ruumides üleskasvatatud loomadel.

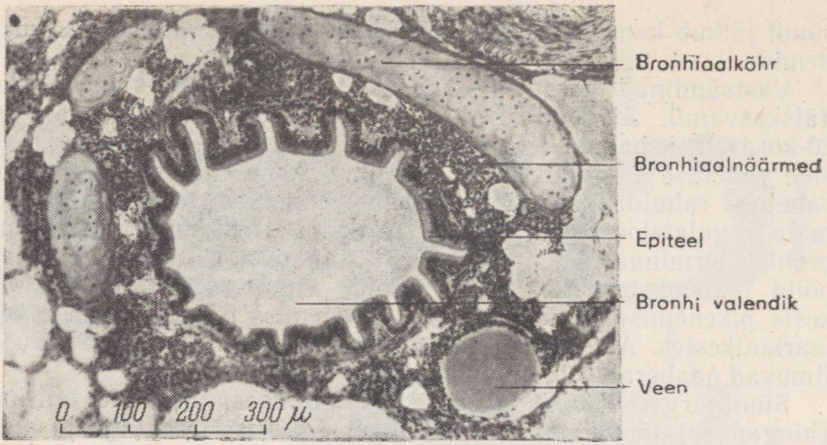
HINGAMISTEED

Ninaõõnega algavate ja kuni alveolaarsüsteemini ulatuvate hingamisteede sein on kihilise ehitusega. Alates laarünksist moodustub hingamisteede sein seespoolsest limaskestast, vahepealsest kondrofibrooskestast ja väljaspoolsest adventitsiaalkestast (*tunica mucosa, t. chondrofibrosa* ja *t. adventitia*) (joonised 167 ja 168; tahvel XX).

Trahhea dorsaalses seinas lisandub mainitud kestadele limas- ja kondrofibrooskesta vahel (kassil kondrofibrooskestast väljaspool) asetsev lihaskest. Bronhides esinevat lihaskihti vaadeldakse tavaliselt limaskesta hulka kuuluvana (limaskesta lihaskihina). Sellisena moodustab ta piiri limaskesta proopria ja submukoosa vahel. Üldiselt püsivad hingamisteede limaskesta kihtide mõistete ja nimetuste osas tänaseni olulised lahkuminekud.

Ninaõõnes ja paranasaalsiinustes (kolju-urgetes) vaadeldakse hingamisorganite juurde kuuluvana tavaliselt vaid limaskesta, kuna seina väljaspoolne osa kuulub koljuskeleti juurde.

Loetletud kestadest on kõige suurem ühtlus hingamisteede kogu ulatuses limaskestal (eriti epiteeli ja näärmete näol); olulisemalt erineb hingamisteedes ainult kondrofibrooskest, mille skelett moodustub trahhea osas trahheaalrõngaist, bronhides mitmekujulistest erineva suurusega kõhrplaatidest ning laarünksis kindlakujulistest kõhredest ja millele ninaõõnes vastab luuline sein.



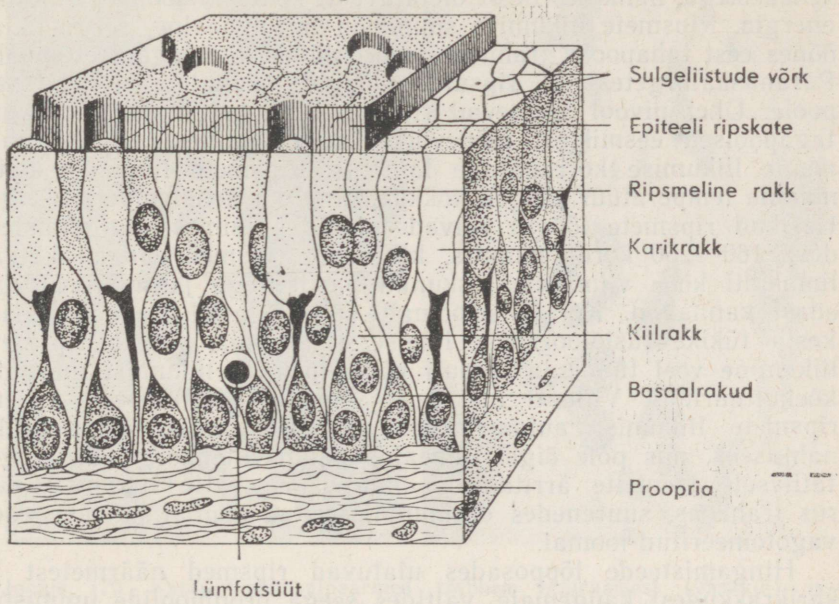
Joonis 168. Kassi bronhi ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 90 korda. (Orig.)

Limaskest

Limaskest moodustub hingamisteedes mitmerealisest ripsepiteelist, selle all asetsevast proopriast ja kõige sügavamal paiknevast submukooskihist. Proopria ja submukoosa piiriks on trahheas piki organit asetsev elastsete kiudude (pikikiudude) kiht ja bronhides tsirkulaarse paigutusega lihaskiht. Submukoosa on peamiseks näärmete asupaigaks (joonis 167).

Limaskest seostub tema all oleva kestaga või (ninaõõnes) luulise seinaga liikumatult. Selle asjaolu tõttu eitatakse mõnelt poolt submukooskihi (kui nn. nihkekihi) esinemist hingamisteedes. Tõepoolest puudub submukoosal kõikjal kohev, proopria kurdumist võimaldav ehitus ja vastavalt sellele puuduvad limaskesta pinnal ulatuslikumad makrokurrud, välja arvatud trahhea dorsaalne sein. Väiksemad pikikurrud, mis algavad trahheast ja ulatuvad hingamisteede lõpuni, moodustuvad proopria arvel, olles tingitud trahheas elastsete kiudude retraktsiooni seisundist või bronhides lihaskihi suurenenud toonusest. Papillaarsed kõrgendid hingamisteede limaskestal puuduvad ja süvenditena esinevad siin vaid näärmejuhade mikroskoopilised avad. Viimaseid leidub peaaegu kogu hingamisteede ulatuses kõikidel loomadel. Limaskest seostub kondrofibrooskestaga radiaalse kuluga elastsete kiudude süsteemi varal, mis läbib kogu limaskesta ja kinnitub subepiteliaalsele elastsele võrgule. Mainitud kiud soodustavad (veisel) bronhide avatust.

Katteepiteel. Välja arvatud ninaõõne esik, haistmisregioon ja bronhioolid, on hingamisteed kaetud mitmerealise epiteeliga, milles eristatakse kambiaalseid basaalrakke, pikemaid, kuid vabale pinnale mitteulatuvaid kiilrakke ja oma pikkusega epiteeli kogu paksust läbivaid (vabale pinnale ulatuvaid) ripsmelisi ning karikrakke (joonis 169). Kõik need rakutüübid on ühe ja sama raku-



Joonis 169. Hingamisorganite (mitmerealine rips-) epiteel.

liigi eri arenguvormid, kusjuures ripsrakud võivad muutuda ka karikrakkudeks. Karikrakkude arv ja nende sekretoorne talitlus (sekretsioon, sekreedi väljutamine) muutuvad hingamisteede limaskesta erinevates alades. Ühenduses sellega muutub ka teiste epiteelirakkude paigutus ja tuumade asend epiteelis kui ka tuumade poolt moodustatud ridade arv. Epiteeli paksus hingamisteede erinevates osades ja liigiti oluliselt ei erine. Üksikute saartena võib mitmerealise epiteeli keskel esineda (tavaliselt põletikuliste kahjustuste tagajärjel) ka mitmekihiline lame-epiteel. Karikrakkude arv kõigub regionaalselt. Bronhides diameetriga alla 1 mm madaldub epiteel ja karikrakud kaovad ning diameetri langedes alla 0,5 mm kaotab ühekihiliseks ja kuubikuliseks muutuv epiteel oma ripskatte. Ninaõõne esikus katab limaskesta mitmekihiline lame-epiteel ja haistmisregioonis haistmisepiteel. Epiteeli

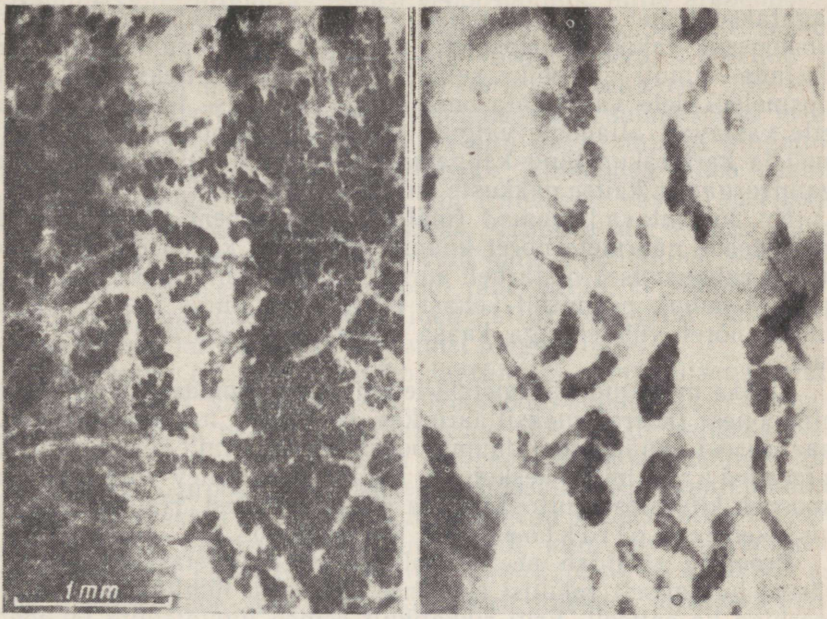
all paiknev basaalmembraan on tavalises preparaadis homogeenne, impregneerituna aga sisaldab ta retikuliinkiudude võrku.

Välja arvatud karikrakud, on ripskate kõikidel pinnale ulatuvatel epiteelirakkudel. Ripsmeid on ühel rakul trahheas umbes 250 ja nad on umbes 5 mikronit pikad. Elektronoptilises pildis on ripsmetes eristatavad 2 tsentraalset niiti ja neid ümbritseb rõngjalt 9 perifeerset torujat niiti. Perifeersed niidid seostuvad basaalkehakestega, hankides neist oletatavasti kontraktsiooniks vajaliku energia. Ripsmete liikumise suund on farüngeaalne, seega ninaõõnes eest tahapoole, trahheas ja bronhides aga tagant ettepoole. Paranasaalurgetes on ripsmete löögid suunatud ninakäikude poole. Ühel nivool asetsevad ripsmed liiguvad üheaegselt, kuid tagapoolsed eesmistest mõnevõrra hiljem, millest resulteerubki nende liikumise korrapärane lainetus. Ripsmete liikumise optimaalne temperatuur langeb kokku loomuliku kehatemperatuuriga. Üksikud ripsmete löögid võivad toimuda (inimese hingamisteedes) 160—250 korda minutis, kusjuures ripsmed epiteeli katvat limakihti koos viimasele laskunud partiklitega ja mikroobidega edasi kannavad. Kui katseloomalt väljalõigatud trahhea limaskesta tükike füsioloogilisse lahusesse asetada, jätkub ripsmete liikumine veel tunde ja samuti võib ripsmete liikumist märgata koekultuurides. Viimati mainitud asjaolude tõttu peeti varem ripsmete liikumist autonoomseks, närvisüsteemist sõltumatuks nähtuseks, mis pole õige. Vaheajus paiknevate kõrgemate vegetatiivsete tsentrite ärritamisel muutub ripskatte liikumise kiirus trahheas, suurenedes desümpatiseeritud konnal ja vähenedes vagotomeeritud loomal.

Hingamisteede lõpposades ulatuvad ripsmed näärmetest ja karikrakkudest kaugemale, vältides seega bronhioolide ummistumist nõrega.

Hingamisteede näärmed. Juba looteeas katteepiteelist väljakasvanud tubuloalveolaarsed hingamisteede näärmed paiknevad ninaõõnes ja paranasaalurgetes peamiselt prooprias, trahheas ja bronhides submukooskihis; bronhides ulatuvad nad sageli ka adventitsiaalkestasse. Vastavalt asukohale eristatakse nina- (aga ka kolju-urgete, keskkõrva-, kõrvatõrve- ja hobusel õhukoti-), farüngeaal-, trahheaal- ja bronhiaalnäärmeid (*glandulae nasales, gl. pharyngicae, gl. laryngicae, gl. tracheales* ja *gl. bronchiales*). Kõigil neil on albuminoossete ja mukoossete või seganäärmetena enam-vähem ühtlane ehitus ja ühtlane levik. Näärmed puuduvad vaid häälekurdude servadel. Hobuse ninaõõnes on limaskestas leiduvate näärmete arv ligi 100 000 ja trahheas leidub neid koduloomadel järgmisel hulgal: veisel 59 000—101 000, lambal 11 000—100 000, seal 9000—18 000 (L. Kivi, 1948) ning koeral ja kassil 8000—14 000 (E. Loskit, 1948). Välja arvatud siga, kellel trahheaalnäärmeid kõige tihedamalt esineb dorsaalses seinas, on teistel loomadel nende tihedus suurem ventraalses

seinas ja külgseintes (joonis 170). Üldiselt on trahhea parem ja vasak pool näärmete arvu ja tiheduse osas sümmeetrilised. Trahhea ventraalses seinas ja külgedel asetsevad näärmed peamiselt kõhrerõngaste vahekohal (interannulaarselt); supraannulaarselt



Joonis 170. Kassi trahheaalnäärmed trahhea ventraalsest (vasakul) ja dorsaalsest seinast (paremal). Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (E. Loskiti järgi.)
Siinsed mikrofotod on valmistatud tioniiniga värvitud limaskesta totaalpreparaati läbi valgustades.

paiknevad näärme-lõpposad hõredamalt ja nad on seejuures ka väiksemad. Väljapoole ulatuvad näärmed kõhrede tasapinnast harukordadel; sama kehtib trahhea ristlihase kohta, millest väljapoole näärme-lõpposad tavaliselt ulatuvad ainult seal ja veisel.

Bronhiaalnäärmed esinevad hobusel vaid üksikalveoolidena prooprias. Rikkalikumalt esineb näärmekude veise bronhides, kus nad (nagu sealgi) ulatuvad osaliselt kõhrplaatidest väljapoole. Seal on bronhiaalnäärmete lõpposad koondunud kobaraiks, mis täidavad submukooskihti peaaegu tervenisti. Üldse on näärmekude hingamisteedes rikkalikumalt arenenud nendel loomadel, kellel nad peavad osaliselt täitma ka higinäärmete ülesannet.

Epiteelisisesed karikrakud koos limaskestasiseste näärmetega valmistavad hingamisteede vedelat pinnakatet, mis ripsmelöökide

mõjul kandub eskalaatoritaoliselt faarünksi suunas. Sama teed lahkuvad hingamisorganitest need tolmupartiklid või pisikud, mis inspireeritavast õhust liikuvale limakihile satuvad. Seega on näärmeil eeskätt hingamisteede puhtuse ülesanne. Nõre sobiva konsistentsiga (albuminoossete ja limanäärmete nõre segu kujul) tagatakse tema edasitõukamise võimalus ripsmete poolt; liigne viskoossus takistaks ripsmete liikumist ja albuminoosne nõre üksinda samuti ei sobiks selliseks liikuvaks katteks, sest et ta ripsmelöökidele vaatamata oma kerge voolavuse tõttu raskustungile vastavalt allapoole valguks. Bronhide lõpposades, kus näärmed ja karikrakud ning kaugemal ka ripsmed puuduvad, on hingamisorganite kaitse nakkuste suhtes vähem tõhus.

Nn. lõõtsutavad loomad (mäletsejalised, koer) kasutavad hingamisteede näärmete nõret kuumal aastaajal ka termolüüsi (soojusest vabanemise) otstarbel: aurumissoojus hangitakse siin, nagu ka higi puhul, peamiselt kehast endast, kusjuures iga ml aurustunud nõret viib endaga kaasa umbes 600 kalorit (keha-) soojust.

Lisaks mainitud näärmetele leidub koduloomadel (peale veise) ninaõõnes (koeral maksillaarurkes ja teistel nasomaksillaarava naabruses) tüüpilise albuminoosnäärmena nn. *lateraalne ninanääre*, mille keskmisse ninakäiku avanev viimasüsteem koosneb kitsustest, juttosadest ja viimakäikudest. Haistmisregioonis asetsevad *olfaktoorsed näärmed*.

Proopria sisaldab peente kollageensete ja elastsete kiudude kõrval hulgaliselt rakulisi elemente, milledest lümfotsüüdid infiltreerivad ka epiteeli. Eriti rikkalikult esineb lümfotsüüte ja nende koondisi (lümfisõlmekesi) prooprias ja submukoosas mäletsejalistel ja seal; sellistes paikades asendub kiuline sidekude retikulaarse koega. Üldse on proopria rakurikkam epiteeli naabruses. Proopria epiteelipoolne pind on sile, välja arvatud kihilise lame-epiteeliga kaetud paigad (ninaõõne esik ja laarünksi esik ning häälekurdude nasaalne serv). Trahheas piirab proopriat väljastpoolt liigiti erineva paksusega elastne *pikikiudkiht*, mille varal limaskesta pindmine osa kohaneb (kaela sirutamisel ja painutamisel) organi erineva pikkusega, moodustamata ristkurde. Faarünksis vastab talle sisemine neelufastsia, mis on samuti elastne. Hingamisteede teistes osades selline kiht puudub. Bronhides moodustab proopria välispiiri lihaskiht.

Suhteliselt tiheda struktuuriga kiuline *submukoosa* on hingamisteedes suuremate veresoonte asupaigaks. Ninaõõnes sisaldab ta peale selle rikkaliku veenide põimiku, mis aitab kaasa inspireeritava õhu kiirele soojenemisele: muutub ju umbes —20-kraadine õhk ninaõõne kaudu faarünksisse jõudes juba umbes +30-kraadiseks. Mõistetavalt kahaneb seejuures märgatavalt ka vere soojus. Viimane asjaolu tuleb organismile kasuks kuumal ajal, eriti loomadel, kellel higinäärmed nõrgalt talitlevad

(mäletsejalised). Nad aurustavad vett hingamisteede limaskesta pinnalt (veis väga oluliselt ka nina-moka peeglilt), hankides aurumissoojust oma kehast. Kuid selle kõrval jahutavad nad verd ka otseselt. Selline jahutus näib oluliselt toimuvat bronhiaalpuus. Bronhide seina prooprias esineb venoospõimik, mille arenemisaste on liigiti järgmine: koer>veis>hobune>lammas. Siinsete venoossete veresoonte diameetrite summa võrdub koeral ligikaudu $^1/_2$, veisel $^1/_3$ ja hobusel $^1/_4$ bronhi diameetriga (Ranzoni, 1955).

Trahheas sisaldab elastsete kiudude rikas submukoosa erineval määral rasvkude; samuti on ta siin nagu mujalgi hingamisteedes peamiseks näärmete asukohaks. Ninaõõnes läheb submukoosa aegamööda üle periostiks või (ninasepti vastas) perikondriks, trahheas kondrofibrooskestaks. Trahhea dorsaalses seinas järgneb submukoosale (mis mainitud paigus on ühtlasi kohevama ehitusega) lihaskest. Nagu eespool tähendatud, ei võimalda submukoosa hingamisteedes oma tiheda struktuuri tõttu limaskesta ulatuslikumat kurdumist ja nihkumist paigast teise.

Lihaskude. Lihaskude esineb laarünksis somaatilisena, mujal hingamisteedes siledakiulisena. Ninaõõnes lihaskude väljaspool veresoonte seina puudub. Silelihaskude moodustab trahheas kõhrrõngaste dorsaalseid otsi siduva trahheaallihase ja bronhides ning bronhioolides proopria all asetseva lihaskihi. Kopsuparenhüümis hobusel lihasekiud puuduvad, kuid esinevad mäletsejalistel. Hobusel ulatuvad üksikud lihasekiud ainult kuni alveolaarkotikeste suudmeni, kus nad moodustavad sfinkteritaolise võru. Veisel esineb lihasekiudude võrk interatsinoosses sidekoes, haarates alveolaarkotikesi väljastpoolt korvitaoliselt ja ulatudes osaliselt ka alveoolide vaheseintesse. Interlobulaarses sidekoes siin lihasekiude pole. Lambal on kopsusisene lihaskude peamiselt alveolaarne; lihasekiud moodustavad kitsad lihasvõrud ümber alveoolide suudmete, kus nad oletatavasti toimivad alveolaarkoti konstriktoritena.

Bronhides paiknevad lihasekiud spiraalselt kulgevates ja isekeskis anastomoseeruvates kimpudes. Sellise paigutusega lihasekiudude kontraktsioon tingib bronhi ahenemise kõrval ka tema teatavamääralist lühenemist.

Kondrofibrooskest

Kondrofibrooskest (ehk fibroelastne kest) moodustub trahheas seespoolsest õhemast ja väljaspoolsest tugevamast longitudinaalsetest kiududest koosnevast kihist ja nende vahel asetsevatest kõhr-(trahheaal-)rõngastest (ventraalses ja külgseintes) või transversaalsest trahheaallihasest (dorsaalses seinas). Kõhrrõngaste vahekohal asetseb (interannulaarsidemetena) kiudude kolmas kiht. Ülalmainitud sees- ja väljaspoolsest kihist

Organ	Epiteel	Päriskiht ehk proopria
Ninaõõne esik	Mitmekihiline lame-epiteel	Papillaarkehaga varustatud kiulise sidekoe kiht
Haistmisregioon	Olfaktoorne epiteel (ehitust vt. haistmisretseptori kirjelduses)	Kiuline sidekude, mis sügavamal seostub periostiga
Respiratoorne regioon	Mitmerealine ripsepiteel, mis sisaldab arvukaid karikrakke	Koosneb kiulisest sidekoest; sisaldab näärmeid ja ninaõõne ventraalses seinas rikkalikku veenide põimikut
Paranasaalurked	Ainukihiline või mitmerealine ripsepiteel, mis sisaldab karikrakke	Kiulis-sidekoeline kiht, milles elastsed kiud puuduvad
Faarünks	Ülemises (hingamisneelu) osas epiteel mitmerealine ja ripsmeline, allpoolses osas mitmekihiline lame-epiteel	Elastse koe rikas kiuline sidekude, milles esineb rikkalik lümfotsütaarne infiltratsioon
Laarünks	Epiglottise mõlemal pinnal, pilkkõhre-kõrikaane kurrul, häälepaelte nasaalsel serval ja sea laarünksi külgtaskutes esineb mitmekihiline lame-epiteel, mujal mitmerealine ripsepiteel. Epiglottise larüngeaalsel pinnal sisaldab epiteel (mäletsejalistel ja seal) üksikuid maitsmiskarikaid	Lümfotsüüte ja lümfisõlmekesi sisaldav elastse koe rikas kollageenne sidekude. Submuskooskiht esineb rikkalikumalt vaid epiglottise baasil
Trahhea	Karikrakke sisaldav mitmerealine ripsepiteel	Moodustub lümfotsüütiderikkast kiulisest sidekoest, mis sisaldab üksikuid lümfisõlmekesi. Piki kulgevatest elastsetest kiududest moodustunud pikikiud- ehk fibroelastse kihi kaudu eraldub ta allseisvast submukooskihist

Lihaskiht	Näärmed	Proopriast või submukoosast väljaspool asetsevad struktuurid
Puudub	Tubuloossed albuminoosnäärmed	Kõhred või luud
„	Hargnenud tubuloossed haistmis- ehk olfaktoorsed (Bowmani) näärmed	Luine sein
„	Albuminoossed, mukoossed või segaiseloomuga hargnenud tubuloossed näärmed asetsevad prooprias	„
„	Nõrgalt arenenud albuminoossed, mukoossed ja seganäärmed asetsevad prooprias	„
Esineb faarünksi konstriktorlihaste näol	Mukoossed tubuloalveolaarsed farüngeaalnäärmed esinevad submukoosas, ulatudes osaliselt ka lihaste vahele	„
Esineb laarünksi kõhresid liigutavate vöötlihaste näol	Albuminoossed, mukoossed ja segaiseloomuga larüngeaalnäärmed (mis puuduvad üksnes häälekurdude servadel) ulatuvad submukoosast ka lihastevahelisse sidekoesse	Limaskestast väljaspool asetseb kõhreline toes. Kõrikaanekõhr, sarvik- ja talbkõhred koos pilkkõhre vokaaljätketega moodustuvad elastsest, teised hüaliinsest kõhrkoest. Laarünksi kõhrede sidemed on elastsete kiudude rikkad
Siledakiuline lihaskiht esineb kõri ristlihase näol vaid trahhea dorsaalses seinas, trahheaalrõngaste vabade otste vahekohal, limaskesta all (koeral ja kassil kondrofibrooskestast väljaspool)	Hargnevad tubuloalveolaarsed trahheaalnäärmed, mis sisaldavad albuminoosseid, mukoosseid ja segaiseloomuga lõpposi, asetsevad submukooskihis. (Andmed nende arvu kohta on esitatud tekstis)	Submukooskihile järgneb trahheaalrõngastest ja neid siduvast kõõlusjast sidekoest koosnev kondrofibrooskest, mis tagab organi avaliolekut. Ümbrusega seostub trahhea kohevakiulise adventitsiaalkesta kaudu

Bronhid	Nagu trahheas; väikestes bronhides väheneb epiteeli kõrgus	Nagu trahheas. Submukooskiht on proopriast eraldatud lihaskihi kaudu.
Bronhioolid	Ainukihiline kõrgeprismaline või kuubikuline, millel ripskate lõpuks kaob	Esineb väga õrna (epiteeli paksust mitteületava) kiulis-sidekoelise kihina
Respiratoorsed bronhioolid	Ainukihiline kuubikuline või lame ripsmeteta epiteel	Kollageensed ja elastsed kiud
Alveolaarjuhad	Lame ripsmeteta epiteel	„
Alveoolid	Esineb respiratoorse epiteeli näol (vt. teksti)	Elastsed ja retikuliinkiud

erineb see katkendlikkuse kõrval peamiselt elastsete kiudude rohkuse poolest, mis avaldub ka mainitud sidemete kollakas värvuses. Hüaliinkõhrest koosnevad ja vanaduses osaliselt lubjastuvad trahheaalrõngad on kaetud (eriti välisküljel) tugeva perikondriga, milles kollageensete kiudude suund on ülekaalukalt transversaalne.

Bronhides muutub kondrofibrooskest iseseisva kestana oma kohevama struktuuri ja tiheda seose tõttu naabrusega ebamääraseks. Samas asenduvad kõhrrõngad siin mitmekujuliste distaalses suunas kord-korralt vähenevate (ja bronhide 1—0,5 mm diameetri juures hoopis kaduvate) kõhrplaatidega (joonis 168).

Bronhide kõhrskeleti arengu tugevuselt reastuvad põllumajandusloomad alanevas suunas järgmiselt: siga, hobune, mäletsejalised. Hobusel esinevad suurtes ja keskmistes bronhides kitsad ja pikad kõhrplaadid, mis haaravad $^1/_4$—$^1/_2$ bronhi ümbermõõdust. Bronhide eri osades asetsevad kõhrplaadid ühes kuni kolmes, harvemini isegi kuni neljas kihis; veisel on kõhrplaadid laiemad ja korrapäratu kujuga ning asetsevad mõnikord kahes, harvemini kolmes kihis üksteise peal. Kõhrskelett ulatub hobusel bronhiaal-

Spiraalselt kulgevatest ja anastomoseeruvateks kimpudeks koondunud silelihasekiududest moodustuv lihaskiht piirab bronhi ümberringi. Kiudude arv kimpudes väheneb bronhide peenenedes	Mukoossed, albuminoossed ja segaiseloomuga bronhiaalnäärmed asetsevad lihaskihist väljaspool (submukoosas). Nad kaovad hobusel 0,7—1, veisel 0,4, lambal 0,25 ja seal 0,25—0,6 mm bronhi diameetri juures	Limaskestale järgneb kondrofibrooskest ning sellele peribronhiaalne sidekude. Kondrofibrooskestas leiduvad kõhred kaotavad bronhide vähenedes rõnga kuju, esinedes väikeste plaadikestena. Bronhides diameetriga alla 0,5—1 mm kõhretükikesed puuduvad
Lihaskiht moodustub spiraalselt või tsirkulaarselt kulgevatest silelihasekiududest	Puuduvad	Kopsualveoolid
Silelihasekiudude spiraalsed või tsirkulaarsed kimbud	„	„
„	„	„
Puuduvad	„	„

puus veise omast kaugemale (kõhrplaadid leiduvad hobusel kuni 8.—9. järgu bronhides) (Kolesnikov, 1955).

KOPSUD (*PULMONES*)

Kopsud on rinnaõõnes paiknevad paarilised (paremast ja vasakust kopsust ehk kopsutiivast koosnevad), kuid suuruselt ja jaotuselt mitte täiesti sümmeetrilised hingamisorganid. Väljastpoolt on nad kaetud kopsukelmeks ehk pulmonaalpleuraks nimetatava serooskestaga, mis kopsujuurte kohal üle läheb pleura parietaalseks leheks. Kopsuvärati kaudu tungivad kopsudesse peabronhid koos vere- ja lümfisoonte ning närvidega. Bronhide kopsudesisene puuvõrataoliselt hargnev kogumik kannab bronhiaalpuu nimetust. Bronhide perifeerseid, alla 0,5 mm diameetriga lõpposi, millede seinas kõhretükikesed ja näärmed puuduvad, nimetatakse bronhioolideks. Viimased lähevad kopsualveoolide ilmumisega nende seinas aegamööda üle kopsu respiratoorseteks lõpposadeks. Oma seinas üksikuid alveoole sisal-

davad respiratoorsed ehk alveolaarsed bronhioolid koos nende juurde kuuluvate respiratoorsete lõpposadega (alveolaarjuha, alveolaarkotikesed) moodustavad kopsude alveolaarpuu.

Kopsude ehituse kirjeldamisel arvestatakse nende mitmeastmelist jaotumist alaosadeks. Kopsude teravalt servalt algavate sügavate sälkude kaudu jaotatakse kopsud liigiti erinevaks arvuks ja erineva kuju ning suurusega makroskoopilisteks sagaateks (*lobi*), mida varustavad õhuga lobaarbronhid. Iga lobaarbronh jaguneb 2—5 haruks, milledest igaüks (koos arterite ja lümfisoontega) varustab (bronhopulmonaal-) segmentideks nimetatavaid sagarate püramiidjaid osi. Viimaste arv ulatub kummaski kopsus 7 kuni 20-ni. Veenid paiknevad naabersegmentide vahekohal, hankides verd kahest või mitmest segmendist.

Haiguskolded piirduvad või levivad peamiselt ühe segmendi piirkonnas. Segmentaarset ehitust arvestatakse eriti kopsukirurgias (inimesel). Bronhopulmonaalsegmendid ei ole alati sidekoe poolt piiristatud.

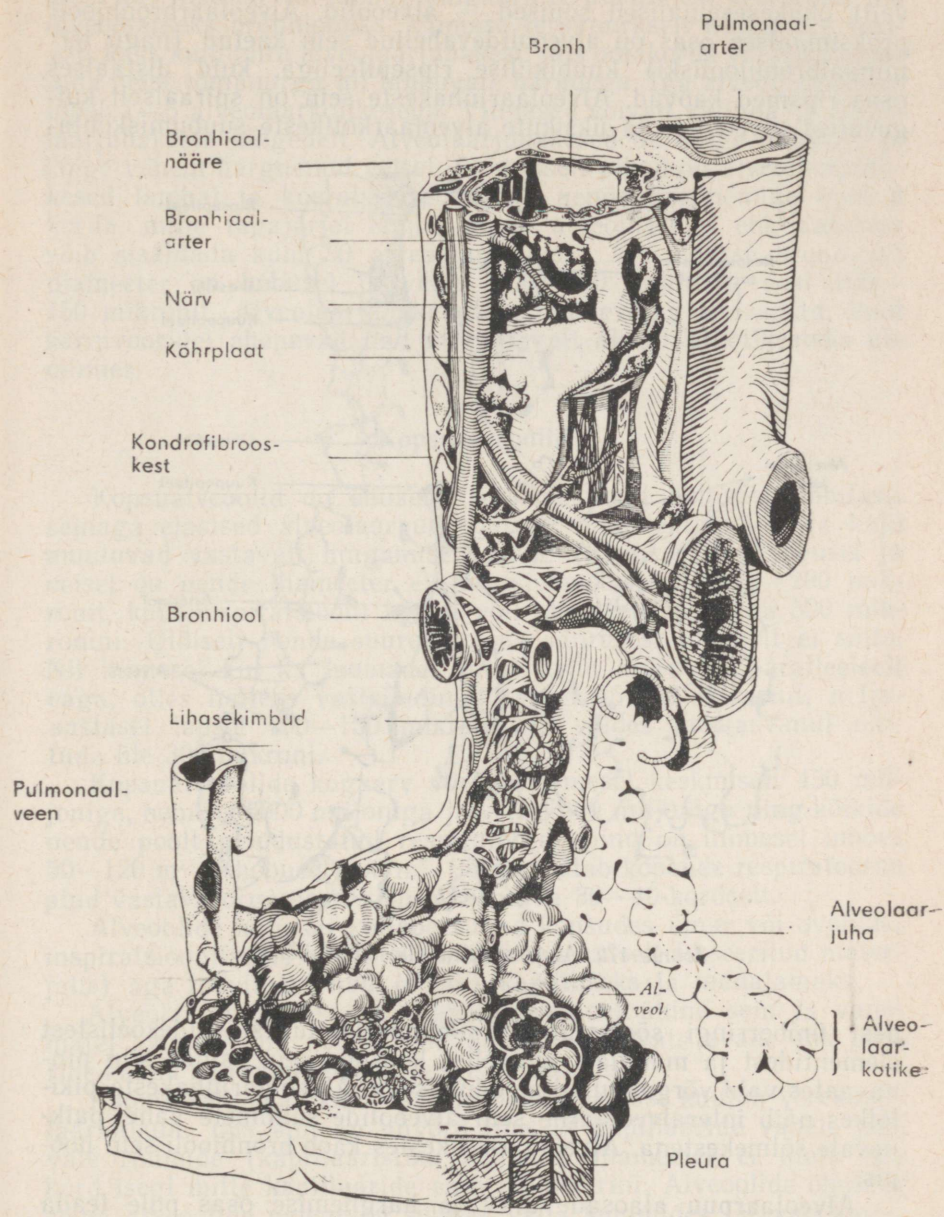
Pulmonaalsegmendid jagunevad omakorda alasegmentideks ning viimased kopsude sekundaarseteks ja primaarseteks sagarikkudeks (*lobuli*). Ühe- kuni kahesentimeetrise läbimõõduga ja 2—2,5-sentimeetrise kõrgusega sekundaarseid sagarikke piiristab liigiti erinevalt (kõige tugevamini mäletsejalistel) arenenud kohevakiuline sidekude, tehes nähtavaks sekundaarsete sagarikkude ulatuse kopsude välispinnal. Seal, eriti hobusel, on interlobulaarne sidekude vähe arenenud.

Iga sekundaarne sagarik koosneb mitmest (1—4 mm diameetriga ja 2—4 mm kõrgusega) primaarsest sagarikust ja viimased kahest või mitmest kopsuaatsinusest ehk alveolaarpuust (*arbor alveolaris*). Primaarset sagarikku varustab õhuga alveoolidevaba terminaalbronhiool ja aatsinust üks alveolaarne ehk respiratoorne bronhiool.

Alveolaarpuu

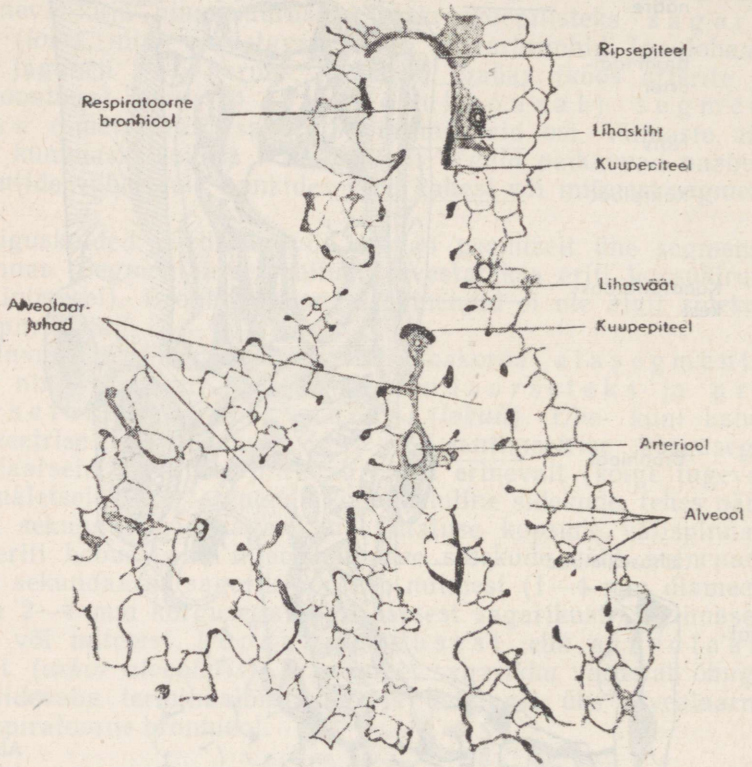
Alveolaarpuuks nimetatakse ühe alveolaarse bronhiooli juurde kuuluvat õhuteede ja alveoolide süsteemi (joonised 171 ja 172). Alveolaarpuu ehk kopsuaatsinus koosneb alveolaarsest ehk respiratoorsest bronhioolist (*bronchiolus respiratorius*), sellest väljuvatest alveolaarjuhakestest (*ductuli alveolares*) ja ühise valendiku ümber rühmitunud alveoolidest moodustunud alveolaarkotikestest (*sacculi alveolares*). Alveolaarkotikeste ja -juhakeste vahel eristatakse mõnikord esikuks (*atrium*) nimetatavat ümarat või ovoidset alveolaarpuu laiendit.

Alveolaarseks bronhiooliks nimetatakse sellist alveolaarpuu algusosa, mille seina ühel (paralleelselt kulgevast arterist eemal-



Joonis 171. Kopsusagariku ruumiline skeem. (B r a u s i järgi.)

seisval) küljel asetsevad (distaalses suunas kord-korralt rohkenevad) õhukeseseinalised sopised — alveoolid. Alveolaarbronhiooli proksimaalses osas on alveoolidevaheline sein kaetud (nagu terminaalbronhiooliski) kuubikulise ripsepiteeliga, kuid distaalses osas ripsmed kaovad. Alveolaarjuhakeste sein on spiraalselt kulgevatest alveoolide ja üksikute alveolaarkotikeste suubumiskohta-



Joonis 172. Alveolaarpuu allosad pikilõikes.

dest ümberringi sõelastunud: silelihasekiududest, sidekoelistest elementidest ja madalast epiteelist koosnev sein esineb siin pinnavaates vaid võrgustunud moodustisena. Alveolaarjuhakeste pikilõikes näib interalveolaarne sein alveoolide suudmete vahel paiknevate sõlmekestena. Alveolaarkotikestes kaob bronhiooli sein hoopis.

Alveolaarpuu alaosade arvu ja hargnemise osas pole teada kindlaid omapärasusi, mis kehtiksid kopsude kõikide osade kohta ja vastava loomaliigi kõikide esindajate puhul. Kopsu primaarsesse sagarikku selle tipult sisse tungides läheb terminaalbron-

hiool kas otseselt või mõnda külgharu teravnurkselt ära andes üle alveolaarseks bronhiooliks. Viimase teravnurkselt hargnedes tekivad kaks kuni mitu alveolaarjuhakest, mis omakorda võivad varustuda neist tõmpnurga all lahkuvate harudega. Iga alveolaarjuhake lõpeb 1—5 alveolaarkotikesega. Viimased võivad väljuda ka alveolaarjuhakeste külgedelt. Alveolaarjuhakesed on kõige lühemad ja kõige vähem hargnenud veisel. Suhteliselt pikad on alveolaarjuhakesed lambal ja koeral; siin toimub nende hargnemine kuni 3 korda, mille tagajärjel lamba ainus alveolaarpuu ehk aatsinus võib sisaldada kuni 30 alveolaarkotikest. Alveolaarse bronhiooli diameeter on hobusel ja veisel 200—300 mikronit, seal 100—150 mikronit. Alveolaarjuhakesed on mõnevõrra avaramad, kuid karnivooridel ahenevad nad märgatavalt alveolaarkotikesteks üle minnes.

Kopsualveoolid

Kopsualveoolid on õhukese, gaaside poolt hõlpsasti läbitava seinaga elastsed alveolaarpuu sopised, millede läbimõõt ja kuju muutuvad vastavalt hingamise faasile (joonis 173). Hobusel ja veisel on nende diameeter ekspiratsiooniseisundis 120—200 mikronit, kuid inspiratsiooni korral võib diameeter ulatuda 300 mikronini. Üldiselt nende suurus looma suurusest oluliselt ei sõltu. Nii inimesel kui ka loomadel suurenevad alveoolid paralleelselt eaga, olles näiteks vastsündinud lapsel 45—60 mikronit, noorukieaastasel lapsel 100—150 mikronit ja võides täiskasvanul ulatuda üle 300 mikroni.

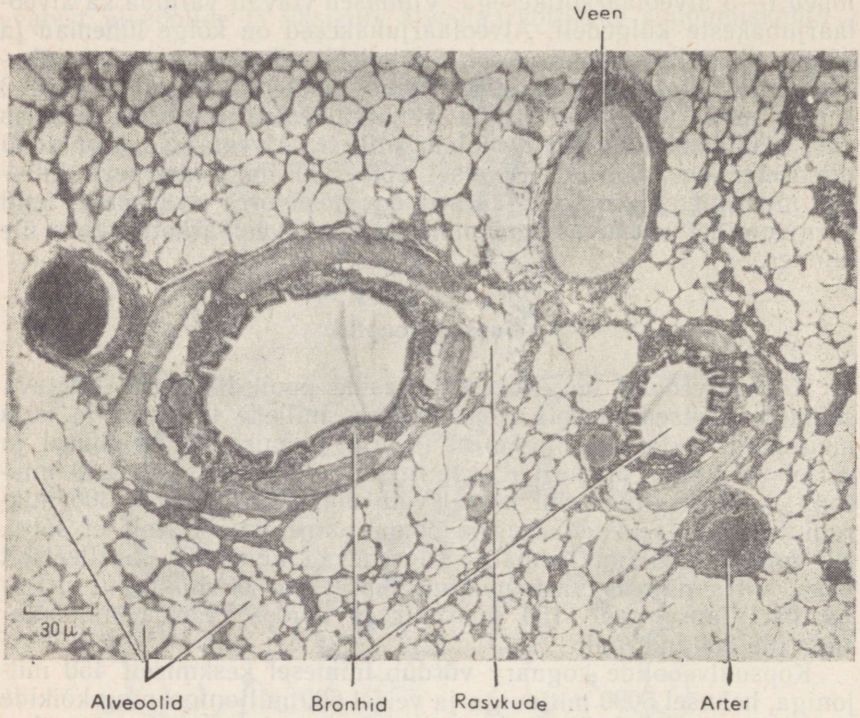
Kopsualveoolide koguarv võrdub inimesel keskmiselt 450 miljoniga, hobusel 5000 miljoniga ja veisel 600 miljoniga ning kõikide nende poolt moodustatud respiratoorne pind on inimesel umbes 50—120 m^2 ja hobusel 500 m^2. Seega ületab kopsude respiratoorne pind vastava organismi keha välispinda 30—40-kordselt.

Alveoolide kuju on kollabeerunud kopsudes ümar või ovoidne, inspiratsioonifaasis (rõhu all intratrahheaalselt fikseeritud materjalis) aga muutuvad nad (5—6-) kandiliseks ja madalamaks.

Alveolaarkotikestes on naaberalveoolidel ühine sein ja vanematel loomadel on nad alveoolide seina läbivate avade ehk pooride kaudu ka ruumiliselt isekeskis ühendunud.

Ruumiliselt kaalukam osa alveoolide seinast kuulub verekapillaaristikule, mis siin on niivõrd tihe, et kapillaaride vahele jäävate ruumide (kapillaaristiku silmade) diameeter ei ulatu iga kord isegi mitte kapillaaride endi diameetrini. Alveoolide õhukest seina alveoolide valendiku suunas välja kummides jätavad kapillaarid endi vahele kapillaaristiku silmade kohal asetsevad süvendid ehk nišid, milles paiknevad alveolaarepiteeli tuumi sisaldavad osad. Kapillaaride diameeter väheneb mõnevõrra inspiratsiooni

ajal ja suureneb ekspiratsiooni puhul; üldiselt aga on nende diameeter suhteliselt väike, mispärast rasvatilgad, õhumullid, kasvajate rakud, luuüdi megakarüotsüüdid (luumurdude korral), maksa ja põrna histiotsüüdid jne. siia hõlpsasti peatuma jäävad.

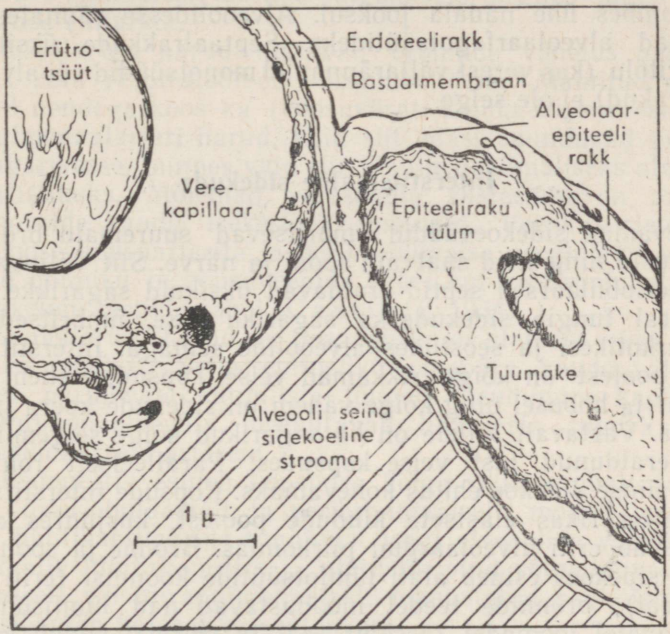


Joonis 173. Kassi kopsude histoloogiline pilt. Mikrofoto. Suurendus 30 korda. (Orig.)

Alveoolide seina kapillaaridevahelises ja -välises osas on kiulised elemendid tihedasti üksteisega läbi põimunud, kusjuures retikuliin- ja elastseid kiude leidub umbes võrdsel määral. Õrnad kollageensed kiud ümbritsevad elastseid sageli spiraalselt. Alveoolide suudmeis on elastsed kiud rõngjalt tihenenud. Kõige peenemad on elastsed kiud kassi kopsualveoolides ja kõige jämedamad (kuni 5 mikronit) veisel. Elastse koe koguhulk on hobuse ja veise kopsudes suurem kui seal. Väidetakse, et koos treeninguga (kehalise tööga) elastse koe hulk alveoolides kasvab.

Kopsualveoolid on seestpoolt kaetud epiteelirakkude pideva kihiga. Alveolaarepiteel on tuumade vahel niivõrd õhuke (sageli vaid 0,5—0,02 mikronit), et teda on võimalik eristada üksnes elekt-

ronmikroskoobis (joonis 174). Osal rakkudest on suur ja hele tuum ja nende hele tsütoplasma sisaldab ainult üksikuid ümaraid sõmeraid. Mitokondrid ja mikrohatud sellistel rakkudel puuduvad. Teine liik alveoole katvaid rakke on märgatavalt tumeda-



Joonis 174. Kopsualveooli submikroskoopiline ehitus.

mad, nende vakuoliseerunud tsütoplasma sisaldab mitokondrite kõrval arvukalt (resorbeerunud) sõmeraid ning nende vaba pind on kaetud 0,2 mikroni pikkuste ja 0,1 mikroni jämeduste mikrohattudega. Väidetakse, et viimati mainitud rakkudest võib osa alveooli seinalt irduda ja alveooli valendikku sattuda.

Alveolaarkapillaaride sein koosneb väga õhukesest atrotsütoosivõimeta endoteelist; paiguti ei ulatu selle paksus 300 Å-ni. Teistele kapillaaridele omased peritsüüdid siin puuduvad. Niihästi kapillaarendoteeli kui ka alveolaarepiteeli all asetseb umbes 450 Å paksusega basaalmembraan, mis koosneb õhemast osmiofiilsest ja selle all asetsevast paksemast homogeensest osmiofoobsest kihist. Kummagi basaalmembraani vahel paikneb homogeenne, valgu ja polüsahhariidide kompleksist koosnev põhiaine koos kollageensete, elastsete ja retikuliinkiududega ning mitmekesiste rakkudega. Basaalmembraanid on väga elastsed, võimaldades alveoolidel kui ka kapillaaride seinal oluliselt laieneda. Osmiofiilse kihi esinemine neis osutab lipiidide tähtsusele gaa-

side vahetuses. Paljudes paikades ei ületa alveolaarõhu ja vere vahel asetseva barjääri paksus 0,15—0,3 mikronit.

Alveoolide seinas esinevatest rakkudest on tavalisemad septaal- ehk tolmurakud. Need on mitoosi teel paljunevad fagotsütoosivõimelised rakud, mis uute generatsioonidega asenduvad umbes ühe nädala jooksul. Alveoolidesse rännates muutuvad nad alveolaarfagotsüütideks. Septaalrakkude üksikasjalikum päritolu (kas verest väljarännanud monotsüüdid või alveolaarepiteelirakud) ei ole selge.

Interstitsiaalne sidekude

Tugevamad sidekoeväädid ümbritsevad suuremaid bronhiaalpuu harusid ning neid saatvaid sooni ja närve. Siit väljuvad õhemad interlobulaarsed septid eraldavad üksikuid sagarikke. Vähesel määral tungib sidekude ka sagariku sisse, ümbritsedes siin alveolaarkotikesi ja seostudes alveoolide seinaga. Interstitsiaalse sidekoe poolest on kõige rikkamad veise kopsud; vähem leidub teda seal ja hobusel ning kõige vähem on sidekude koera ja kassi kopsudes. Vastavalt sellele on ka sagarikud kõige selgemini üksteisest eraldunud just veise kopsudes. Paralleelselt rohkusega muutub siinse sidekoe ehitus kohevamaks. Kopsude interstitsiaalne sidekude on rikas elastsete kiudude poolest, kusjuures kiudude hulk kasvab eriti alveolaarpuu piirkonnas. Bronhe ja sooni ümbritsevas sidekoes esineb alati lümfotsüütide koondisi (eriti rikkalikult seal); bronhide teedel moodustavad nad lümfisõlmekesi. Nuumatavatel loomadel (eeskätt seal ja veisel) leidub kopsude interstitsiaalkoes ka rasvarakke.

Vere- ja lümfisoonestik. Kopsudel on kaks verevarustussüsteemi. Kopsusiseste hingamisteede, interlobulaarse sidekoe, suuremate veresoonte seina, bronhiaallümfisõlmede ja osalt ka pleura kapillaaristik saab oma vere (nutritiivse ehk interstitsiaalse) bronhiaalarteri (*a. bronchialis*) kaudu, mis väljub rinnaaordist kas iseseisvalt või koos ösofageaalarteriga. Kopsualveoole ümbritsev kapillaaristik seevastu varustub verega otseselt südame paremast vatsakesest väljuva funktsionaalse ehk respiratoorse kopsu ehk pulmonaalarteri (*a. pulmonalis*) kaudu. Ka vere äravool toimub mööda erinevaid venoosseid teid: nutritiivsesse süsteemi kuuluv veri suundub kraniaalsesse õõnesveeni, kopsuarterist pärinev veri aga mitme kopsuveeni kaudu südame vasakusse kotta. Selles osas on kopsudega teatav sarnasus maksal, mis samuti varustub verega kahe allika (portaalveeni ja maksaarteri) kaudu. Erinevalt kopsudest on siin aga kapillaaride süsteem ja eferentsed sooned (maksaveenid) ühised.

Bronhiaalarteri kaudu varustuv kapillaaristik kuulub suurde ehk keharingesse ja siin veri vaesub hapniku ja toitainete poolest,

mis lahkuvad kudedesse. Perialveolaarses (kopsuringe) kapillaaristikus seevastu veri arterialiseerub, s. o. rikastub hapniku ja vaesub süsihappegaasi poolest. Ööelduga on seletatav, miks verevoolu ajutine sulgemine pulmonaalringe osas kopsukude ei vigasta ja miks bronhiaalarteri harude sulgemisele järgneb sageli kopsukoe nekroos (infarkt).

Bronhiaalarteri harud ulatuvad bronhide vahetus naabruses kulgedes kuni respiratoorsete bronhioolideni. Mainitud paigani kulgevad nendega koos ka (kopsuvärati kaudu kopsudesse tunginud) pulmonaalarteri harud, kuid siit edasi suunduvad viimased kopsusagarikesse, minnes vaid siis üle tihedasilmaliseks alveolaarkapillaaristikuks. Mõlemad veresoonte süsteemid on arvukate anastomooside kaudu isekeskis seostunud. Veisel kirjeldatakse anastomoose kopsuarterite ja peribronhiaalse veenipõimiku vahel, mainitud põimiku ja kopsuveenide vahel kui ka bronhiaalarterite ja kopsukelme veenide vahel (C a s t i g l i, 1954).

Pulmonaalarteri harud on peaaegu kogu ulatuses väga rikkad elastse koe poolest. Selle ehitusliku omapära kaudu välditakse südamest pärinevate rütmiliste tõugete kandumine kapillaaristikku. Pulmonaalveenid meenutavad lihaskesta tugeva arengu tõttu muskulaarseid artereid.

Lümfisoonestik esineb kopsudes kõige rikkalikumalt subpleuraalselt, interlobulaarselt ja peribronhiaalselt; mõnelt poolt väidetakse lümfikapillaaride tungimist isegi alveoolide vahele. Kopsude rikkalik lümfisoonestik ja ulatuslik pind võimaldavad intratrahheaalselt või intrapulmonaalselt manustatud ravimlahuste ja -suspensioonide hõlpsat resorptsiooni.

Innervatsioon. Ninaõõne innervatsiooni on lähemalt uuritud seal (Z d a n e v i t š, 1959). Närvikiud moodustavad siin subepiteliaalse tiheda ja sügavama hõreda põhipõimiku. Närvikimbud on neis põimikutes orienteerunud peamiselt piki ninaõõnt. Vabad närvilõpmed moodustavad ninaõõne limaskestas põõsaid, päsmakesi, arborisatsioone ja viit tüüpi inkapsuleerunud kehakesi. Eriti tihedasti on närvilõpmeid ülemises ninakäigus, kohal, kus nina vaheseina limaskest üle läheb ninaõõne lae limaskestaks. Siin on esindatud kõik lõpmete vormid. Vastupidi, ventraalse kõrkme dorsomediaalsel küljel esinevad vabade närvilõpmete kõrval inkapsuleerunult üksnes Krause kolvid. Paranasaalsetes urgetes esinevad peamiselt vabade närvilõpmete lihtsamad vormid. Närvikiudude põimik siin kaheks jagunenud ei ole. Ninaõõnt sensiiblilt innerveerivate kiudude rakud asetsevad semilunaarganglionis.

Laarünksis leidub närvilõpmeid kõige rikkalikumalt selle esikuosas, eriti epiglottise tagapinnal. Häälekurdudes ja neist kaudaalselt on retseptoorseid lõpmeid vähem. Võrreldes loomadega (lammas) leidub inimese laarünksi limaskestas retseptoorseid närvilõpmeid rikkalikumalt ja nad on mitmekesisema kujuga (G j u r o v s k i, 1954).

Trahheaallimaskesta prooprias ja epiteelis on närvilõpmed osalt puuvõrataolised, osalt (epiteelis) nööbikujulised või päsmjad.

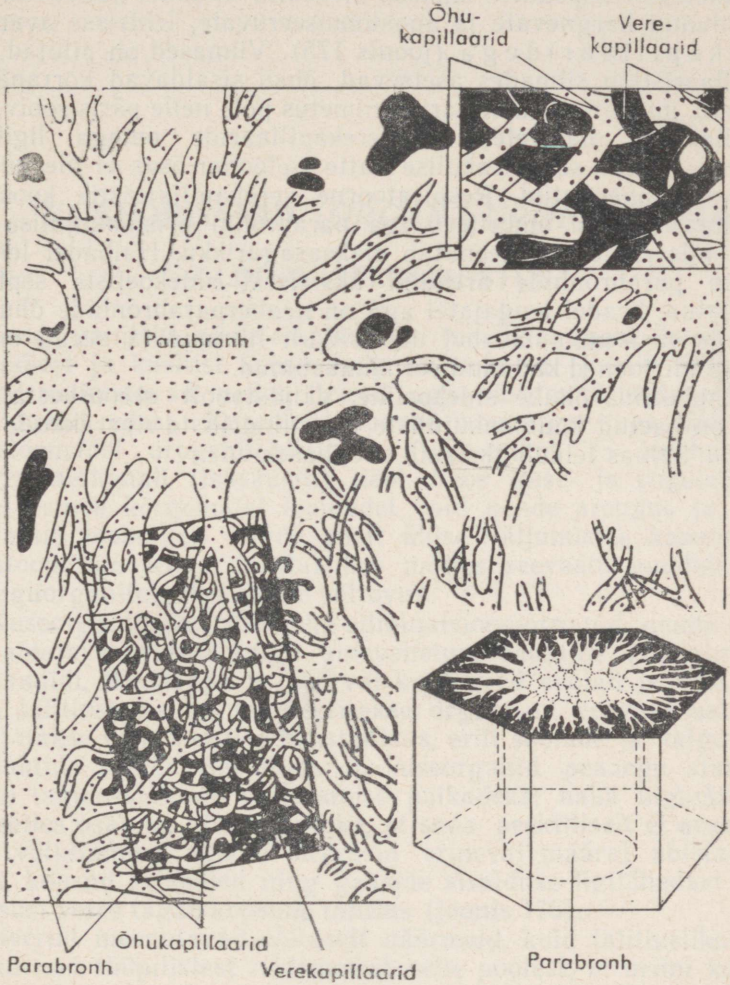
Värati kaudu kopsudesse tunginud vaagus- ja sümpaatikusnärvide harud kulgevad bronhiaalpuu naabruses, olles seejuures isekeskis võrgutaoliselt seostunud. Müeliniseerunud ja müeliniseerumata kiududest koosneva närvipõimiku teel leidub üksikuid mikroskoopilisi ganglione. Säsitud eferentsed kiud lõpevad veresoonte ja bronhide lihasekiududel ja näärmerakkudel, aferentsed närvikiud aga kõikjal epiteelis ja sidekoes, ulatudes põõsjate ja päsmjate lõpmete näol isegi alveoolide vahele. Aferentsete kiudude kapseldunud lõpmetest on tuntud Golgi kehakesed. Füsioloogiliselt eristatakse mitut aferentsete kiudude liiki, milledest muu hulgas ühed (vaagusnärvis kulgevate) kiudude lõpmed erutuvad kopsude kollabeerumisest (ekspiratsiooni lõpul) ja teise liigi (samuti vaagusnärvi) kiud kopsude väljavenitumisest (inspiratsiooniperioodi lõpul). Eferentsetest kiududest toimivad vaagusest pärinevad bronhide suhtes konstriktoorselt (ahendavalt), sümpaatilised kiud aga bronhodilatatoorselt (bronhe laiendavalt). Bronhiaalarterid ahenevad sümpaatiliste kiudude ärrituse tagajärjel.

Regeneratsioon. Haiguste puhul, mil kopsukude ulatuslikult hävib (näiteks tuberkuloosi korral), asendub vigastatud kude täiskasvanud loomadel sidekoelise armkoega. Tavalised põletikulised protsessid seevastu võivad kopsudes paraneda jäljeta. Ulatuslikuma regeneratsioonivõime puudumine kopsudes on teataval määral kompenseeritud kopsude suure inspiratoorse pinna kaudu, millest puhkeajal ära kasutatakse vaid murdosa. Kahjustatud kopsude funktsionaalne piisamatus avaldub seepärast eeskätt füüsiliste pingutuste puhul.

LINDUDE HINGAMISORGANITE EHITUSLIKKE ERINEVUSI

Trahhea limaskest sisaldab arvukaid limarakkudest moodustunud madalaid sopiseid ja krüpte ning proopria on rikas lümfotsüütide poolest. Trahheaalkõhred esinevad sulgunud rõngastena; veelindudel nad luustuvad.

Kopsudesisestes õhuteedes eristatakse kolme liiki bronhe, kusjuures I järgu ehk primaarsed bronhid on tavaliselt tuntud p e a b r o n h i d e n a, II järgu ehk sekundaarbronhid vastavalt asukohale v e n t r o - ja d o r s o b r o n h i d e n a ja tertsiaarsed bronhid p a r a b r o n h i d e n a ehk k o p s u v i l e d e n a. Viimased ühendavad paralleelsete kanalitena ventro- ja dorsobronhe isekeskis. Kopsudesisesed hingamisteed lõpevad parabronhidest radiaalselt väljuvate e s i k u t e (*atrii*) ja nende laienenud lõpposade — l e h t r i t e (*infundibuli*) näol. Kõhreline skelett esineb vaid peabronhide seinas. Parabronhide (diameeter umbes $^1/_2$ mm)



Joonis 175. Linnu kopsude histoloogiline ehitus. (Vaceki ja Hazeloffi järgi.)
All vasakul — parabronhi segment koos ümbritseva kopsukoega. Lõikepildil on õhuteed (parabronhid ja õhukapillaarid) näidatud täpilistena, veresooned ja kapillaarid mustadena.

sein koosneb tsirkulaarsetest lihasekiududest koos neid tihedasti piiravate elastsete kiududega ja ühekihilisest lame-epiteelist.

Imetajate kopsudele omased alveoolid lindudel puuduvad, olles asendunud hargnevate ja anastomoseeruvate, lehtrisse avanevate õhukapillaaridega (joonis 175). Viimased on pilujad, verekapillaaristiku silmades asetsevad, õhku sisaldavad korrapäratud ruumid, mispärast kapillaaride nimetus pole neile päris sobiv. Õhukapillaaride diameeter on verekapillaaride omaga ligikaudu võrdne. Nende seina rakulise katte iseloomu osas ei ole küsimus lõplikult lahendatud. Respiratoorne verekapillaaristik koos õhukapillaaristikuga ümbritseb iga parabronhi prismakujulise massina, mis ristlõikes meenutab maksasagarikku. Halbadel lendajatel on parabronhide areaalid üksteisest sidekoeliste septidega eraldatud, headel lendajatel aga on naaberparabronhide õhukapillaaride süsteem omavahel ulatuslikult liitunud ja seega on areaalide piirjooned kadunud või ähmastunud.

Õhukottide õhuke sidekoeline, väljastpoolt serooskesta omav sein on kaetud kuubikukujuliste või silindriliste ripsrakkude ainsa kihiga. Seinas leidub üksikuid silelihasekiude.

KUSEORGANID (*ORGANA UROPOËTICA*)

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Kuseorganiteks on neerud ja (neeruvaagnast, kusejuhast, kusepõiest ja kusitist koosnevad) kuseteed (joonis 190). Esimesed valmistavad uriini, teised aga säilitavad seda ajutiselt ja juhivad edasi. Kuseteed lõpevad suguorganitega ühinenult emasloomadel urogenitaalsiinuse (tupe-esiku) ja isasloomadel urogenitaalkanali (isaskusiti) näol. Seos kuse- ja suguorganite vahel esineb kõrgematel loomadel vaid nende arengus ja (täiskasvanud loomadel) nende poolt ühise väljumistee kasutamises (anatoomiline seos); talitluslikus mõttes seevastu puudub kuse- ja suguorganite vahel lähem sõltuvus.

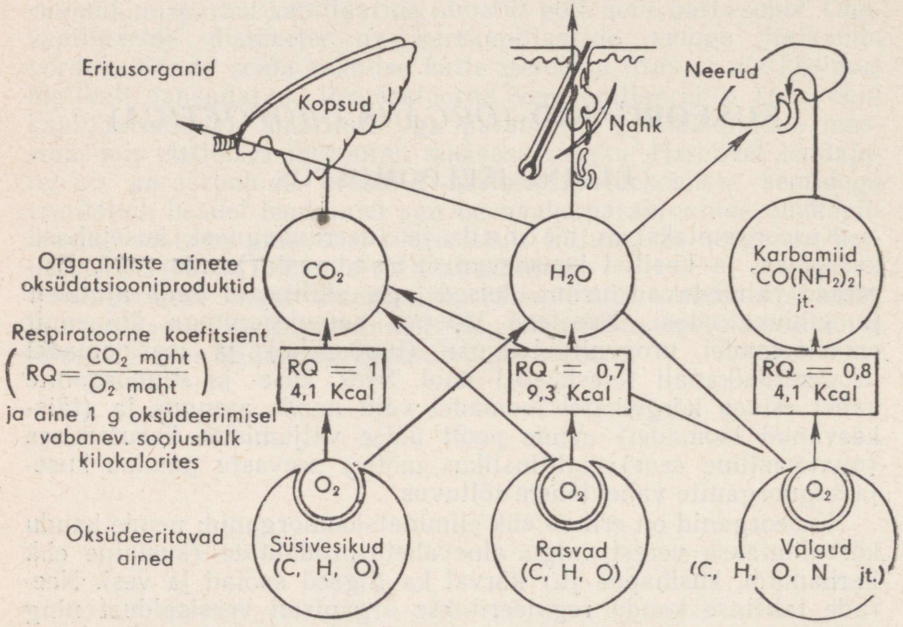
Kuseorganid on eritus- ehk eliminatsiooniorganid; nende kaudu kõrvaldatakse verest valgu ainevahetusproduktide (kusiaine ehk karbamiidi, kusihappe jt.) kõrval ka liigsed soolad ja vesi. Neerude talitluse kaudu reguleeritakse organismi veesisaldust ning säilitatakse vere koostise konstantsus, eriti soolade ja valgu laguproduktide suhtes. Seejuures on kuseorganid peaaegu ainsateks valgu laguproduktide väljutamise paikadeks; naha higinäärmete töö selles osas on niivõrd väike, et seda praktiliselt ei arvestata. Vee väljutamisel võivad neerusid erineval määral abistada ka nahk, kopsud ja sooled ning gaaside sisalduse ligilähedast konstantsust veres tagab kopsude talitlus (joonis 176).

Neerud meenutavad ehituselt näärmeid, 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 neid verest ultrafiltratsiooni ja sellele järgneva selektiivse reabsorptsiooni (valikulise tagasiimendamise) teel. Tüüpilistes näärmetes (näiteks seedenäärmetes, piimanäärmetes ja mujal) sünteesitakse enamik sekreedi koostisosi vere poolt siia kantud lähteainetest näärmerakkudes endis.

Vere puhastajaina on neerudel tohutu verevarustus: igas minutis voolab neerudest läbi neerude mahtu 1,5—3 korda ületav verekogus.

Kuseteede ülesandeks on uriini aktiivse edasijuhtimise ja põies säilitamise kõrval uriini koostisosade verre tagasiimendamise tõkestamine.

Eritustalitluse kõrval valmistavad neerud ka hormoone (r e n i i n i).



Joonis 176. Orgaaniliste ainete oksüdatsiooniproduktid ja nende eritumise teed. (O r i g.)

KUSEORGANITE ARENG

Neerud esinevad amniootide (lootekestades arenevate loomade) ontogeneetilises arengus kolmes generatsioonis. Arvestades neerude ilmumise aega fülo- ja ontogeneetilises arengus, nimetatakse neid vastavalt e e l n e e r u k s (*pronephros*), k e s k n e e r u k s ehk W o l f f i k e h a k s (*mesonephros*) ja j ä r e l n e e r u k s (*metanephros*). Need kolm neerude põlvkonda, milledest kaks esimest esinevad ainult looteeas, kordavad fülogeneetilise arengu teed. Kõigil kolmel neeruvormil on enam-vähem ühesugune ehitusprintsiip: nad koosnevad väänilise kulu ja karakteerse paigutusega kuse- (neeru-) kanalitest, mille algusosad kesk- ja järelneerus arteriaalsete verekapillaaride päsmast ümber haaravad. Lähtematerjaliks nende erinevate neeruvormide arengus on nn. nefro-

geenne kude, mis asetseb somiitide ja mesodermi segmenteerumata lateraalse osa vahel. Mainitud koest areneb eelneer 5.—10. somiidi kohal, keskneer 10.—30. somiidi kohal ja järelneer veelgi tagapool.

Eelneer esineb imetajail vaid väga lühiealise (ilmub 5—6-somiidilisel idulasel ja kaob mõne nädala jooksul) ja rudimentaarse organina, mis koosneb reast (2—6) segmentaalselt asetsevast kanalist. Mainitud kanalite otstest avaneb üks tsöloomiõõnde ja teine, tahapoole pöörduv, moodustab koos naabertorukestega piki loote keha paikneva ja hiljem kloaaki avaneva kanali — eelneeru juha. Eelneerust säilib ainsana vaid tema juha, mis keskneeru koosseisu üle läheb. Eelneerul puudub otsene funktsionaalne seos veresoontega.

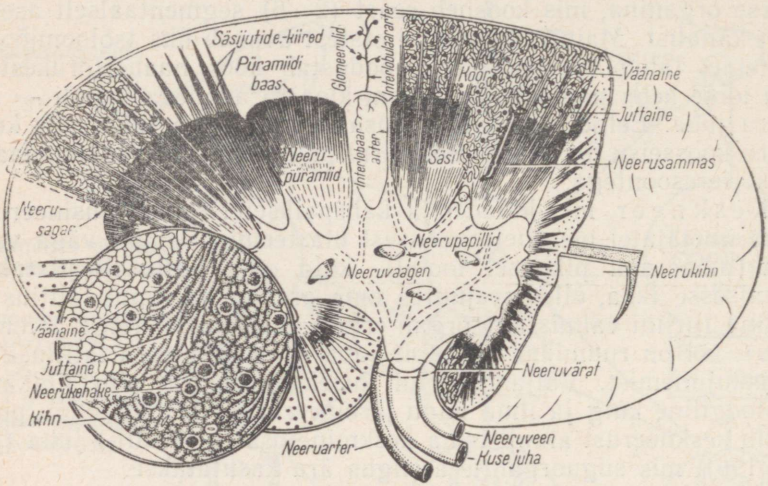
Keskneer, mis kaladel ja kahepaiksetel esineb püsineeruna, tekib imetajatel mesonefrogeensest blasteemist samuti väga varakult (mõne mm pikkusel lootel), kuid oma kestuselt ulatub ta fetaalsesse ikka, olles seejuures oma arengu haritipul talitlusvõimeline (uriini valmistav) organ eriti neil loomadel (siga, lammas, kass), kel on ruumikas allantois juba enne püsineeru talitluslikku väljakujunemist. Väljaarenenud kusekanalitel on siin ligikaudu analoogiline kulg ja ilme nagu järelneerudes. Taandarengu puhul säilib keskneerust ainult tema keskmine osa ja (Wolffi) juha (joonis 196), mis suguorganite arengus ära kasutatakse.

Järelneer areneb kahest erinevast algmest, milledest väljakujunevad struktuurid ühinevad isekeskis alles hilisema arengu kestel. Järelneeru blasteemist arenevad uriini valmistavad kusetorukesed — nefronid, kuid keskneeru ehk Wolffi juha lõpposast väljakasvav sopis moodustab ettepoole ulatudes ja diferentseerudes mitte üksnes definitiivse kusejuha ja neeruvaagna, vaid ka kordkorralt hargnevad neerusisesed ekskretoorsed (kogumis-) torukesed, mis hiljem nefronite distaalsete otstega kokku kasvavad. Järelneeru arengu algust võib täheldada juba umbes 1 cm pikkusel sealootel.

NEERUD (*RENES*)

Neerude ehitusest üldiselt. Neerud koosnevad väljaspoolsest punakamast, mahuliselt ulatuslikumast koorest ehk korteksist (*cortex*) ja seespoolsest kahvatumast säsist ehk medullast (*medulla*). Koore ja säsi vahel asetsev piir on terav, väljapoole kumerate võlvikeste kujuline (joonised 177 ja 178). Ühe võlvikese juurde kuuluvat, neeruvaagna suunas ahenevat medullaarsubstantsi osa nimetatakse neerupüramiidiks (*pyramis renalis*). Neerupüramiid koos tema kohal asetseva koorega moodustab neerusagara (*lobus renalis*). Peale veise on neerusagarad koduloomadel väljastpoolt ja (välja arvatud siga) ka

neeruvaagnapoolsest küljest liitunud. Veisel ja seal ulatub iga üksik neerusagar — neeruke (*renculus*), millede arv on veisel 17—24 ja seal 10—12, neeruvaagnasse iseseisva neerupapilli (*papilla renalis*; joonis 177) näol, teistel koduloomadel aga on nad liitunud ühispapilliks (*papilla communis*).



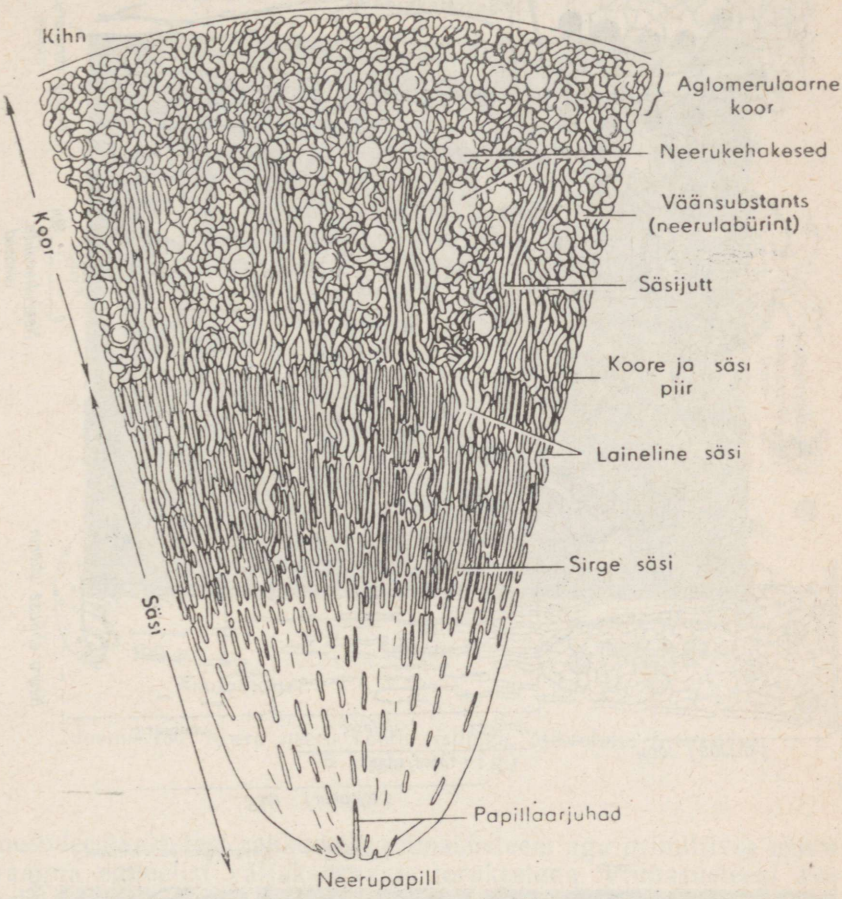
Joonis 177. Imetaja neeru ehituse skeem. (Orig.)

Naaberpüramiidide vahele ulatuv koor kannab neerusammaste (*columnae renales*) nimetust. Eriti sügavale (neeruurkeni) ulatuvad neeru- (ehk Bertini) sambad inimese neerus.

Säsi koosneb sirgetest tuubulitest, milledest osa (viimatorukesed) kord-korralt isekeskis neerupapillide suunas liitub. Sirgetest tuubulitest koosnev substants ulatub korteksisse neeru välispinnal perpendikulaarselt paiknevate säsijuttidena (*striae medullares corticis*; nimetatakse ka Ferreini püramiididideks), moodustades kortikaalsubstantsi juttaine (*substantia striata* ehk *pars radiata*). Ülejäänud kooresubstants kannab väänaine ehk konvuluutse substantsi (*substantia convoluta*) nimetust, sest ta sisaldab vääniliselt kulgevaid neerutorukesi ühes neeru lõikepinnal makroskoopiliselt punaste täpikestena paistvate neerukehakestega (*corpuscula renis*). Säsijutid koos neid ümbritsevate vääntorukestega moodustavad kooresagarikke (*lobuli corticales*; joonised 179 ja 180). Värvuse ja ehituse alusel eristatakse säsis perifeerset välis- ja tsentraalset sisetsooni (joonis 179).

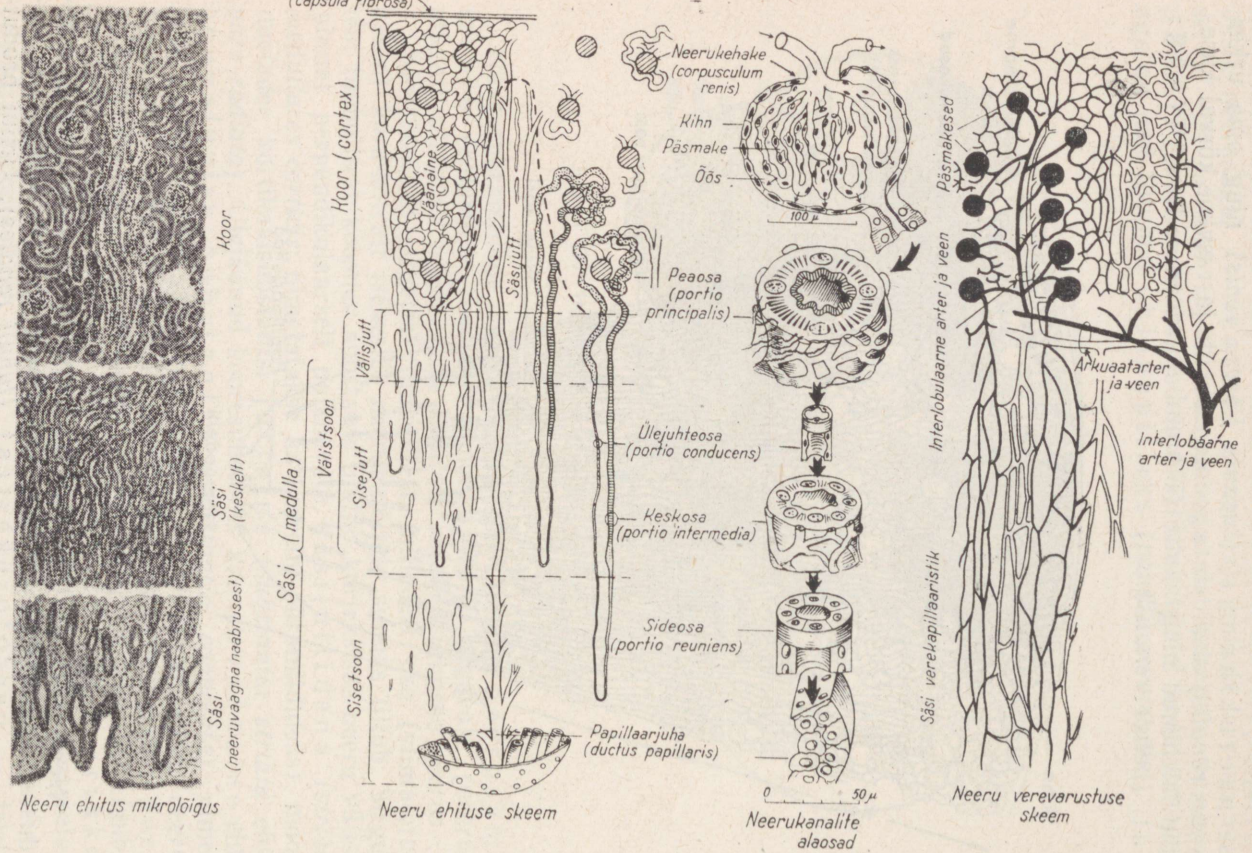
Mõned autorid nimetavad neerude kooreks üksnes tema väänainest koosnevat osa; säsijutid arvatakse sel puhul medulla hulka.

Väljastpoolt on neer kaetud silelihasekiude sisaldava sidekoelise neerukihnuga (*capsula fibrosa renis*) ning oma urkes (*sinus renalis*) sisaldab ta soonte, närvide ja rasvkoe kõrval kusejuha laienenud ning modifitseerunud algusosa — neeruvaagnat (*pelvis renalis*).



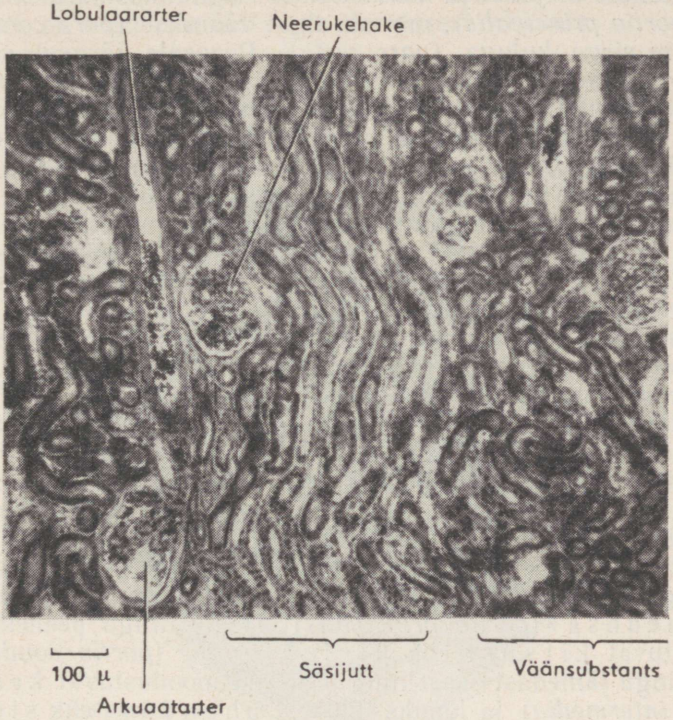
Joonis 178. Neerusagara histoloogiline ehitus.

Neerutorukesed. Neer on toruja liitnäärme taoline organ, moodustudes karakteerse kulu, suuruse, paigutuse ja ehitusega tuubuleist — neerutorukestest (*tubuli renales*). Uriini produtseerivad neerutuubulite lõpposad — nefronid — on väänilised ja hargnematud, kuid viimasüsteem koosneb sirgetest korduvalt



Joonis 179. Neeru histoloogilise ehituse skeem. (Orig.)

hargnevatest viima- ehk kogumistorukestest (*tubuli colligentes*). Nefronid on koondunud peamiselt kortikaalsubstantsi ja viimatorukesed enamikus neeru säsisse. Nefronid arenevad nn. neerublasteemist, diferentseerumata lootelistest



Joonis 180. Koera neeru koore ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)

mesodermaalsetest rakkudest, viimasüsteem aga primitiivse neeruvaagna epiteelist väljakasvavate torukestena. Viimasüsteem avaneb papillaarjuhade (*ductus papillares*) kaudu neeruvaagnasse (joonis 179).

Nefronid

Nefroni alaosad. Nefronid algavad ümara verekapillaaride päsmakese ehk glomeeruli (*glomerulus*) ja seda ümberhaarava glomerulaarkihnu näol, mis on tekkinud neerutorukese umbse lõpposa sissesopistumise teel. Ülejäänud torujas

nefron jaotatakse alaosadeks teataval määral erinevalt selle järgi, kas me jaotustes arvestame nefroni väliskuju ja mõõtmeid (näiteks isolatsioonipreparaadis neerutorukesi uurides) või eeskätt nefronit moodustavate rakkude ehitust.

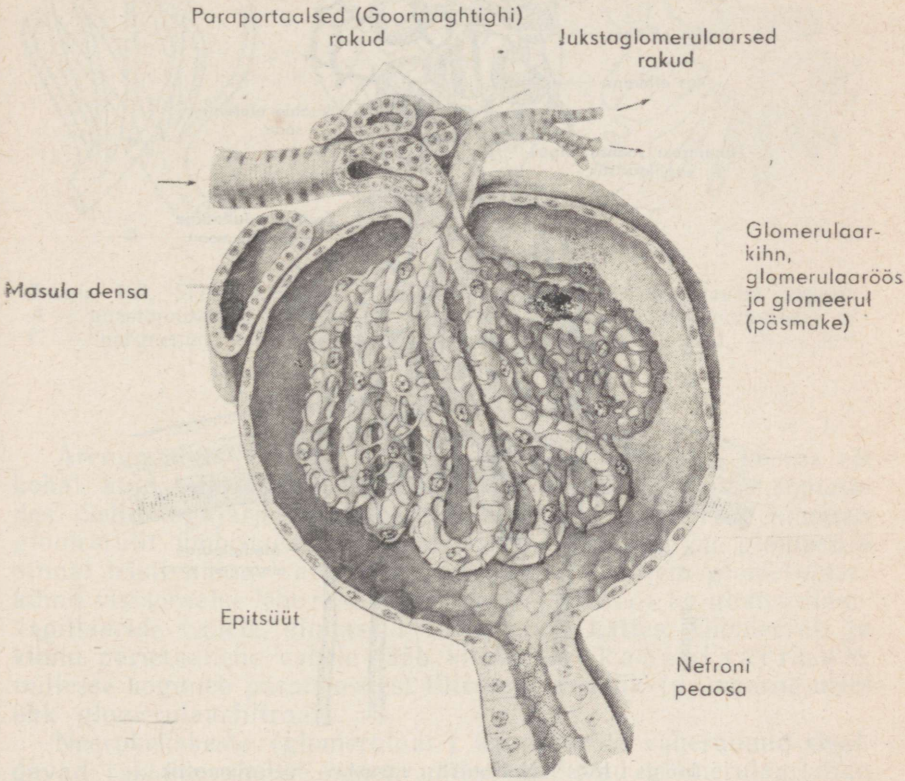
Väliskuju ja kulgemise järgi eristatakse glomerulaarkihnu kõrval sellest väljuvat ja konvoluutses substantsis asetsevat peaosa (*portio principalis*), mis on algul väänilise (*pars convoluta*) ja hiljem sirge kuluga (*pars recta*). Peaosale järgneb säsijutis paiknev ja säsisse ulatuv Henle ling, mille üks säär moodustub neeruvaagna ja teine neeru välispinna suunas kulgevast harust. Sama neerukehakese juurde jõuab tagasi vääniliselt kulgev (väänsubstantsis paiknev) lüliosa, mis enam-vähem sirgelt kulgeva sideosa kaudu avaneb säsijutis paiknevasse viimatorukesse. Viimati mainitud avanemispaik on piiriks neerublasteemist ja neeruvaagnast arenenud neerutorukese osade vahel. Henle lingu destsendeeriv (laskuv) haru on väga peen, kuid astsendeerivas (tõusvas) põlves läheb ta üle jämedamaks torukeseks. Imetajate nefron esineb seega neerukehakese ümber tihedasti kägardunud ehk vääandunud tuubulina, millest üks (Henle) ling on säsi suunas «välja tõmmatud».

Histoloogilises lõikepreparaadis pole võimalik eristada kõiki loetletud alaosi ehk täpsemalt -- jaotus tsütoloogilisel alusel ei ühti nefroni jaotusega väliskuju ja paigutuse alusel. Nii on peaosal kulu iseloomule vaatamata kogu ulatuses enam-vähem ühtlane ehitus ja Henle lingu jäme osa on vaevalt eristatav lüliosast.

Tsütoloogilist ehitust arvestades eristatakse nefronis glomeeruli ja glomerulaarkihnu kõrval kuni Henle lingu peene osani ulatuvat peaosa (*portio principalis*), Henle lingu peenest osast moodustuvat kitsust ehk ülejuhteosa (*portio conducens*), Henle lingu jämedast osast ning lüliosast moodustuvat keskosa (*portio intermedia*) ja lõpuks lühikest ühendus- ehk sideosa (*portio reuniens*). Edasisel kirjeldusel arvestame viimati esitatud jaotust (joonis 179). Nefroni pikkus erineb liigiti, ulatudes imetajail 40—84 millimeetrini.

Neerukehake (*corpusculum renis*). Glomerulaarkihn on nefroni algusosana tihedas seoses verekapillaaride keraja moodustise — neerupäsmakesega (*glomerulus*), moodustades sellega koos neerukehakese (joonis 181). Neeru- ehk Malpighi kehake on ümar, täiskasvanud loomal 150—250-mikronise diameetriga moodustis, mida verega varustab aferentne ehk toomasoon (*vas afferens*) ja millest verd välja kannab eferentne ehk viimasoon (*vas efferens*). Neerukehakesega seostudes asetsevad mõlemad veresooned teineteise lähedal ja nefroni peaosa väljumise koha (kusepooluse) suhtes vastaspooluseliselt (soonpoolusel). Kummagi soone otste vahel asetsevad tihedasti üksteise vastas paiknevad arvukad kapillaarid; nende lähem ilme ja omavaheline seos neerupäsmakeses on tänaseni lõplikult selgita-

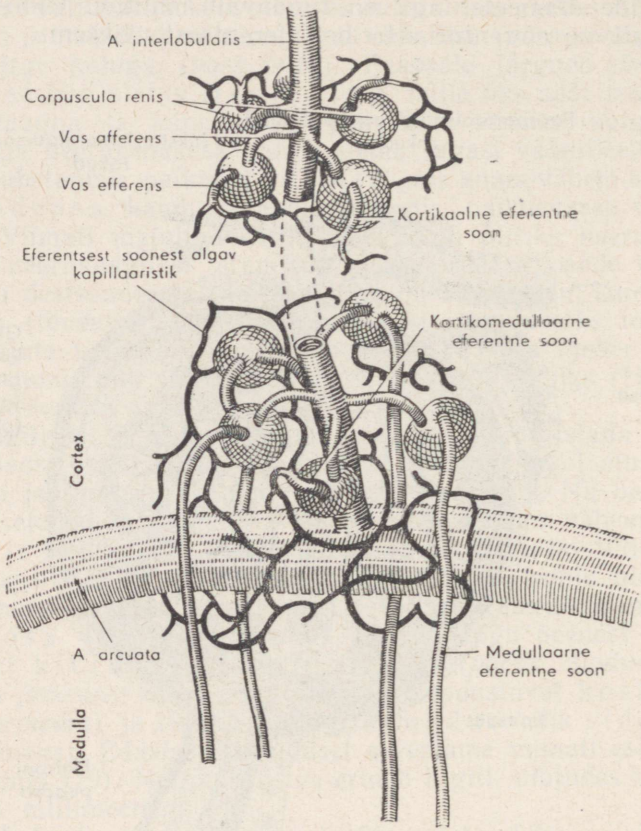
mata (joonised 182 ja 183). Kapillaarse ühenduse kõrval esinevad aferentse ja eferentse soone vahel ka otsesed anastomoosid. Viimasoon, arvestades tema ehitust kui ka asjaolu, et temas voolav veri pole oluliselt kaotanud oma hapnikku, osutub arterioo liks. Eferentsed sooned on alati ligikaudu võrdse diameetriga, aferentsete arterioolide diameeter aga on tunduvalt muutuv. Üldiselt, kuid mitte alati, on eferentne arteriool aferentsest väiksem.



Joonis 181. Neerukehakese ehituse skeem. (Barg-manni järgi.)

Aferentsetes ja eferentsetes soontes leidub glomeeruli naabruses hulgaliselt kandilisi, piki soont reastunud, suurt vesikulaarset tuuma sisaldavaid heledaid epitelioidseid, sekreedisõmeraid sisaldavaid rakke, mille vahel asetseb rikkalik närvikiudude põimik. Mainitud jukstaglomerulaarsetele rakkudele

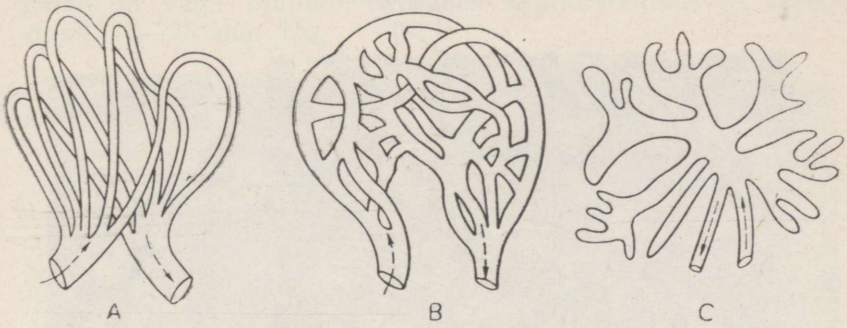
lisanduvad pre- ja postglomerulaarset sfinkterit moodustavad silelihasekiud. Tähendatud epitelioidsete rakkude ja sfinkterite vahendusel toimub glomerulaarsoonte valendiku suuruse ja koos sellega neerukehakeste verevarustuse reguleerimine (joonis 188).



Joonis 182. Nefroneid varustav veresoonestik. (Edwardsi järgi.)

Tooma- ja viimasoone vahel paiknevas kolmnurkses ruumis leidub inimesel ja kõikidel koduloomadel sõmeraid sisaldavate väikeste Goormaghtighi rakkude kogumikke (joonis 184). Mõnikord ulatuvad nad toomasooni saates kuni interlobulaarsete arteriteni. Goormaghtighi rakud värvuvad selektiivselt tugevasti lahjendatud (1 : 1000 000) gentiaanvioletiga ning nad sisaldavad polüsahhariide ja lipoide. Nende esinemisala iseloomustatakse neuroretseptoorsena.

Neerukehakeste diameeter kasvab indiviidi eaga. Samuti suurenevad kehakesed (mitte aga nende arv) neeru hüpertroofia korral. Koore välispinna läheduses paiknevad Malpighi kehakesed on veisel suuremad ja teistel loomadel väiksemad kui sügavamal asetsevad (jukstamedullaarselt paiknevad) kehakesed.

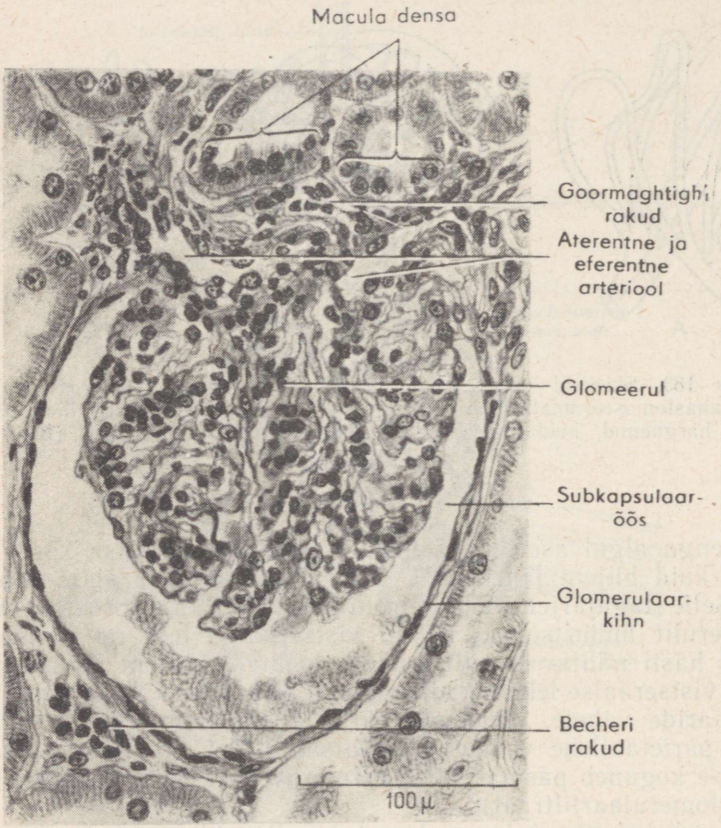


Joonis 183. Skeemid neeru glomerulaarkapillaaristiku oletatavast kujust: *A* — anastomoseerumata kapillaarlingud; *B* — võrgustunud kapillaaristik ja C — hargnenud, kuid anastomoseerumata sõrmjad kapillaarid. (Boyeri järgi.)

Arengu algul asetseb päsmake umbse nefroni otsa kõrval või kohal, kuid hiljem läheneb ta nefroni otsale, teda sisse sopistades. Selle tagajärjel jääb nefroni algusosa kahekordse kihnuna glomeerulit ümbritsema. Kihnu vistseraalne leht on glomeeruli pinnal hästi nähtav ainult noorel loomal. Hiljem glomerulaarkihnu vistseraalse lehe rakud tungivad harulistena ka glomerulaarkapillaaride vahele, viimaseid väljastpoolt kattes. Glomeeruli ja kihnu parietaallehe vahele jääb kitsas subkapsulaarruum, millesse koguneb päsmakestest filtreeruv vedelik (primaarne uriin ehk glomerulaarfiltraat).

Neerukehakeste (glomerulaar-) kapillaaride vaheruumid sisaldavad rakkudevahelist ainet, milles leiduvad glomerulaarkihnu vistseraallehele kuuluvad epiteliaalsed katterakud (neid nimetatakse ka podotsüütideks ja epitsüütideks) ning mesenhümaalse päritoluga interkapillaarsed rakud. Glomeeruli pinnal ja sees asetsevad katterakud on varustatud arvukate hargnevate sõrmekujuliste tsütoplasmajätketega, mis kapillaaride seinale kinnitudes endi vahele jätavad 200—300-ongströmilised (epiteliaalsed filtratsiooni-) pilud (joonis 185). Katterakkude ja kapillaarendoteeli vahel asetseb interkapillaarsete sidekoerakkude poolt moodustatud poore sisaldav akendunud membraan (*lamina fenestrata*) ning sellele järgneb kapillaar-

endoteelile kuuluv tihedam b a s a a l m e m b r a a n (*lamina densa*). Viimane ulatub glomeeruli toesena ka interkapillaarsesse ruumi, kus ta moodustab interkapillaarseid rakke sisaldava keeruka käsnja struktuuri. Basaalmembraan oletatavasti tõkestab suuremolekuliliste ainete väljafiltreerumist verest.

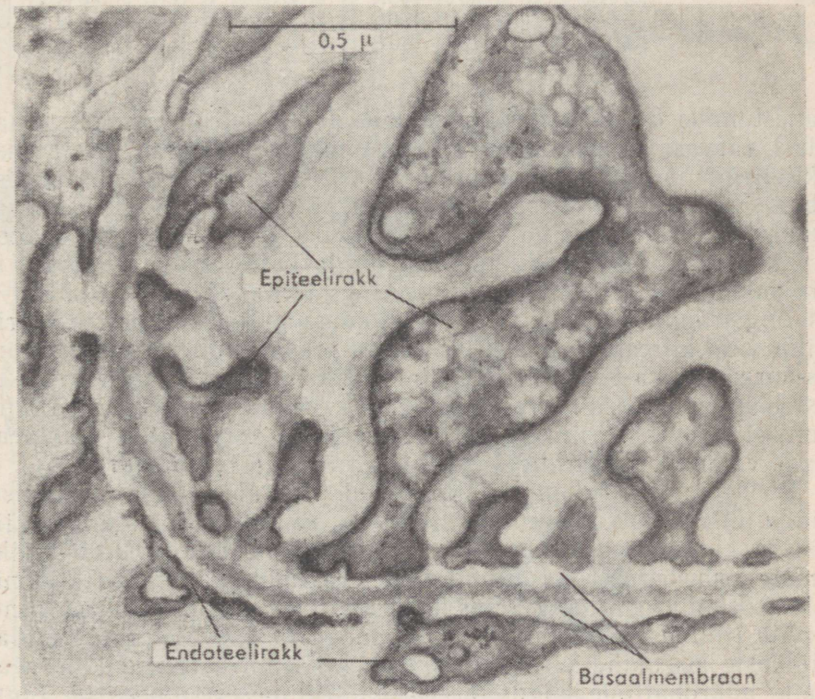


Joonis 184. Glomeerul 6-aastase veise neerust. (R a m c h a n d r a ja C a l h o u n i järgi ümber joonistatud.)

Kapillaaride e n d o t e e l i r a k u d ehk e n d o t s ü ü d i d on tuumade vahealadel üksnes 400 Å paksud ja nad sisaldavad arvukaid 500—1000-ongströmilise diameetriga ümaraid (endoteliaalseid filtratsiooni-) mulke.

Neerukehakeste suure (kuni mitme miljonini ulatuva) arvu tõttu on glomeerulite kogupind väga ulatuslik, võrdudes suurtel loomadel (veis, hobune) mitmekümne ruutmeetriga. Glomerulaar-

kihn moodustub madalatest epiteelirakkudest. Et glomeerul väliskihnuga seostub vaid tooma- ja viimasoone kaudu, siis on kihnud glomeeruli lõigu väljalangemise tõttu lõikepreparaatides mõnikord tühjad. Toomasoone lühiduse ja avaruse tõttu on tema takistus verevoolule väike ja seetõttu vererõhk glomerulaarkapillaaristikus suhteliselt kõrge (50—80 mm Hg), mis filtratsiooni seisukohalt on väga oluline. Tavalises kapillaaristikus on vererõhk ainult 10—25 mm Hg.



Joonis 185. Küüliku glomerulaarkapillaari sein ühes sellele kinnituvate epiteeliraku jalakestega. Epiteeli- ja endoteelirakkude vahel asetseb kolmekihiline basaalmembraan. (Bergstrandi ja Buchti järgi.)

Nefronite hargnematuse tõttu võrdub neerukehakeste arv nefronite arvuga, mis koos teiste andmetega on esitatud lk. 338 toodud tabelis.

Peaosal on nefroni teiste alaosadega võrreldes suurim (40—60-mikronine) diameeter. Seejuures aga on tema valendik väga väike ja korrapäratu (joonis 179). Hõbetamise teel demonstreeritavad rakkude piirjooned on sakilised ja tavalises preparaadis halvasti nähtavad. Iga peaosa ristlõikes esineb ainult 3—5 tuuma. Rakkude tsütoplasma näib värskelt hägusana ja pruunikana. Vii-

Liik	Neerukehakeste		Glomerulaarpind m^2-tes	Neerutorukese kogupikkus mm-tes
	koguarv neerudes miljonites	diameeter mikronites		
Inimene	1—4,5	150—200	1,0 (?)	50—60
Hobune	—	240—270	—	—
Veis	ca 8	170—210	27—40	70—84
Lammas	ca 1	130—160	2,5—3,5	56—65
Siga	1,3—1,6	170—200	6—7	50—75
Koer	1/4—3/4	130—190	—	—
Kass	ca 0,4	130—150	0,66	40—52

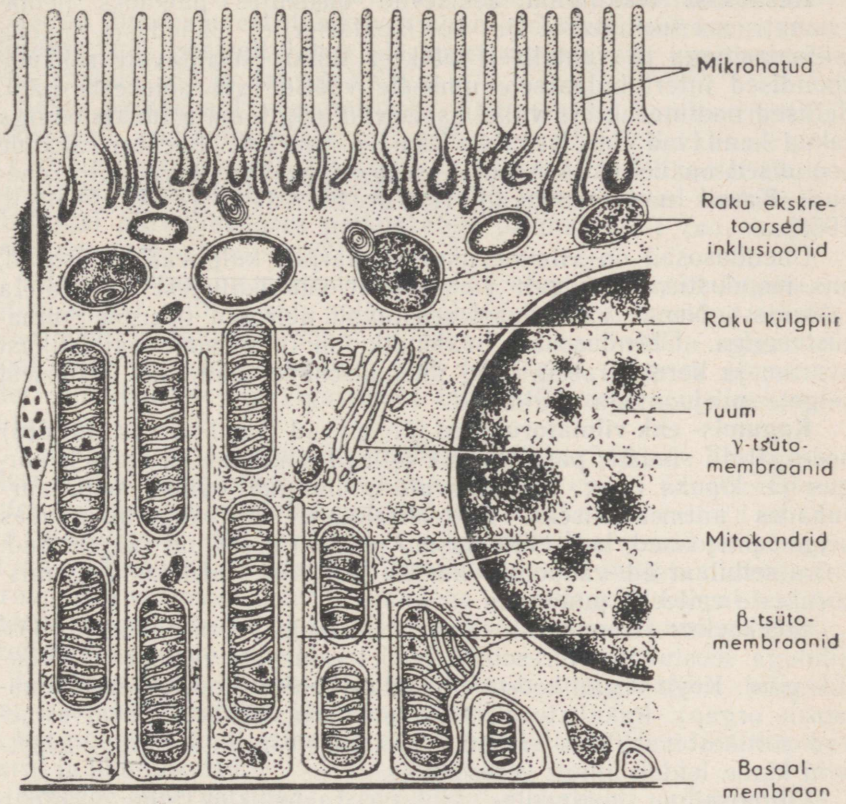
mane tunnus on põhjustatud rakkudes leiduvast pigmendist, uraatidest, rasvast jm. Mitokondrite reastumise tõttu paralleelselt raku pikiteljega näib raku basaalne osa jutilisena; see asjaolu sarnastab neerutorukeste peaosi mõnevõrra süljenäärmete juttosadega. Peaosadele osutub kõige karakteersemaks (nefroni teistes osades puuduv) rakkude valendikupoolset pinda kattev harjas-ääris, mis moodustub õrnadest (keskmiselt 3 mikroni pikkustest ja 300—700-ongströmilise diameetriga) tsütoplasmajätketest. Harjas-ääris säilib vaid kiiresti ja hästi fikseeritud preparaatides. Niihästi harjas-ääris kui ka rakkude basaalne jutilisus muutub neerukehakesest kaugemal kord-korralt nõrgemaks, kadudes ülejuhteossa siirdumisel hoopis. Uriini rikkaliku eritumise korral suureneb peaosade valendik ja paralleelselt sellega õheneb harjas-ääris.

Elektronmikroskoopilisel vaatlusel nähtub, et harjas-äärise niidikujulised jätked (mikrohatud) on isekeskis koondunud väikesteks kimpudeks; kimbud on üksteisest eraldatud 0,3—0,5-mikroniste vahedega. Üheruutmikronisel rakupinnal paikneb keskmiselt 128 mikrohattu. Harjas-äärisega kaetud ühe peaosa pind võrdub (inimesel) 0,42 mm^2-ga. Samal alal esinevate protoplasmaniidikeste kogupind on 26 mm^2, kuid mõlema neeru kõikide peaosade mikrohattude kogupind võrdub (inimesel) umbes 65 ruutmeetriga.

Harjas-ääris sarnaneb ehituselt sooleepiteeli kutikulaar-äärisega. Nii siin kui seal esinevad niitjad protoplasmajätked raku vabal pinnal (mikrohatud) võtavad osa makromolekulaarsete aineosakeste imendamisest. Peaosa rakkude submikroskoopilist ehitust näitab joonis 186.

Kitsusel ehk ülejuhteosal (nefroni II segment) on suhteliselt suur valendik, kuid tema diameeter on väiksem kui ühelgi teisel nefroni alaosal (12—20 mikronit). Siinsed epiteelirakud on niivõrd madalad, et nende tuumi sisaldav ala kitsuse valendiku suunas eendub (promineerub). Väikese diameetri ja üldilme tõttu meenutavad kitsused teataval määral verekapillaare (joonis 179).

Keskosal (nefroni III ehk distaalne segment) on 30—40-mikronine diameeter, peaosaga võrreldes avaram valendik, suurem arv tuumi ristlõikes, nõrgem basaalne jutilisus ja rakupiiride selgem nähtavus. Ka siin puudub harjas-ääris. Inkulsioonide sisalduse alusel eristatakse keskosas proksimaalset hägust ja distaalset heledat alaosa.



Joonis 186. Neeru vääntorukese raku ehituslikud elemendid. (Sjöstrandi ja Rhodini järgi.)

Kohal, kus keskosa kokku puutub neerukehakese soonpoolusega (jukstaglomerulaarrakkudega), muutub tema epiteel kõrgeprismaliseks, rakkude jutilisus kaob ja rakkude apikaalne osa täitub sõmeratega. Selline keskosa seina ainsal poolel esinev, inimesel 40×60 mikroni suurune paksenenud epiteeliala — tihetähn (*macula densa*) — on ühtede arvates endokriinse talitlusega (valmistab reniini), teiselt poolt aga vaadeldakse teda retseptoorse seadisena, mis, ärritudes neerutorukestes nõrguva vedeliku

koostisest ja hulgast, aitab viimasega kohaneda glomeerulisse voolava vere hulka (joonis 188). Põllumajandusloomadel on mainitud tähnid väiksemad ja nad ei esine kõikides nefronites.

Hobusel näib tihetähnide epiteel tuumade korrapäratu asendi tõttu pseudokihilisena ja ta on keskosa epiteelist umbes kaks korda paksem. Hobusel ja veisel leidub ühe ja sama toomasoone naabruses mõnikord kaks tihetähni.

Keskosast tekkinuina asetsevad üksikutes paikades nende (samuti neerukehakeste ja kortikaalarterite) läheduses heleda tsütoplasmaga ja suhteliselt väikesi tuumi sisaldavate rakkude koondised intertubulaarsete umbsete väätide või põiekeste näol. Sellised neerutorukeste vahel asetsevad selgitamata funktsiooniga rakud kannavad Becheri rakkude nimetust. Becheri rakkude koondised on veisel ja hobusel seaga võrreldes paremini arenenud. Kassil nad puuduvad (Ramchandra ja Calhoun, 1958).

Ühendusosad on viimatorukeste kaarjalt kulgevad algusosad, mis moodustuvad nõrgalt värvuvatest kuubikulistest sõmerateta rakkudest. Nende vahendusel seostuvad nefronid neerude viimasüsteemiga. Ühendusosade valendik on keskosade valendikust avaram ja korrapärasem ning ühendusosade rakud on üksteisest selgete piirjoontega eraldatud.

Kogumis- ehk viimatorukesed jämenevad (kord-korralt liitudes) neerupapilli suunas; paralleelselt sellega suureneb ka epiteeli kõrgus ja lõpuks (koer välja arvatud) muutub epiteel papillaarjuhades mitmekihiliseks. Epiteelirakkudel on kogumisjuhades selged piirjooned, hele tsütoplasma ja hästi arenenud sulgeliistud. Intratsellulaarsed vakuoolid kui ka basaalne jutilisus kogumistorukeste epiteelis puuduvad.

Sidekoeline strooma esineb neerus õrnade, neeru pinnal fibrooskihnuga seostuvate, veresoonte teedel esinevate lehtede või väätide näol. Kogu organ koosneb peamiselt epiteelkoest (parenhümatoosne organ). Rakuliste elementide (fibrotsüütide) kõrval esinevad torukestevahelises stroomas peamiselt retikuliinkiud. Elastseid kiude leidub ainult veresoontes.

Fibrooskihnu seespoolne kiht on rakurikkam ning sisaldab üksikuid silelihasekiude ja teda moodustavad kollageensed kiud on peenemad kui kihnu välises kihis. Elastseid kiude on kihnus vähe. Normaalselt on kihn neeru parenhüümkoega seostunud õrnalt, mille tagajärjel kihnu kõrvaldamisel neeru parenhüümi pind jääb siledaks. Krooniliste nefriitide puhul tugevneb seos kihnu ja neeru koe vahel.

Neerude veresooned. Neer toitub aordist väljuva neeruarteri (*a. renalis*) kaudu. Neeruväratit läbides jaguneb see mitmeks haruks ja viimastest algavad neerusagarate vahel kulgevad interlobaararterid (*aa. interlobares*). Kortikaal- ja medullaarsubstantsi piirile jõudes kulgevad nad kaarjalt ära pöördudes

arkuaat- (kaar-) arteritena (*aa. arcuatae*) edasi. Arkuaatarterist väljuvad sagarikkude vahel neeru välispinnaga perpendikulaarsèlt kulgevad interlobulaararterid (*aa. interlobulares*) ja viimastest omakorda neerukehakestesse suunduvad (glomeeruleid verega varustavad) aferentsed sooned (*vasa afferentia*). Aferentne soon hargneb päsmakest moodustavaks kapillaaristikuks kas otseselt (kiskjalised) või enne veel kord jagunedes (hobune, mäletsejalised). Päsmakese kapillaarid moodustavad liitudes uuesti lühikese (viima- ehk eferentse) soone (*vas efferens*), mis peatselt läheb üle koort varustavaks kapillaaristikuks (joonis 182 ja tahvel XXI).

Säsis paiknevaid neerutorukesi ümbritsevat kapillaaristikku varustavad arkuaatarteritest otseselt algavad medullaararterid (*aa. medullares*). Osaliselt varustavad medullaarset kapillaaristikku ka need eferentsed arterioolid, mis väljuvad medullaarsubstantsi piiri läheduses paiknevatest päsmakestest (*aa. medullares spuriae*) (joonis 182).

Arterite harud on neerudes isekeskis seostunud vaid kapillaaristiku kaudu, milline seos pole küllaldane selleks, et mõne arteriaalse soone sulgumise puhul piisavalt saaks toituda sulgunud soone poolt varem varustatud ala. Seepärast järgneb neerudes arteri ummistusele või vigastusele tavaliselt vastava ala nekroos (infarkt).

Venoosne veri koguneb kortikaalkapillaaristikust kortikaalarteri kõrval kulgevasse interlobulaarveeni (*v. interlobularis*) ja medullaarkapillaaristikust medullaarveenidesse (*vv. medullares*). Nii kortikaal- kui ka medullaarveenid suubuvad arkuaatveeni (*v. arcuata*). Veenide edasine kulg ja nimetused sarnanevad vastavalt arterite omadega. Kapillaaride kõrval leidub arterite ja veenide vahel ka arteriovenoosseid anastomoose (eriti interlobulaarsoonte vahel).

Neerutorukeste ja veresoonte alaosade topograafilist paigutust iseloomustab tabel järgmisel leheküljel.

Veresoonte kõrval esinevad neeru interstitsiaalkoes lümfikapillaarid ja lümfisooned.

Neerude innervatsioon. Neerud on rikkalikult innerveeritud solaarpleksusest väljuvate (sümpaatiliste) ja vaagusnärvis kulgevate kiududega. Mainitud närvides kulgevad eferentsed kiud lõpevad veresoontes ja ka neerutorukeste epiteelirakkudel. Aferentseid lõpmeid leidub peamiselt veresoonte adventiitsias ja rikkalikumalt neere katvas peritoneumis. Vaatamata neerude suhteliselt rikkale aferentsele innervatsioonile on nende parenhüüm valu suhtes tundetu. Seevastu aga jõuab valuna teadvusse neere katva peritoneaalkesta ärritus.

Regeneratsioon. Täiskasvanute neerudel puudub arvestatav regeneratsioonivõime uute nefronite moodustamise näol. Regeneratsioon asendub siin nn. kompensatoorse hüpertroo-

Asukoht (tsoon ja substants)		Neerutorukese alaosad	Veresoonte alaosad
Koor (*cortex*)	Väänsubstants (*substantia convoluta*)	Neerukehake; peaosa; keskosa vääntuubulid	*Aa.* ja *vv. interlobulares;* tooma- ja viimasooned; glomeerulid
	Juttsubstants (*substantia striata*)	Pea- ja keskosa sirged tuubulid; kogumistoruke	
Säsi (*medulla*)	Välistsoon	Pea- ja keskosa sirged tuubulid; kitsus; lühilingude harjad; hargnemata kogumistorukesed	Medullaararterid ja -veenid
	Sisetsoon	Kitsused; pikkade lingude harjad; hargnenud kogumistorukesed; papillaarjuhad	

fiaga: neeru ulatusliku vigastuse või naaberneeru operatiivse kõrvaldamise korral suureneb funktsioonivõimelisena püsima jäänud neeru maht glomeerulite diameetri kasvamise ja nefronite pikenemisega.

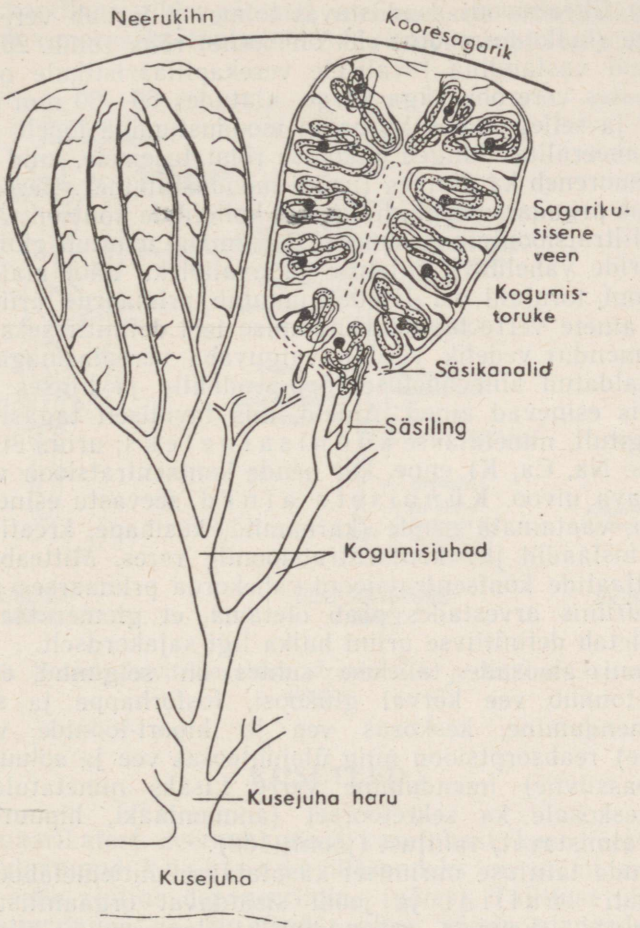
Lindude (kana) neerude ehituslikke erinevusi

Neerude kõrval on lindudel kuseorganitena üksnes kaks kusejuha. Viimaste kaudu valgub kusihapperikas uriin kloaaki, kus ta seguneb roojaga võib katab rooja valkja massina. Kusepõis ja kusiti lindudel puuduvad.

Nefronid on lindude neerudes ligikaudu analoogiliste alajaotuste, ehituse ja väänilisusega nagu imetajail, kuid hoopis erinevad on siin neerutorukeste konvoluudi ruumiline paigutus ja viimasüsteemi iseloom. Samuti erinevad lindude neerud imetajate omadest sellega, et nad varustuvad verega mitte üksnes neeruarteri kaudu, vaid ka portaal- (värati-) veeni harust. Seega moodustub siin uriin (nagu roomajatel, kahepaiksetel ja kaladel) mitte üksnes arteriaalsest, vaid ka venoossest verest.

Tihedasti neerude vastas kulgevast kusejuhast väljuvad lühikesed harud jagunevad s ä s i s a g a r i k k u moodustava põõsa kujul arvukateks kogumisjuhadeks ja need hargnevad koore piirile jõudes veel omakorda väiksemateks torukesteks, mis piiravad k o o r e s a g a r i k k e alt ja külgedelt korvitaoliselt (joonis 187). Viimastesse (koore kogumistorukestesse) avanevadki

nefronid, kusjuures nefroni konvoluudi pikitelg paikneb perpendikulaarselt mitte neeru välispinnaga, vaid kogumisjuhadega. Kooresagariku keskel paikneb intralobulaarne veen ja sagarikkude vahel asetsevad interlobulaarsed veenid. Ühe säsisagariku juurde kuulub mitu kooresagarikku.



Joonis 187. Linnu neeru ehituse skeem.

Neerude talitlus

Uriin moodustub neerudes kaheastmeliselt selles mõttes, et esmalt tekib neerukehakestes ultrafiltratsiooni teel nn. *primaarne uriin* ehk *glomerulaarvedelik* (mis verest

erineb vaid valkude ja vereliblede puudumise poolest) ja alles nefroni torujates osades muutub glomerulaarfiltraat vee ja mitmete ainete selektiivse (valikulise) tagasiimendumise teel definitiivseks uriiniks.

Ultrafiltratsiooniks nimetatakse mehaanilise rõhu kaudu toimuvat kolloidide (siin verevalkude) eraldumist lahustist (veest). Vererõhu filtratsiooni soodustavat toimet pidurdab vere valkude osmootne (kolloidosmootne ehk onkootne) rõhk (umb. 25—30 mm Hg), kuid vastandina tavalisele verekapillaaristikule on neerupäsmakestes vererõhk väga kõrge, ulatudes 60—80 mm Hg. Filtratsioon ja sellega koos ka uriini moodustumine lõpeb, kui vererõhk glomeerulites langeb onkootse rõhu tasemele, kuid vererõhu tõustes suureneb ka diurees (uriini moodustumine). Vererõhu kõrval sõltub primaarse uriini hulk vere kolloidide kontsentratsioonist ja eriti filtratsioonipinna suurusest; viimane muutub glomerulaarkapillaaride vahelduva suletuse ja avalioleku näol alaliselt.

Nefroni torujaid osi läbides muutub primaarne uriin vee ja paljude ainete verre tagasiimendumise teel definitiivseks uriiniks. Tagasiimenduv vedelik võrdub valguvaba vereplasmaga, millest on kõrvaldatud ainevahetuse lõpp-produktid ja liigses kontsentratsioonis esinevad ained. Aineid, mis tavaliselt tagasi imenduvad jäägitult, nimetatakse *künnisaineteks*; uriini ei satu nad (glükoos, Na, Ca, K) enne, kui nende kontsentratsioon veres ületab teatava nivoo. *Künniseta ained* seevastu esinevad uriinis alati, vaatamata nende (karbamiid, kusihape, kreatiniin, sulfaadid, fosfaadid jt.) kontsentratsioonile veres. Mitteabsorbeeruvate sulfaatide kontsentratsiooni vahekorda primaarses ja definitiivses uriinis arvestades peab oletama, et glomerulaarvedeliku kogus ületab definitiivse uriini hulka ligi sajakordselt.

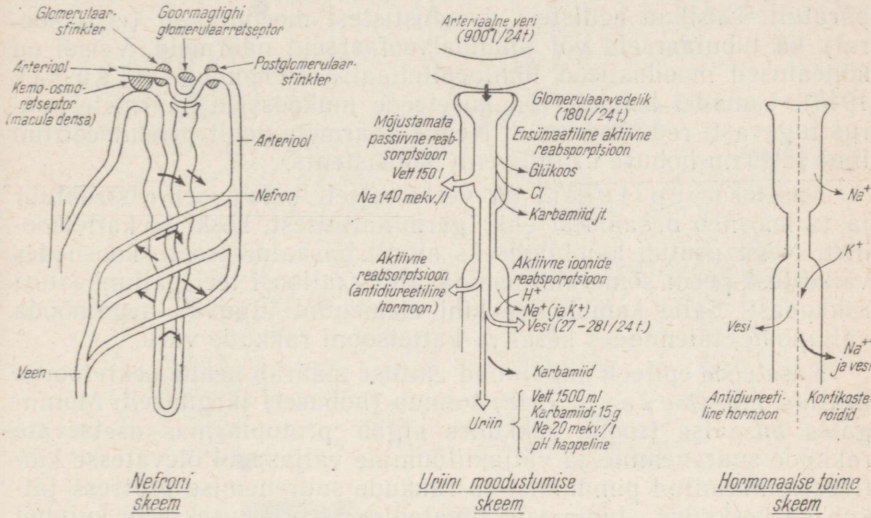
Nefroni alaosade talitluse suhtes on selgunud, et peaosa kaudu toimub vee kõrval glükoosi, fosforhappe ja süsihappe tagasiimendumine, keskosas vee ja kloori-ioonide valikuline (aktiivne) reabsorptsioon ning ülejuhteosas vee ja soluutide valikuta (passiivne) imendumine verre. Lisaks nimetatule omistatakse keskosale ka sekretoorset (ammoniaaki, hipuurhapet jt. aineid valmistavat) talitlust (joonis 188).

Neerude talitluse uurimisel kasutatakse mittemetaboolset karbohüdraati *inuliini* ja joodi sisaldavat orgaanilist ühendit *diodrasti*. Esimest rakendatakse glomeerulite ekskretoorse talitluse suuruse määramisel, sest glomeerulite kaudu neerutuubulitesse pääsenult ei imendu ta torukestes enam verre tagasi, vaid eritub samas hulgas uriinis. Diodrast seevastu ei läbi glomeeruleid üldse, vaid pääseb verest uriini üksnes tuubulite kaudu.

Nagu teistes organites, nii nõrgub ka neerudes vähene osa verest intertubulaarsesse koesse. Verest neerude interstitsiaalkoesse väljanõrgunud vedelik ja selles lahustunud ained kanduvad vere- ja lümfikapillaaride kaudu uuesti verre tagasi; üksnes

vähene osa neist satub neerutuubuleisse. Lümfitee kaudu kõrvalduvad neerude interstitsiaalkoest eeskätt proteiinid.

Tuubulites toimuvateks tagasiimendumisprotsessideks hangitakse vajalik energia paiksete oksüdatsiooniprotsesside kaudu, filtratsioon seevastu toimub glomeeruleis peamiselt (vererõhu näol) südame poolt arendatud energia varal. Vastavalt sellele püsib glomerulaarkapillaaristikku läbinud veri endiselt arteriaalsena, kuid ta muutub venoosseks tuubuleid ümbritsevat kapillaaristikku läbides.



Joonis 188. Nefroni funktsionaalsete struktuuride ja talitluse skeem. (Balsi järgi.)

KUSETEED

Neerukarikatest, neeruvaagnast, kusejuhast, kusepõiest ja kusitist moodustunud kuseteede ülesandeks on uriini edasijuhtimine ja selle ajutine deponeerimine (põies). Talitluse ühetaolisusele vastavalt on ka kuseteede ehitus kõigis alaosades enamvähem ühtlane.

Kuseteede sein koosneb seespoolsest limas-, keskmisest lihas- ja väljaspoolsest seroos- või adventitsiaalkestast (*tunica mucosa, t. muscularis* ja *t. serosa* või *t. adventitia*) (joonis 189).

Limaskestas eristatakse epiteelkihti, proopriat ja submukoosat. Viimase kahe kihi vahel selge piir puudub; kiudude tiheduse ja paigutuse alusel on nad hõlpsamini eristatavad vaid kontraheerunud

või tühjunud organis. Liigiti erinevast rakukihtide arvust koosnev siirdetüüpi katteepiteel kuseteede alaosades ehituslikult oluliselt ei erine. Näärmeid moodustades ulatub epiteel proopriasse vaid hobuse neeruvaagnas ja ureetri proksimaalses (umb. 10 cm pikkuses) osas. Teistel koduimetajatel näärmed kuseteedes puuduvad. Küll aga leidub põies, eriti põiekaela piirkonna limaskestas, üksikutel (umbes 1/4) hobustel, veistel, sigadel, koertel ja kassidel (nagu inimeselgi) mitmekujulisi katteepiteeli (lohukeste-, lakuunide-, põiekestetaolisi), hobusel ja seal 0,17—1,5 mm diameetriga sopiseid, mis paiknevad reastunult (inimene, hobune) või korrapäratult. Üksikud sellistest moodustistest meenutavad (eriti koeral) ka tubulaarseid või tubuloalveolaarseid näärmeid. Veisel on kõnealused moodustised lümfoepiteliaalse iseloomuga (Tšugai, 1948). Vanadel hobustel on kuseteede mukoossete näärmete suurus tugevasti redutseerunud. Nende näärmete poolt produtseeritud lima tõttu on hobuse uriinil veniv konsistents.

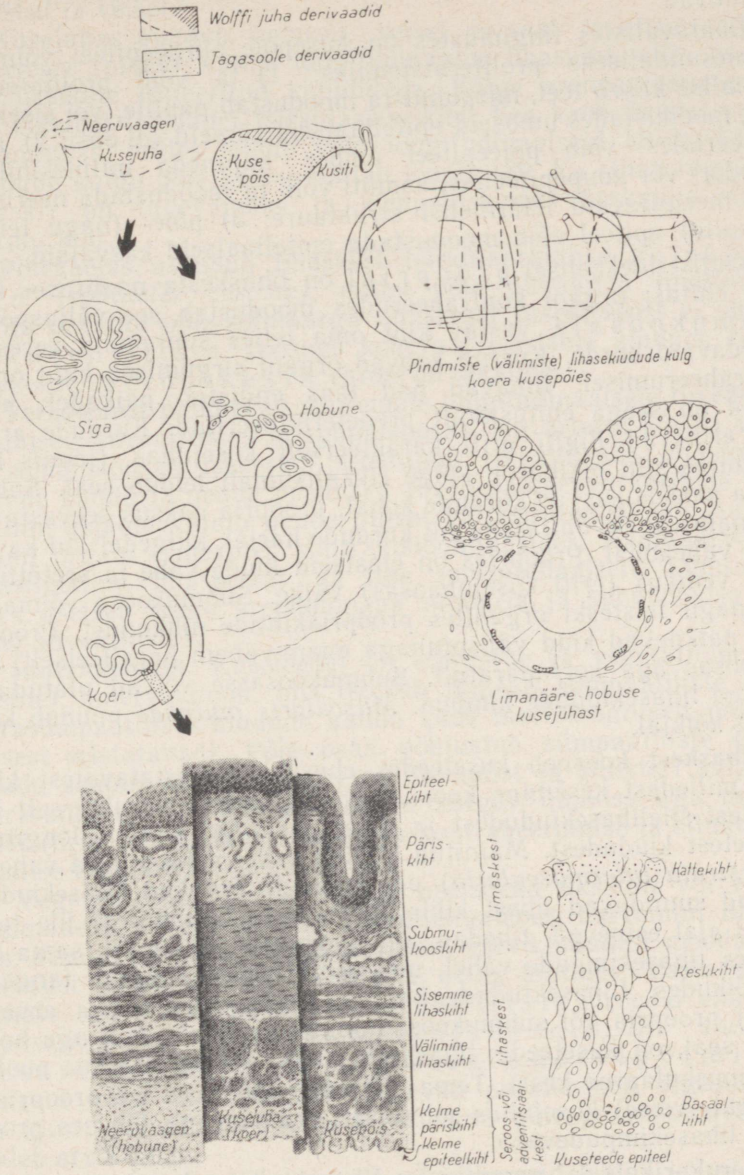
Kuseteede epiteelil on vertikaalselt anisomorfne struktuur ja ta koosneb basaalsest ehk germinatiivsest, kesk- ja kattetsoonist. Neist osutub kambiaalseks ainult basaalne tsoon, koosnedes väikestest peeni sõmeraid sisaldavatest, mitoosi teel paljunevatest rakkudest. Selle kambiaalse kihi elemendid liiguvad aegamööda väljapoole, täiendades kesk- ja kattetsooni rakkude varu.

Kuseteede epiteeli kihistunud ehituse määrab nende sekretoorne talitlus, mis (Ležava, 1948) toimub (hobusel) järgmiselt. Mõningates basaalse tsooni rakkudes algab protoplasmas asetsevate rakkude suurenemine ja väljakiildumine väljaspool olevatesse kihtidesse. Mainitud pundumis- ja rakkude suurenemise protsess jätkub ka keskkihis. Lima või limataolise valmis sekreedi kujunemine lõpeb kattekihi rakkudes, kusjuures tuum fragmenteerub või seguneb lahustudes ümbritseva protoplasmaga. Lagunev kattekihi rakk eraldub lõpuks katteepiteelist kas tervikuna või osadena. Seega toimub sekretsiooniprotsess kuseteede transitoorses epiteelis holokriinsel teel. Mõnikord algab üksikute rakkude limastumine juba kesktsoonis, mispuhul vastavad rakud meenutavad karikrakke. Koos mahu suurenemisega muutuvad kesktsooni rakud kromofoobseks (heledaks) ning nende tsütoplasma diferentseerub endo- ja eksoplasmaks. Lima moodustamine katteepiteeli poolt väheneb hobusel vesikaalses (põie) suunas.

Liigitunnusena pälvib kuseteede osas mainimist erakordselt paks (100—150 mikronit) katteepiteel hobusel.

Epiteeli all asetseb tihe kapillaaride võrk, mis näib osaliselt ulatuvat epiteelisse.

Basaalmembraan on kuseteede epiteeli ja proopria vahel nõrgalt arenenud. Proopria pealmistest kihtidest algavad arvukad kollageensete kiudude kimbud tungivad epiteelirakkude vahele, moodustades siin rakke ümbritseva võrgu. Siirdeepiteeli rakkude



Joonis 189. Kuseteede mikroskoopilise ehituse skeem. (Orig.)

vahel intertsellulaarsed sillakesed ja rakkudevahelised ruumid puuduvad.

Ebatavalistes tingimustes on kusepõie siirdeepiteel võimeline mitmesuunaliseks proliferatsiooniks: 1) ta võib prolifereeruda pinnalise kasvu teel, mispuhul ta moodustab papille, või sisekasvu teel, moodustades umbseid epiteliaalseid võrseid või õõsi; 2) metaplaseerudes võib põieepiteel ümber kujuneda mitmekihiliseks silinder- või kuupepiteeliks; samuti võib ta moodustada neerutorukesi meenutavaid näärmelisi struktuure; 3) põie- (nagu teistegi organite) epiteel võib moodustada epiteliaalseid kasvajaid.

Kiulis-sidekoelisel proopriaal on lihaskesta naabruses kohevam ehitus; organi kontraheerudes moodustab see väljaspoolne, submukoosale vastav kiht oma teljes suuremaid veresooni sisaldavaid kurde. Kurrud kaovad organi sirgumisel, kuid organi kontraheerumisel ilmuvad nad taas endistel paikadel; nende kohad on seega ehituslikult predetermineeritud. Kurdude arv ja ilme erinevad liigiti eriti karakteerselt kusejuhas (joonis 189), kusjuures siin pikikurde kõige rikkalikumalt leidub seal. Submukoosa paksus kasvab kurdude kohal, proopria paksus seevastu säilib enam-vähem ühtlasena nii kurdude harjal, külgedel kui ka kurdude vahekohal. Prooprias on elastseid kiude vähe ja seetõttu on tema venivus (eriti kusejuhaosas) väike. Submukoosa võimaldab siin nagu teisteski organites proopriakihtide nihkumist. Proopria osas paiknevad kiud välispinnaga enam-vähem paralleelselt, submukoosas aga korrapäratult. Submukoosasse võivad ulatuda ka üksikud lihasekiudude kimbud. *Muscularis mucosae* puudub kuseteedes kõikjal.

Lihaskest koosneb kuseteedes ebaselgelt eristatavatest kihtidest, milledest keskmine koosneb ülekaalukalt tsirkulaarselt kulgevatest silelihasekiududest ja sisemine ning välimine longitudinaalsetest kiududest. Mainitud kihtide vahel sidekoelised vaheseinad (*strata intermuscularia*) puuduvad ja arvukad lihasekiudude kimbud suunduvad ühest kihist (oma suunda muutes) üle teise. Samal ajal esinevad tihedad anastomoosid ka ühe ja sama kihi piirides lihasekimpude vahel, mis eriti ilmekalt nähtub tangeeritud lõikudes. Lihasekiudude kimbud peenenevad (välja arvatud veisel) proopria või submukoosa suunas. Üldiselt, eriti aga hobusel ja seal, on kuseteede lihaskest rikas kiulise sidekoe poolest (fibromuskulaarne kest). Tema piir submukoosaga või proopriaga on (peale veise) kusejuhas suhteliselt ebamäärane. Üksnes proopria on lihasekimpudevaba.

Neerukarikais ja -vaagnas on lihasekiud lambal ja veisel üksteisega läbi põimunud, teistel loomadel peamiselt tsirkulaarsuunalised. Tsirkulaarsed kiud asendavad neerukarikais veisel ja lambal puuduvat papilli sfinkterit. Viimane esineb kõige konstantsemalt ja arenenumalt seal. Neeruvaagna ja ureetri piiril leidub ana-

loogiline (neeruvaagna) sfinkter lambal, koeral ja kassil, puududes seal ja veisel.

Kusejuhas puudub hobusel, veisel ja seal tavaliselt organit ümbritsev (pidev) väline longitudinaalne lihaskiht, olles asendunud üksikute isoleeritud kimpudega. Kõige arenenumana esineb siin kõikidel loomadel tsirkulaarne kiht. See kaob üksnes ureetri suudmeosas, milles leidub vaid longitudinaalseid kiude. Lihasekimpude kulgu põie seinas näitab joonis 189. Ka siin (nagu kusejuhaski) on tugevamaks ja kompaktsemaks keskmine (tsirkulaarne) kiht.

Põiekaelas asendub lihaskest tsirkulaarkiulise põiesulguriga (*sphincter vesicae*), millel põie ülejäänud lihaskestaga (välja arvatud põie-kolmnurga lihaskest) otsest seost ei ole.

Adventiitsia koosneb kohevast elastsete kiudude rikkast sidekoest. Seerooskesta ehitus on tavaline.

Veresooned paiknevad suuremate longitudinaalsete tüvede näol peamiselt adventiitsias ja submukoosas. Nii arterid kui ka veenid on submukoosas isekeskis seostunud rikkalikkude anastomoosharude kaudu ja nende peamised tüved paiknevad kurdude teljes, milline asjaolu väldib nende liigset väljasirutumist või kompressiooni organi erinevates kontraktsioonifaasides. Kapillaarvõrk on laiasilmaline lihaskestas ja tihe subepiteliaalselt. Lümfisoonte võrk asetseb kõige arenenumana proopria ja submukoosa piirii ning adventiitsias.

Innervatsioon. Kuseteedel on aferentne ja vegetatiivne (eferentne) innervatsioon, mis teostub niihästi sümpaatiliste kui ka parasümpaatiliste kiudude kaudu (mis morfoloogiliselt pole üksteisest eristatavad). Põie osas põhjustab sümpaatiliste kiudude kaudu saabuv erutus lihaskesta lõtvumist ja sfinkteri sulgumist, parasümpaatiliste kiudude kaudu kulgev impulss aga urineerimist (urineerimisnärv) lihaskesta kontraheerumise ja sfinkteri lõtvumise tagajärjel.

Vegetatiivsed ganglionirakud asetsevad üksikult või väikeste rühmadena põie ja ureetri adventitsiaalkoes, harvemini lihaskestas. Müeliinituist ja müeliniseerunud närvikiududest moodustunud pleksusi leidub kõikides kuseteede seina kihtides. Vastavalt asukohale eristatakse põies: 1) adventitsiaalseid ehk subseroosseid, 2) intermuskulaarseid, 3) submukoosseid ja 4) proopriasiseseid närvipõimikuid. Närvid nagu veresoonedki kulgevad paralleelselt organi (kaela ja kiirdu ühendava) pikiteljega, mida põieoperatsioonide puhul tuleb arvestada.

Peamiselt inkapsuleerumata närvilõpmeid leidub kõige rikkalikumalt limaskestas, eriti epiteelis.

Kuseteede talitlus seisab uriini edasijuhtimises, säilitamises ja vaheaegade järel väljutamises. See ülesanne teostub peamiselt lihaskesta kaudu, mille talitlus omakorda allub neuraalsele regu-

latsioonile (spinaalsele ja ajukooresisesele tsentrile). Epiteeli impermeaabluse abil välditakse uriini tagasiimendumist verre ja teostatakse limaskesta enda kaitset epiteelirakkude poolt produtseeritud lima varal. Põies olevast uriinist võivad vähesel määral verre pääseda ainult vesi ja mõningad soolad, kuid üldiselt säilitab uriin kuseteedes juba neerudes omandatud koostise. Kuseteede epiteeli vigastumise korral võivad verre tagasi imenduda ka teised uriinis leiduvad ained.

SUGUORGANID

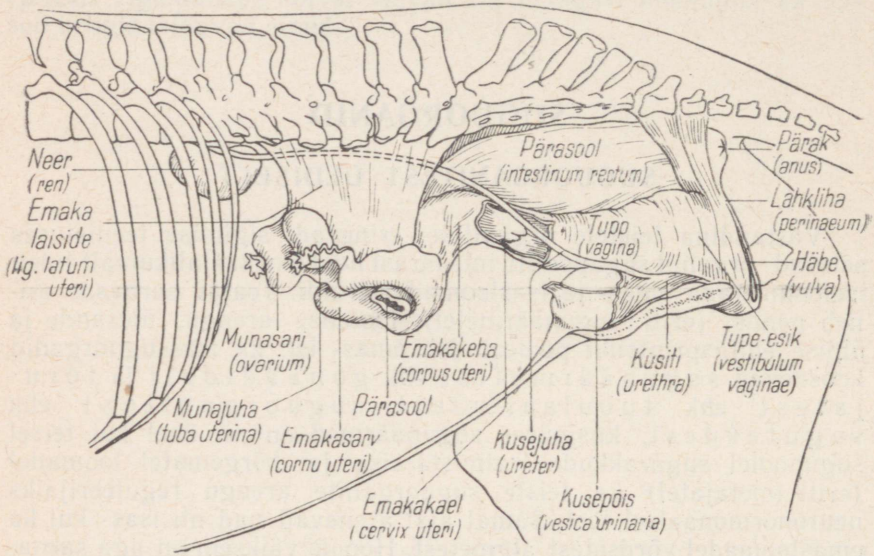
SUGUORGANITEST ÜLDISELT

Vastandina teistele organitele erinevad sigimise teenistuses seisvad organid sugupooliti, mispärast neid üksikasjalikumalt tuleb iseloomustada emas- ja isasloomadel eraldi. Teatav sarnasus esineb nendel (eriti sugunäärmetel) lootelise arengu, ülesande ja üldise ehitusprintsiibi poolest. Nii emas- kui ka isassuguorganid koosnevad sugunäärmetest ehk gonaadidest ja torujatest ehk tubulaarsetest suguorganitest ehk suguteedest, kusjuures sugunäärmed on nii ühel kui teisel sugupoolel sugurakkude valmistajaiks ja kõrgematel loomadel (eriti imetajatel) 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 nende seina kolmekestalises ehitusprintsiibis, vähemal määral ka innervatsioonis ja verevarustuses.

Emassuguorganid (*organa genitalis 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 välisavani ulatuvast tupest (*vagina*), 5) kuseorganitega liitunud tupe-esikust (*vestibulum vaginae*) ja 6) häbemest (*vulva*) (joonis 190). Ülesande, arengu, tsüklilise talitluse jm. poolest kuulub emassuguorganite hulka ka piimanääre.

Emaslooma sugunäärmed — munasarjad — on munarakkude produtseerijaiks. Samuti toimub neis (imetajail ehk mammaalidel) mõnda põhjustavate hormoonide — östrogeenide — ja rasedushormooni — progesterooni ehk gestageeni valmistamine. Munajuhade ülesandeks on munasarjadest vabanenud munarakkude edasikandmine emakasse ja nende toitmine sellel teekonnal; ühtlasi on nad munarakkude viljastumis- ehk fertilisatsioonipaigaks; siin toimub isassuguraku ühinemine munarakuga. Emakas areneb noor indiviid (ema raseduse ehk

tiinuse vältel) ja ülejäänud torujad emassuguorganid on sünnitusteedeks ning paarituselunditeks. Lisaks nendele ülesannetele peavad torujad emassuguorganid looma veel sobivad olelustingimused paarituse või seemenduse ajal siia juhitud seemnerakkudele ja kaasa aitama nende liikumisele munajuha suunas.

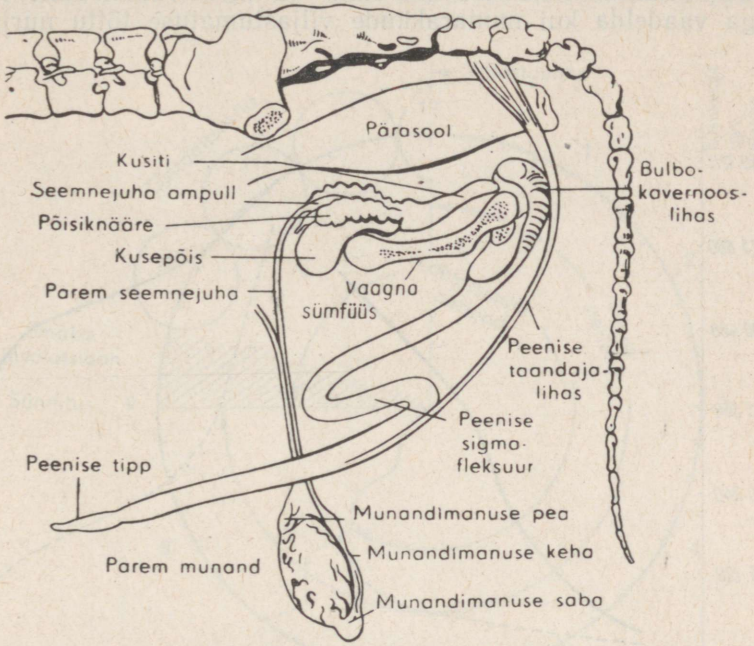


Joonis 190. Mära suguorganid. (Bradley' järgi.)

Isassuguorganid (*organa genitalia masculina*) moodustuvad: 1) kahest munandist (*testis*), 2) kahest munandimanusest (*epididymis*), 3) kahest seemnejuhast (*ductus deferens*), 4) paaritust isaskusitist (*urethra masculina*) koos 5) kolme paari lisasugunäärmetega (põisik- ehk vesikulaarnäärmed — *vesicae seminales*, eesnääre ehk prostata — *prostata* ja kusitisibula- ehk bulbouretraalnäärmed — *glandulae bulbourethrales* ehk *gl. Cowperi*) ja 6) vaagnaõõnest väljaspool asetsevast peenisest (*penis*). Lisaks nimetatuile kuuluvad isassuguorganite hulka 7) peenise tippu ümbritsev peenisetupp ehk eesnahk (*praeputium*) ja 8) munandeid sisaldav munandikott ehk skrootum (*scrotum*) (joonis 191).

Skrootum on munandite kaitsjaks ja nende termoregulaatoriks. munandid (isaslooma sugunäärmed) on seemnerakkude ehk spermatosoidide ning suguhormoonide produtseerijaiks, munandimanused seemnerakkude lõpliku küpsemise ja ühtlasi ka säilita-

mise paigaks, seemnejuhad koos isaskusitiga seemne väljajuhtijaiks, lisasugunäärmed seemneplasma moodustajaiks ja peenis paaritusorganiks.

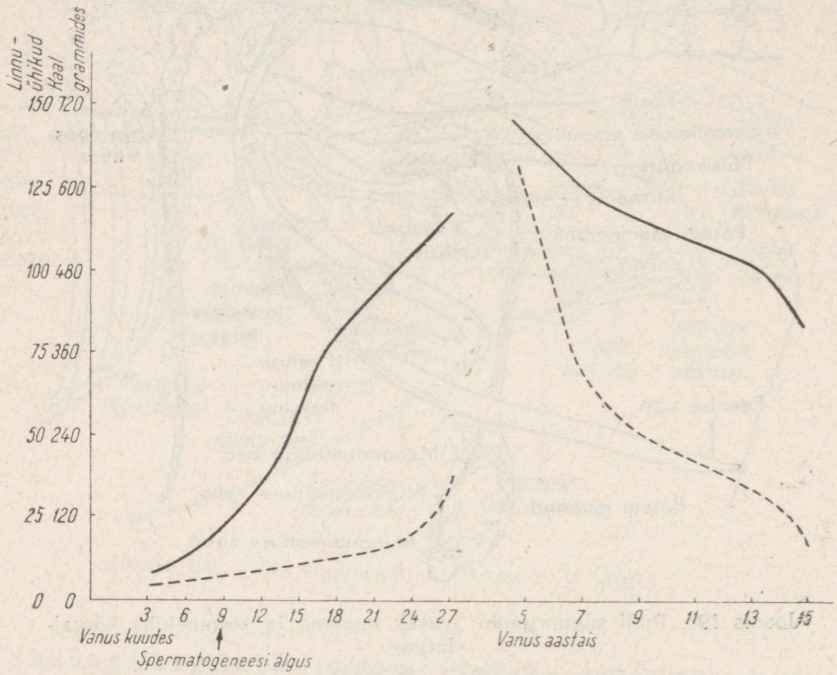


Joonis 191. Pulli suguorganid (vasak munand ja seemnejuha kõrvaldatud).

Vastandina enamikule teistele organitele alustavad suguorganid oma talitlust alles puberteedi ajal ja täielikult väljakujunenuks osutuvad nende ehitus ja funktsioonivõime suguküpsusperioodil, mis ajaliselt langeb kokku looma kõige jõulisema eaga. Vanaduse saabumisega vaibub suguorganite talitlus, hormoonide produtseerimise ja sugurakkude moodustamise alal aegamööda (joonis 192).

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 väljunud munarakk ei viljastu, katkevad ettevalmistusprotsessid noore idulase vastuvõtuks emakasse ja tsüklilised muutused alga-

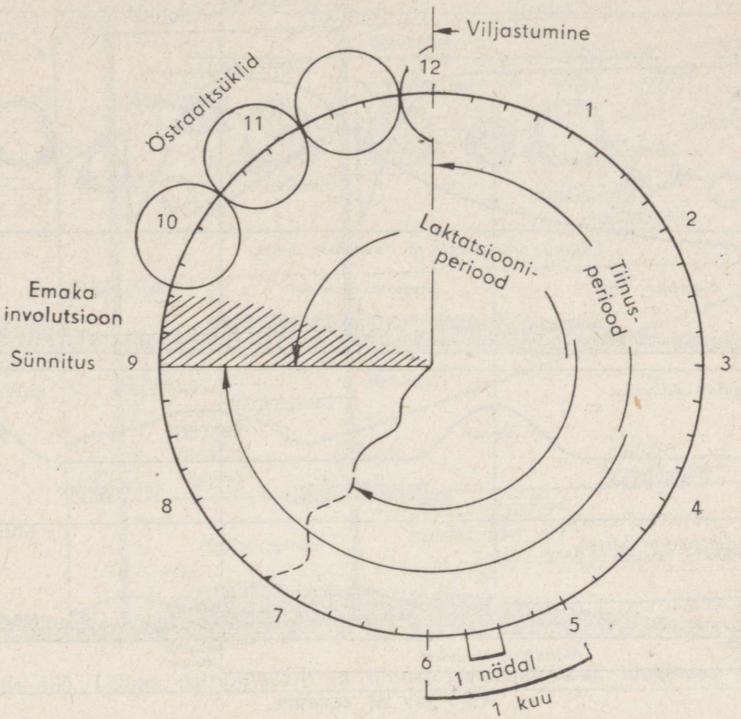
vad (munarakkude küpsemise ja östrogeenide valmistamise näol munasarjades) uuesti. Need munarakkude viljastumatusest tingitud abortiivsed, lühikesed tsüklid on loomadel tuntud *inna-* ehk *östraal-* ning naisel ja antropoidsetel emasahvidel *menstruaaltsükli* nimetuse all. Inna- ja menstruaaltsüklit võime seega vaadelda kui munarakkude viljastumatuse tõttu nurjunud



Joonis 192. Pulli munandite kaalu (pidev joon) ja munandite testosteroonisisalduse (katkendjoon) ealine muutumine.

reproduktsioonitsükli lühikest algusfaasi (joonised 193 ja 194). Inna- ja menstruaaltsüklist üheaegselt kõneldes kasutatakse *seksuaaltsükli* nimetust. Nii inna- kui ka menstruaaltsüklis eristatakse suguorganites toimuvate muutuste (ja loomadel inna) esinemise alusel nelja faasi ehk perioodi — loomadel *proöstrumit*, *östrumit*, *metöstrumit* ja *diöstrumit* ning naisel menstruatsiooni-, proliferatsiooni-, sekretsiooni- ja isheemia-perioodi. *Proöstrumis* (kestab lehmal 2—4 päeva) algab emassuguorganite ettevalmistumine munaraku või -rakkude vabastamiseks ovaarist või ovaaridest ja viljastatud munaraku vastuvõtuks emakas. Tema algust tähistavad suguorganite orgaanilised muutused ja hormonaalsed või tsütokeemilised protsessid,

mitte aga välised tunnused. Proöstrumis alanud ettevalmistusprotsessid jätkuvad *inna-* ehk *östraalperioodil*, kuid siin saadab neid emaslooma suguiha ehk ind (*oestrum*), mis näiteks lehmal kestab keskmiselt 18 tundi. Lehmal 3—4 päeva kestvas *metöstrumis* jätkub varasemaid tsükli muutusi põhjusta-



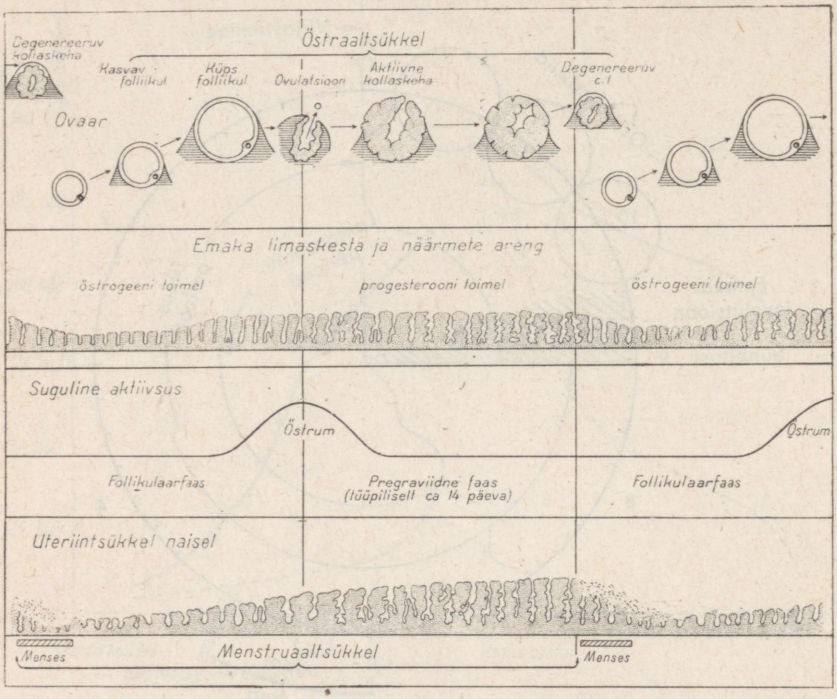
Joonis 193. Lehma sigimistsükli vahekord tiinusega, östraaltsüklitega ja laktatsiooniperioodiga. (*Milleri* ja *Rasi* järgi.)

nud östrogeeni toime (emakanäärmete kasv, endomeetriumi tursumine jne.). Östraaltsükli viimases ja kõige pikemas (lehmal 12—16 päeva kestvas) *diöstraal-*, *sekretsiooni-*, *progestatsionaal-* ehk *luteiinfaasis* on orgaaniliste ja teiste muutuste põhjustajaiks kollaskeha hormoon — progesteroon (joonis 195). Tsükliliste muutuste hormonaalset tausta arvestades jaotatakse östraaltsükkel varajasemaks *follikulaarfaasiks* ja hilisemaks *luteiinfaasiks*.

Välja arvatud spermatogeneesilainete rütmiline iseloom, isasloomadel emasloomade suguorganitele omane talitluse tsüklilisus

puudub. Reproduktsiooni- ja innatsükli mõiste on kasutatavad ainult emasloomade puhul.

Emassuguorganite ülesanded on komplitseeritumad kui isasloomal suguorganite talitlus. Isaslooma suguorganid on kohanenud vaid seemne valmistamiseks ja selle juhtimiseks emasloomasse kui ka isassuguhormooni (testosterooni) produtseerimiseks.

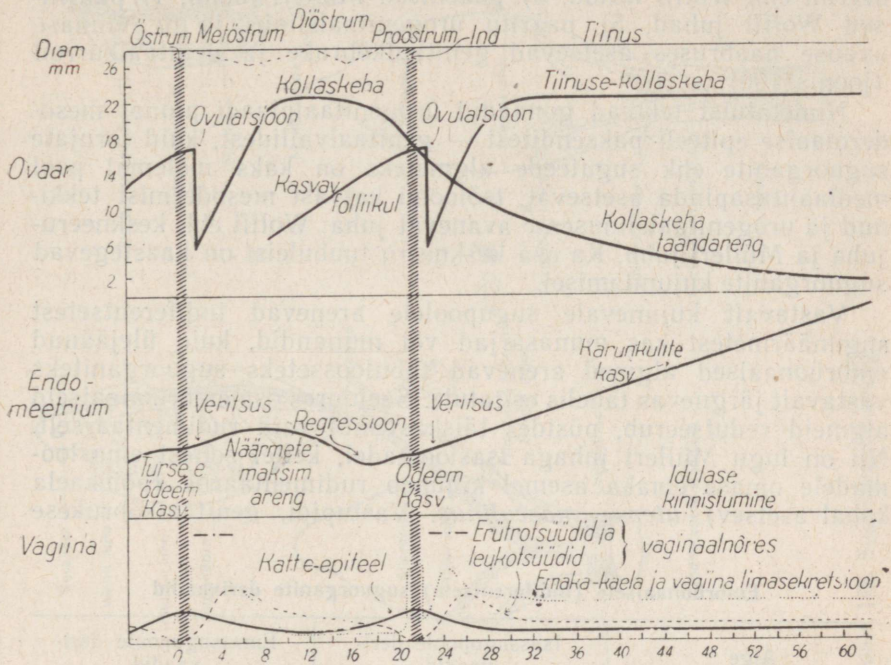


Joonis 194. Östraal- ja menstruaaltsükli muutused munasarjas ja emakas ja sugulises aktiivsuses ning inna- ja menstruatsiooniaegade suhe ovulatsioonimomendiga.

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 koostuslikku konstantsust, milleta pole mõeldav sugurakkude lühemaajaline viibimine selles keskkonnas ja nende liikumine viljastumispaika. Samuti peab täpselt töötama ka emassuguorganite neurohormonaalne regulatsioon kogu tiinusaja kestel ja sünnitamise momendil. Siit on arusaadav, et häirete tekkimise võimalusi on emassuguorganeis rohkem kui

isasloomade puhul ja seetõttu ka viljatust esineb loomadel sagedamini emassugupoolest tingituna.

Talitluse tsüklilisusega koos muutub ka emassuguorganite ehitus: munasarjades folliikulite ja kollaskehade arenguaste ja suurus, emaka limaskesta paksus, näärmete kulg ja diameeter, epiteeli ilme, lihasekiudude dimensioonid, tupe katteepiteeli kihtide



Joonis 195. Lehma östraaltsüklit ja tiinust iseloomustavad muutused ovaaris, emakas ja vagiinas.

arv ja rakkude iseloom jne. Seega tuleb makro- ja mikroskoopilise pildi erinevust arvestada vastavalt reproduktsiooni- ja innatsükli faasidele kõikide emassuguorganite puhul.

Võrreldes ulukeellastega on koduloomadel viljakus tõusnud ja nende sugunäärmed suurenenud. Nii on kodukuldil munandid umbes kolm korda raskemad kui metskuldil ja koduemisel munasarjad ligi viis korda raskemad metssea omadest. See kehtib ka jaki ja gajaali kohta, kellede ulukeellased veel eksisteerivad. Ka on koduloomade kandeaeg lühenenud. Nad saavad varem täiskasvanuks ning nende sigimine on kaotanud liigiti ja tõuti erineval määral sesoonsuse. Samal ajal on koduloomadel nõrgenenud nende hoolitsemis- ja kaitsmisinstinkt järglaste suhtes ning kanadel nõrgenenud või hoopis kadunud haudumisinstinkt.

SUGUORGANITE ARENEMINE

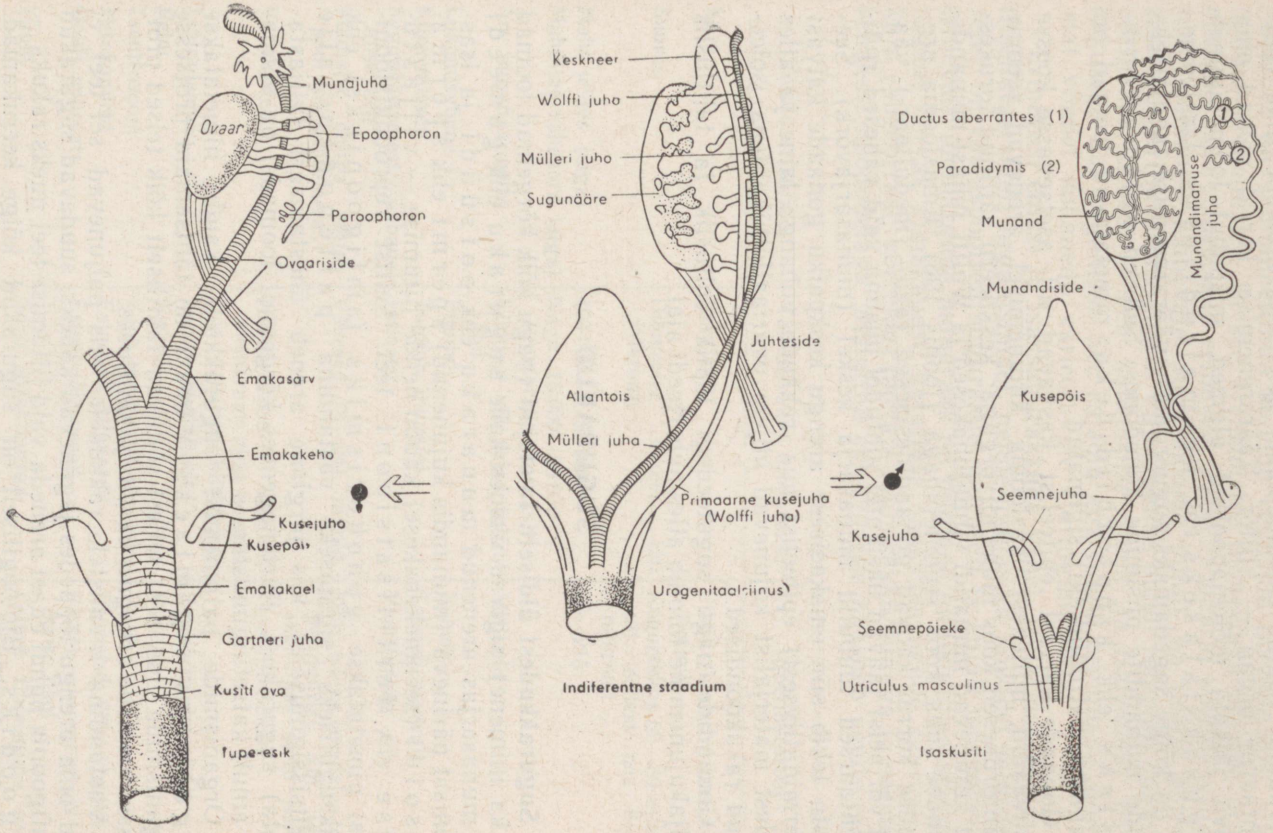
Varases looteeas, suguorganite arenemise nn. indiferentses staadiumis, esinevad järgmised embrüonaalsed suguorganite algmed: 1) paarilised sugunäärmed, 2) paarilised keskneerud ehk Wolffi kehad, 3) paarilised Mülleri juhad, 4) paarilised Wolffi juhad, 5) paaritu urogenitaalsiinus ja 6) viimase avause naabruses asetsevad genitaalköbruke ja genitaalkurrud (joonis 196).

Nimetatuist tekivad gonaadid urogenitaalplaadi pinnal mesodermaalse epiteeli paksenditest — genitaalvallidest, kuid torujate suguorganite ehk suguteede algmeteks on kaks mõlemal pool mediaantasapinda asetsevat, tsöloomi katvast mesodermist tekkinud ja urogenitaalsiinusesse avanevat juha: Wolffi ehk keskneerujuha ja Mülleri juha. Ka osa keskneeru tuubuleist on kaastegevad suguorganite kujundamisel.

Vastavalt kujunevale sugupoolele arenevad indiferentsetest sugunäärmetest kas munasarjad või munandid, kuid ülejäänud embrüonaalsed algmed arenevad tubuloosseteks suguorganiteks vastavalt järgnevas tabelis esitatule. Seejuures osa embrüonaalseid algmeid redutseerub, püsides täiskasvanul vaid rudimentaarselt. Nii on lugu Mülleri juhaga isasloomadel, kellel sellest emasloomadele omase emaka asemel kujuneb rudimentaarne (põiekaela kohal asetsev) *uterus masculinus*. Vastupidi, genitaalköbrukese

Embrüonaalsete (indiferentsete) suguorganite derivaadid

Alge	Isassugupoole derivaadid	Emassugupoole derivaadid
Genitaalvall (selle kaudaalne osa)	Munand, *gubernaculum testis*	Munasari, *chorda uteroinguinalis*
Wolffi organ (keskneer)	Munandimanus	*Epoophoron*
Mõningad Wolffi torukesed	Munandi eferentsed juhakesed, *ductuli aberrantes, paradidymis*	*Ductuli epoophori transversi, paroophoron*
Wolffi juha	Munandimanuse juha, seemnejuha	*Ductus epoophori longitudinalis*, Gartneri juha
Wolffi juha tsüstjas ots	*Appendix epididymidis*	*Appendix vesiculosa*
Mülleri juhad	*Appendix testis, utriculus prostaticus* ehk *uterus masculinus*	Munajuhad, emakas ja tupp (?)
Urogenitaalsiinus	Isaskusiti vaagnaosa koos aktsessoorsete sugunäärmetega	Tupp ning tupe-esik (?) koos parauretaal- ja vestibulaarnäärmetega
Genitaalköbruke	Peenis	Kliitor
Genitaalkurd	Munandikott	Häbememokad



Joonis 196. Suguorganite areng.

derivaadiks osutub emasloomadel peenisega homoloogiline rudimentaarne organ — kliitor. Väärarenemise korral võivad oma kasvu jätkata mõlemapoolsed algmed, mispuhul loom kujuneb sugukaksiklaseks ehk hermafrodiidiks. Isasloomadel on kõige sagedamaks suguorganite väärarenemise tagajärjeks nende munandite püsimine kõhuõõnes. Sellised peitmunandlasteks ehk krüptorhiidideks nimetatavad loomad on (nagu hermafrodiididki) sigimatud.

Gonaade katvast epiteelist kasvavad all asetsevasse koesse rakuväädid, milledest isaslooma kujunemisel arenevad seemne vääntorukesed koos munandivõrguga; keskneeru säilinud torukestest kujunevad munandi viimajuhakesed ja Wolffi juhast munandimanuse juha koos seemnejuhaga (joonis 196). Emaslooma arenemise korral kaovad gonaadidesisesed raku- (medullaar-) väädid või neist jäävad üksikutel juhtudel püsima vaid vähesed rudimentaarsed tuubulid munasarja keskel (munasarjavõrk). Seevastu tekib siin emakasisese arengu keskpaiku gonaade katvast (germinatiivsest) epiteelist uus rakkude vohangu laine ja alles sellest materjalist kujunevad hiljem ovariaalfolliikulitena isoleeritud rakukoondised.

Gonaadide nagu suguteedegi lõplik ehituslik ja talitluslik väljakujunemine toimub alles puberteedi ajal.

SUGURAKUD

Sugurakkudest üldiselt. Imetajad (nagu kõik kõrgemad loomad ja ka inimene) sigivad üksnes kahe suguraku ehk gameedi — munasarjas arenenud munaraku ehk ootsüüdi ja isasloomast pärineva (munandis kujunenud) spermi ehk spermatosoidi (seemnekehakese) kaudu nende liitumise — viljastumise ehk fertilisatsiooni teel. Sellist reproduktsiooniviisi nimetatakse gonohorismiks (amfigooniaks) ehk lahksuguliseks sigimiseks vastandina partenogeneesile (neitsissigimisele), kus järglane areneb ühestainsast (viljastamata) sugurakust. Partenogenees kõrgemail loomadel on võimalik ainult katsetingimustes.

Organismide paljunemist sugurakkude kaudu nimetatakse suguliseks sigimiseks. Viimane on tähtsamaid protsesse organismide elus, sest sellest sõltuvad faktiliselt kõik teised protsessid loomade arengus, kasvus ja talitluses.

Vastandina tavalistele rakkudele, mis paljunevad sel teel, et nad oma arengu lõppedes jagunevad kaheks, suudavad sugurakud amfigoonia puhul edasi areneda vaid liitumise teel uueks rakuks — sügoodiks. Bioloogiliselt on sugurakud kõige keerukamad: kogu organismile omased potentsiaalsed pärilikkusomadused avalduvad neis suuremal määral kui organismi teistes rakkudes. Sugu-

rakkudes on akumuleerunud 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 võimet kohaneda varieeruvate elutingimustega.

Erinevusi emas- ja isassugurakkude vahel. Hulkraksetel (multitsellulaarsetel) organismidel, nende hulgas ka kõikidel selgroogsetel, on vastaspoolsed sugurakud suuruselt ja kujult märgatavalt erinevad: ümmargune munarakk on hiiglane niidikujulise spermatosoidi kõrval. Umbkaudse kujutluse saaksime nende suuruse ja kuju vahekorrast, võrreldes imetaja munarakku õunaga ja seemnekehakest nööpnõelaga. Mainitud erinevusega kaasneb nende talit-

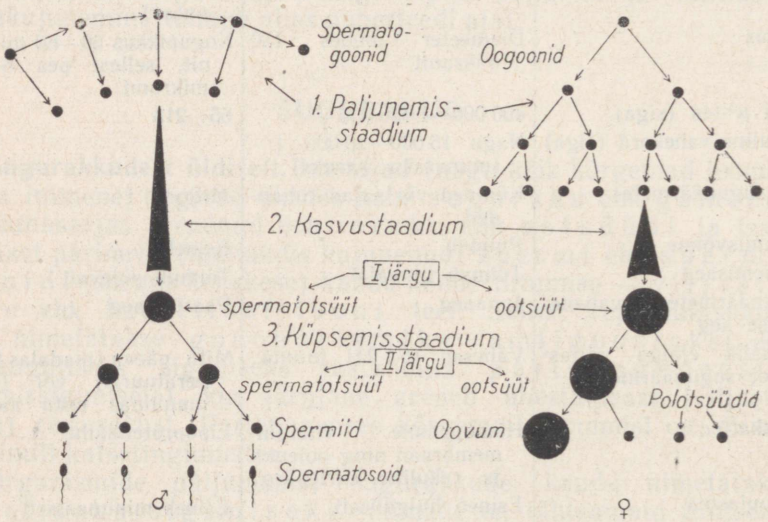
Võrdluse alused	Täiskasvanud munarakk	Spermatosoid
Kuju	Kerajas	Piklik (konnavastset meenutav)
Suurus	Diameeter umbes 150 mikronit	Kogupikkus 50—60 mikronit, sellest pea 6—12 mikronit
Maht μ^3-tes (siga)	400 000—1 150 000	65—215
Mahuline vahekord (siga)	Nagu 15 000—20 000 : 1 (munaraku kasuks)	
Arv sugunäärmetes	Kümned või sajad tuhanded	Miljonid
Liikumisvõime	Puudub	Esineb
Küpsemisaeg	Toimub innaajal	Toimub pidevalt
Sugunäärmetest vabanemise aeg	Innaaeg	Paaritusaeg
Võimalik eluiga väljaspool sugunäärmeid	Vähesed (6—24) tunnid	Mitu päeva (madalas temperatuuris) või (külmunuina) mitu aastat
Väliskatted	Homogeenne vitelliinmembraan ning oolemm ja rakuline kiirtepärg	Lipoproteiidkiht
Tsütoplasma	Esineb hulgaliselt	Esineb minimaalselt
Rebu	Esineb	Puudub
Tsentrosoom	Kaob munaraku küpsedes	Püsib
Mitokondrid	Esinevad difuusselt	Esinevad ühendusosas
Golgi aparaat	Esineb difuusselt	Esineb akrosoomi ja pea katte näol
Tuum	Selge struktuuriga	Esineb tihenenuna seemnekehakese peas
Tuumake	Esineb	Eristamatu

luslik diferents. Iseseisvalt liikumatu munarakk kannab endas noore idulase esmaseks kasvuks vajalikku toitu ja plastilist materjali. Seemnekehake aga on kohanenud kiire, munaraku juurde jõudmiseks vajaliku liikumisega; toiduvarud puuduvad temas peaaegu täielikult.

Mõningaid emas- ja isassugurakkude erinevusi on esitatud eelmisel leheküljel toodud tabelis.

Sugurakkude arenemisperiood

Isassugurakkude arenemises ehk spermatogeneesis ja emassugurakkude arenemises ehk o(v)ogeneesis eristatakse kolme analoogilise kuluga astet: paljunemis-, kasvu- ja küpsemisperioodi. Spermatogeneesis lisandub nimetatuile neljandana transformatsiooni- ehk spermiogeneesiperiood, mille kestel tavalise kujuga rakulistest elementidest (spermatiididest) kujunevad aktiivse liikumisvõimega varustatud spermid ehk spermatosoidid (joonis 197).



Joonis 197. Isas- ja emassugurakkude arenguperioodid.

Korduvalt paljunevaid ja seejuures omataolisi rakke moodustavaid emassugurakke nimetatakse o(v)ogoonideks ja isassugurakke spermatogoonideks ehk spermiogoonideks. Kasvuperioodil kannavad emassugurakud esimese järgu (ehk primaarsete) ootsüütide ja isassugurakud esi-

mese järgu (ehk primaarsete) spermatotsüütide nimetust. Küpsemisperioodil jagunevad esimese järgu spermatotsüüdid kaheks teise järgu (ehk sekundaarseks) spermatotsüüdiks ja viimased omakorda kaheks spermatiidiks (ehk prespermiidiks). Esimese järgu ootsüüdist tekib esimesel küpsemisjagunemisel üks teise järgu (ehk sekundaarne) ootsüüt ja selle kõrval esimeseks polotsüüdiks nimetatav väike rakk, millel edasiarenemisvõime puudub. Teise küpsemisjagune-

Sugurakkude arenemisastmed

Sugurakkude arenemisperioodid	Emassugurakkude nimetused	Missugusel ontogeneetilisel arenemisperioodil esinevad	Isassugurakkude nimetused	Missugusel ontogeneetilisel arenemisperioodil esinevad
I. Paljunemisperiood	O(v)ogoonid	Lootelises eas ja mõni kuu pärast sündi	Spermatogoonid	Alates puberteedist kuni isasloomade kõrge eani
II. Kasvuperiood	Esimese järgu ootsüüdid (esinevad primaarsetes, sekundaarsetes ja tertsiaarsetes ovariaalfolliikulites)	Looteeast alates kuni looma kõrge (?) eani (naisel kuni 45.—50. eluaastani)	Esimese järgu spermatotsüüdid	„
III. Küpsemisperiood: 1) Esimene küpsemisjagunemine	Teise järgu ootsüüt ja esimene polotsüüt	Toimub innaaegade ehk ovulatsiooni eel (alates puberteedist kuni looma kõrge eani; naisel 45.—50. eluaastani)	Teise järgu spermatotsüüdid	„
2) Teine küpsemisjagunemine	Küpsenud ootsüüt ehk muna ja teine polotsüüt	Tekib viljastumise ajal	Spermatiidid ehk prespermiidid	„
IV. Ümberkujunemis- ehk formeerumisperiood. Esineb üksnes isassugurakkudes	(—)	(—)	Spermatosoidid ehk spermid	„

mise korral tekib teise järgu ootsüüdist viljastumisvõimeline muna (*ovum*) koos teise polotsüüdiga.

Ovogenees algab juba looteeas, kuid viljastumisvõimeliseks kasvavad munarakud ja vabanevad munasarjadest vaid puberteediajast alates, kusjuures ootsüütide küpsemisperiood langeb kokku ovulatsiooni- ja viljastumismomentidega. Spermatogenees seevastu algab alles puberteedi ajal.

Siin loetletud sugurakkude arenguperioodid ja nende ajaline kokkulangemine looma teatava vanusega on tabeli kujul esitatud eelmisel leheküljel.

Üksikasjalikumalt vaatleme sugurakkude arenemist vastavate suguorganite kirjelduses.

Sugurakkude bioloogiliste omaduste muutumine seoses nende eaga

Nagu igal elusmoodustisel (rakul, koel, organil või organismil), on sugurakkudel nooriga, täiskasvanu iga ja raugaiga (seniilsus).

Imetajate emasloomadel kestab seksuaalne retseptsioon (paaritatavus) vähestest tundidest (rotil, hiirel) kuni mõne päevani (seal ja märal). Omavahel olles paarituvad loomad vabalt ja korduvalt. Kodustustingimustes aga määrab inimene, kunas looma innaajal tuleb paaritada või seemendada. Kui seemendus (looduslik või kunstlik) toimub inna algul, siis jõuavad spermid ovidukti enne ovulatsiooni ja peavad siin munarakku ootama. Kui aga inseminatsioon teostub inna lõpul, siis on lugu vastupidine: munal tuleb oodata sperme, mis peavad küpsema oviduktis, enne kui nad suudavad munarakku tungida.

Loomade ind ligikaudu sünkroniseerub sugurakkude jõudmisega nende liitumis- (viljastumis-) paigale; kuid ometi võib ka siin noor munarakk viljastuda seniilse spermiga või iganenud muna võib liituda erineva vanusega spermiga. Tekib küsimus, kas sugurakkude iga viljastumismomendil mõjutab sügoodi moodustumist ja loote arengut. Vastavaid katseid on korraldatud merisigadega, sest nendel on enam-vähem täpselt määratav ovulatsiooniaeg ja seemendusaja valimisega on võimalik munarakkude vanust muuta. Sellised juba 1939. a. Blandau ja Youngi poolt korraldatud katsed näitavad, et munarakud kaotavad oma viljastatavuse merisigadel aegamööda. 14 tundi pärast ovulatsiooni teostatud inseminatsiooni korral viljastus veel 56% munadest ja 20 tunni pärast 31%, kuid sellised sügoodid polnud suutelised emakas lõpuni arenema. Munaraku raukumisega viljastumismomendil pesakonna suurus väheneb ja ebanormaalsete loodete protsent tõuseb, jõudes 100-ni 26. tunnil pärast ovulatsiooni. Siit järeldub, et munarakud säilitavad viljastumisvõime kauemini kui võime viljastatuina oma lootelist arengut lõpetada. Seda asjaolu tuleb arvestada õige paaritusaja valikul põllumajandusloomadel.

ISASSUGUORGANID

Munandid

Munanditest üldiselt. Selgroogsete munanditel on kahesugune ülesanne: 1) pidevalt (primaatidel, koduloomadel, mõnedel poolkodustatud loomadel) või sesoonselt (enamikul vertebraatidel) toimuv seemnerakkude valmistamine ja 2) inkretoorne (hormonaalne) talitlus, mis muutub seda olulisemaks, mida komplitseerituma ehitusega suguorganid on. Enamikul selgrootuil ja paljudel madalamatel vertebraatidel (välisseemendusega loomadel) lahkuvad spermatosoidid munanditest vette lihtsate torukeste kaudu. Kuid siseseemendusega loomadel ei muutu komplitseeritumaks mitte üksnes viimasüsteemi ehitus ja talitlus, vaid viimasüsteemile lisandub siin veel peeniseks nimetatav paaritusorgan. Kõigi selliste lisaorganite normaalne areng ja talitlus sõltuvad muude tegurite kõrval munandite hormonaalsest funktsioonist. Lisaks sellele loovad munandid, nagu emasloomal munasarjad, hormonaalsel teel ka psüühilisi eeldusi loomade paarituseks, põhjustades kesknärvisüsteemisse toimides s u g u i h a (*libido sexualis*).

Munandites tekkinud seemnerakud ühes lisasugunäärmete sekreediga moodustavad paarituse puhul emaslooma suguorganitesse (tuppe või emakakaela) juhitava s e e m n e ehk s p e r m a.

Munandid pole autonoomselt funktsioneerivad, s. o. ise oma talitlust reguleerivad organid, vaid nende talitlus sõltub neuraalse regulatsiooni kõrval hüpofüüsi eessagaras produtseeritavast gonadotroopsest hormoonist ja viimase produtseerimist mõjutavad omakorda välistingimused, eeskätt toit, valgus ja temperatuur. Hüpofüüsi kõrvaldamise järel lakkab spermatogenees (seemnerakkude valmistamine) ja munandid taandarenevad, kuid hüpofüüsi tagasiimplanteerimisel munandite spermatogeenne talitlus taastub. Need asjaolud kui ka see, et gonadotroopse hormooni mõjul võib spermatogenees alata juba puberteedieelses eas, näitavad veenvalt selle mõjuaine olulisust munandite talitluses.

Munandite spermatogeenne talitlus võib kõrgematel imetajatel normaalselt toimuda vaid üldisest kehatemperatuurist madalamal tasemel, mida tagab skrootum. Ainupilulistel ja mõnedel putuktoidulistel jäävad munandid püsivalt kõhuõõnde. Närilistel laskuvad munandid skrootumisse ainult sigimissesoonil, muul ajal aga tõmbuvad nad uuesti tagasi kõhuõõnde. Välja arvatud vaal, hüljes, elevant ja ninasarvik, on kõrgematel imetajatel püsivalt skrotaalsed munandid. Püsivalt skrotaalsete munanditega loomad on bilateraalse krüptorhismi (kahepoolse peitmunandilisuse) puhul steriilsed. Nende munandite hormonaalne talitlus on säilinud, kuid kõrge temperatuuri tõttu spermatogenees puudub. Skrotaaltemperatuur on 1—8° C võrra kehatemperatuurist madalam.

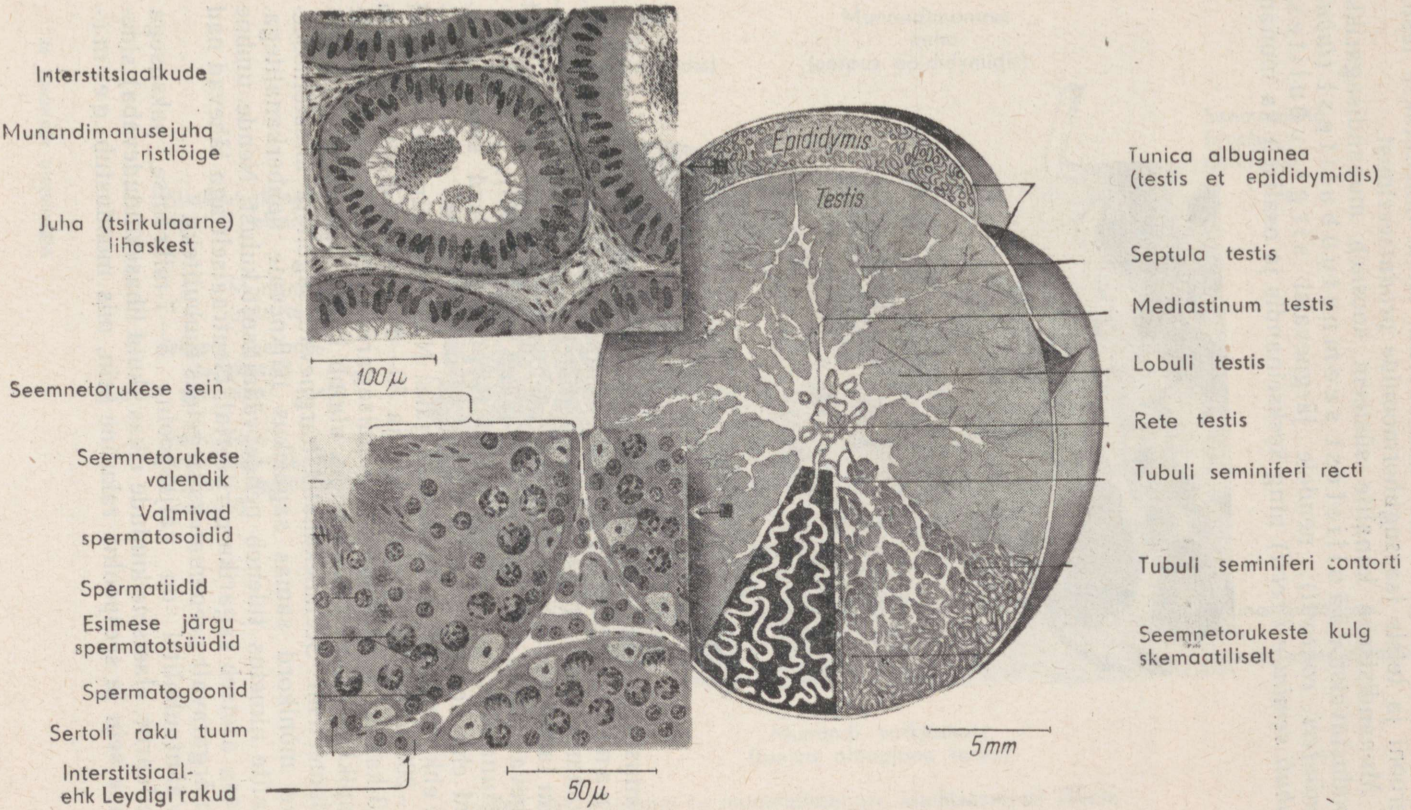
Lindudel püsivalt kereõõnes asetsevad munandid vajavad oma

spermatogeenseks talitluseks samuti madalamat temperatuuri; see saavutatakse siin munandeid ümberhaaravate (abdominaalsete) õhukottide intensiivsema õhustamise teel, mis toimub ööpäeva kõige jahedamatel tundidel laulu, mängu, kudrutuse jne. vahendusel.

Munandite ehitus. Isaslooma sugunäärmed, mis asetsevad skrootumisiseses peritoneaalõõne sopises — v a g i n a a l õ õ n e s (*cavum vaginale scroti*), meenutavad ehituselt tubulaarseid liitnäärmeid (joonis 198). Väljastpoolt on nad kaetud siledapinnalise (täkul mõnikord hatulise) kahekordse kihnuga, mille väline osa moodustub peritoneumi vistseraallehest (*tunica vaginalis propria*) ehk s e r o o s k e s t a s t ja seespoolne elastse koe rikkast sidekiulisest valkjaskollase värvusega v a l k j a s k e s t a s t (*tunica albuginea*). Hobusel sisaldab valkjaskest ka hulgaliselt silelihasekiude ja eristub seetõttu selgesti teda katvast serooskestast. Kihnu mõlemad kihid on isekeskis tihedasti (liikumatult) liitunud. Kihnu valkjaskest sisaldab oma keskkihis (täkul, kuldil) või seesmisel pinnal (jääral, pullil) rikkalikult veresooni, mille tõttu vastavat kihti nimetatakse s o o n k i h i k s (*stratum vasculare*). Veresooned kulgevad valkjaskestas munandi kinnisservalt vaba serva suunas. Veresoonte ja elastsete kiudude poolest kehv serooskest on pealtpoolt kaetud ainukihilise lame-epiteeliga (mesoteeliga). Valkjaskesta paksus on kõige suurem hobusel (1—2,5 mm) ja kõige väiksem kassil (0,1—0,3 mm).

Kinnisserva kohal seostub munandikihn munandisisese aksiaalse sidekoelise väädiga — m u n a n d i k e s k s e i n a n d i g a (*mediastinum testis*). Kihnu ja keskseinandi vahelises ruumis paiknevad (veresooni ja närve sisaldavad) radiaalse kuluga fibrooselastsed v ä ä d i d (ruminantidel) või plaatjad v a h e s e i n a d (hobusel, seal ja kiskjalistel), mis jaotavad munandi parenhüümi püramiidjateks või kuhikukujulisteks s a g a r i k k u d e k s (*lobuli testis*). Täkul sisaldavad munandi vaheseinad ka üksikuid silelihasekiude. Munandi keskseinand ja interlobulaarsed septid on kõige arenenumad seal ja kiskjalistel. Täkul selgesti eristatav keskseinand puudub. Munandi lobulaarsus (sagarikulisus) avaldub kõige selgemini tangeeritud mikrolõikudes.

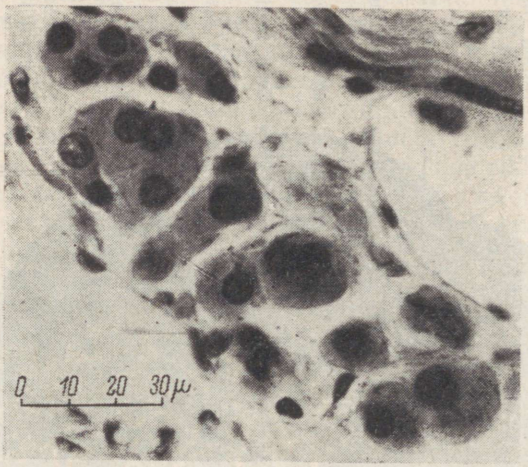
Tuubulitevahelist ruumi täidab i n t r a l o b u l a a r n e ehk i n t e r t u b u l a a r n e s i d e k u d e. Viimane sisaldab liigiti erineval määral (kult, täkk, isasruminandid) epitelioidseid, maksarakke meenutavaid, ümara tuumaga varustatud polügonaalseid (seal kuni 50-mikronise diameetriga) i n t e r s t i t s i a a l - ehk L e y d i g i r a k k e, mis sisaldavad rasvatilgakesi, fosforlipoide ja kolesterooli ning kristalseid moodustisi (joonis 199). Tsütokeemiliselt on neil palju sarnasust kollaskeha luteiin-, munasarja interstitsiaal- ja suprarenaalnäärme koore rakkudega. Suhteliselt palju leidub interstitsiaalrakke krüptorhiidsetes (kõhuõõnes või



Joonis 198. Munandi ja munandimanuse mikroehitus. (Orig.)

vaginaalkanalis peetunud) munandites. Neile omistatakse testosterooni ja teiste isassuguhormoonide produtseerimist.

Munandisisene kanalite süsteem koosneb munandisagarikke moodustavaist väänilistest seemnetuubulitest (*tubuli seminiferi contorti*), nendele järgnevaist sirgtuubulitest (*tubuli seminiferi recti*) ning keskseinandis ja osaliselt ka munan-

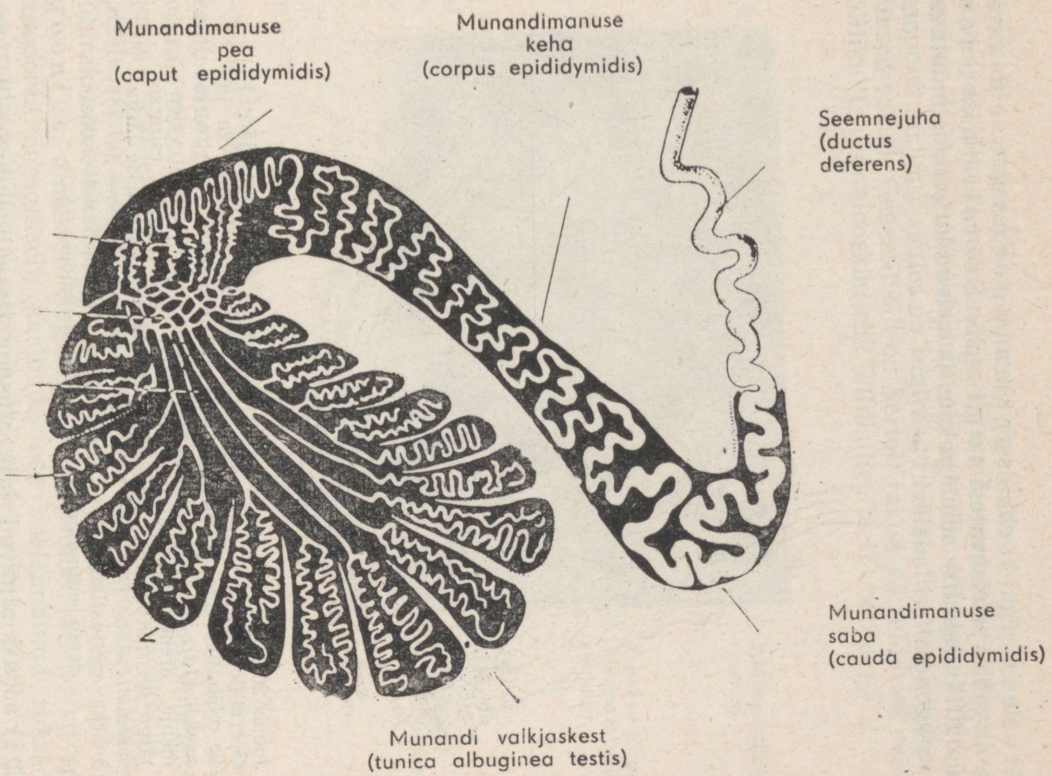


Joonis 199. Interstitsiaalrakud koera munandi keskseinandist. Mikrofoto. Suurendus 625 korda. (Orig.)

dimanuses paiknevast kanalite, lõhede ja käikude labürindist — munandivõrgust (*rete testis*). Munandivõrk, mis kõige arenenumana esineb isastel mäletsejalistel, väljub munandist 0,5—5 mm laiuse värati kaudu. Täkul asendavad munandivõrku sirgelt kulgevad pikad interlobulaarsed juhad (joonis 200).

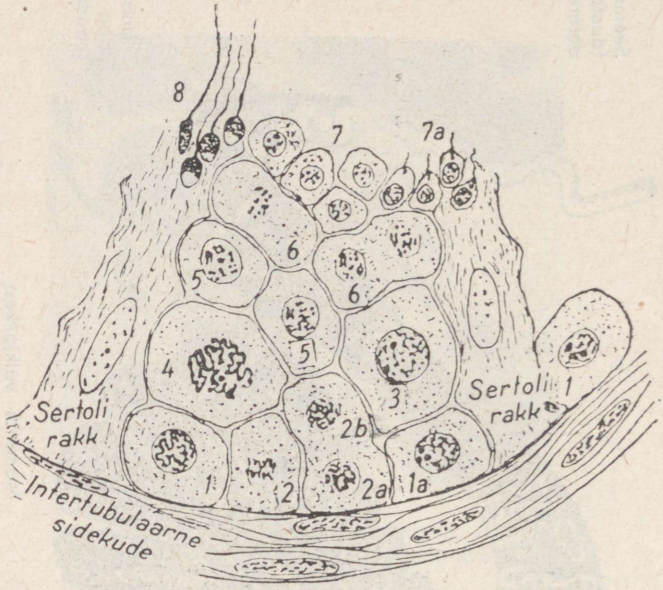
Munandite parenhüümi moodustavad **väänilised seemnetorukesed** ehk seemnekanalid on seemnekehakeste (spermatosoidide ehk spermide) valmimisepaigaks. Need suguküpsetel loomadel 100—200-mikronise diameetriga ja 50—80 cm pikad torukesed on 2—3-kaupa koondunud munandisagarikkudeks. Seemnekanalite kogupikkus mõlemas munandis ulatub kuldil, jääral ja pullil 3—6 kilomeetrini. Seemnekanalid hargnevad sageli ja anastomoseeruvad mõnikord samas sagarikus paiknevate naaberkanalitega. Kanalite nimetus tuleneb nende väänilisest kulust. Nende umbne lõpposa asetseb sagariku perifeerial, tsentraalselt aga lähevad nad üle märgatavalt peenemateks sirgeteks tuubuliteks.

Vääntuubulitel on väljaspoolne 3—7-mikronise paksusega lamellaarne, elastsete kiudude rikas (kuid lihasekiududevaba) sidekoeline sein ja seespoolne rakuline sein, mis moodustub germi-



Joonis 200. Munandi ja munandimanuse kanalsüsteemi skeem.

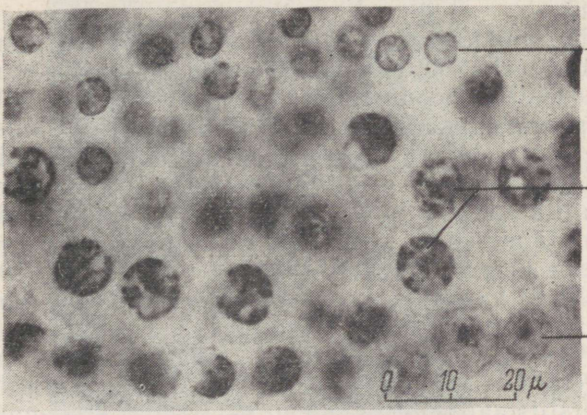
natiivsest (idu-) ehk spermatogeensest epiteelist ja selles asetsevatest tugi- ehk Sertoli rakkudest (joonis 201). Rakulise seina paksus ja valendiku suurus muutuvad spermatogeneesi eri faasidel.



Joonis 201. Aktiivse seemnetorukese segment. (Patteni järgi.) Spermatogooni (*1*) jagunemisel (*2*) tekkinud rakkudest *2a* ja *2b* võib üks uue spermatogoonina säilitada endise perifeerse asendi (*1a*), kuna teine, liikudes lähemale seemnetuubuli valendikule, areneb spermatotsüüdiks (*3*). Täiskasvanud esimese järgu spermatotsüüdi jagunemisel (*4*) tekivad kaks teise järgu spermatotsüüti (*5*), mis mõlemad omakorda jagunevad (*6*) kaheks spermatiidiks (*7*). Viimased kujunevad Sertoli rakkudesse sulundunult (*7a*) spermatosoidideks (*8*).

Tugirakud algavad laia alusega basaalmembraanilt, ulatudes radiaalselt paiknevate ja ahenenud tsütoplasmajätketega kanali valendikuni. On selgunud, et Sertoli rakud pole isekeskis süntsütiaalselt liitunud, nagu varem väideti. Tugirakkude suur, lõikes ovaalne või kolmnurkne kromatiinivaene ja suurt tuumakest sisaldav tuum asetseb raku baasil. Mitoosid siin puuduvad. Tugirakkudele omistatakse troofilist (seemnerakke toitvat) ja sekretoorset (östrogeeni valmistavat) talitlust. Östrogeeni valmistamisele Sertoli rakkude poolt osutavad feminiseerimisnähud, mida täheldatakse Sertoli rakkude kasvajate puhul meestel ja isaskoertel. Germinatiivsete rakkude muutumine spermatosoidideks ehk spermideks toimub nende sulundudes tugirakkudesse. Val-

minevaid seemnerakke sisaldades meenutavad tugirakkude valendikupoolsed jätked koos nendega liitunud spermatosoididega teraviljapäid. Mitmesuguste kahjustavate agensite (röntgenikiired, kõrge temperatuur jm.) suhtes on tugirakud resistentsemad kui germinatiivsed rakud. Geneetiliselt on Sertoli rakud võrreldavad ovariaalfolliikulite granulooskihi ehk folliikuliepiteeli rakkudega.



Joonis 202. Koera seemnetorukese rakud. Mikrofoto. Suurendus 850 korda. (Orig.)

Idu- ehk germinatiivsed rakud esinevad vääntorukeste seinas mitmekihiliselt (joonised 201 ja 202). Nende erinevad vormid osutuvad ühe ja sama rakuliigi eri arenguastmeteks, kusjuures selline areng kulgeb perifeerialt valendiku suunas. Kõige perifeersema asendiga germinatiivsed rakud, mis on kõikide teiste idurakkude eellasteks, kannavad spermato- (ehk spermio-) goonide nimetust. Suguküpsel isasloomal jagunevad spermatogoonid energiliselt, kusjuures osa vastsündinud rakke satub emarakkude kihist sissepoole, kujunedes siin kasvades ja tuumapildi muutudes esimese järgu spermatotsüütideks. Viimased, germinatiivse epiteeli kõige suuremad rakud, millede tuumasisene kromatiinipilt allub karakteersetele (meiootilistele) muutustele, teevad läbi kaks kiiresti teineteisele järgnevat küpsemisjagunemist, mille tagajärjel igast primaarsest spermatotsüüdist tekib kaks (poole väiksema suurusega) teise järgu spermatotsüüti ja kummastki viimasest omakorda kaks spermatiidi. Spermatiidid on idurakkudest kõige väiksemad ja asetsevad (ühes või mitmes reas) seemnekanali valendiku naabruses. Seemnekehakesteks ehk spermatosoididekss muundumisel, mis toimub tugirakkudesse sulundunult, muutub spermatiidi

tuum koos vähese tsütoplasma hulgaga seemnekehakese peaks. Valminult vabanevad spermid tugirakkudest, kandudes seemnetorukeste ja vahepealsete viimakäikude kaudu munandimanusesse.

Munandite spermatogeneetilise talitluse tõhustamist taotletakse mineraalide- ja vitamiinide-, eriti aga valgurikka toidu kaudu, tallide ja lautade tugevama valgustamisega, isasloomade pidamisega emas- (eriti indlevate) loomade läheduses, munandite masseerimisega jne.

Sigivatel isashübriididel (meriino lammas × muiloon; punane stepiveis × araabia seebu) kulgeb spermatogenees lõpuni, s. o. normaalsete spermatosoidide moodustumiseni. Sigimatutel isashübriididel seevastu spermatogenees kas puudub üldse (hobukulaan; siin leiduvad seemnetorukestes tugirakkude kõrval vaid üksikud spermatogoonid) või ta peetub erinevates vahepealsetes astmetes, jõudes näiteks halli stepiveise ja bantengi hübriidil esimese järgu spermatotsüütideni ja muuladel, seebu ja bantengi hübriididel ning eeselkulaanidel teise järgu spermatotsüütideni (Novikov, 1951).

Toetudes sellele, et loomadel, kel munandite peetuse (krüptorhismi) või eksperimentaalselt loodud tingimuste (seemnejuha kinnisidumine — vasoligatuur, kiiritamine röntgenikiirtega jne.) tagajärjel atrofeerunud seemnetorukeste kõrval normaalsetena säilivad vaid interstitsiaalrakud ja et neil samal ajal arenenutena püsivad ka (isassuguhormoonist tingitud) suguiha ja sekundaarsed sugutunnused, peetakse paljude uurijate poolt testosterooni produtseerijaiks Leydigi rakke. Seda seisukohta on püütud tõestada ka vastavate tsütokeemiliste reaktsioonidega.

Munandi **sirged seemnetorukesed** (*tubuli seminiferi recti testis*) ühendavad vääntorukesi munandivõrguga (joonis 203). Erineva pikkusega (pullil kuni 1,5 mm) sirged tuubulid erinevad vääntorukestest suhteliselt sirge kulu, üle 2 korra väiksema diameetri (30—100 mikronit) ja kuubikulistest rakkudest koosneva ühekihilise epiteelkattega (joonis 204). Vään- ja sirgtuubulite vaheline üleminek on suhteliselt järsk, olles jälgitav mikroskoobi ühes vaateväljas. Mainitud paigas lõpevad vääntorukese germinatiivsed rakud ja Sertoli rakud asenduvad järsupiiriliselt madalate sirgtuubulite epiteelirakkudega. Lehterjas siirdealas ulatub Sertoli rakkude kogumik mäletsejalistel ja seal koonusja korgina tuubuli valendikku. Sirged torukesed on pikemad ja seal väänilised sel juhul, kui nad väljuvad munandi perifeersetest sagarikkudest.

Munandivõrk (*rete testis*) asetseb korrapäratute õõnsuste (labürintjate ruumide) näol (diameeter kuni 300 mikronit) munandi pikiteljel paiknevas munandi keskseinandis, olles kaetud lameda või kuubikulise ühekihilise (pullil paiguti kahekihilise kõrgeprismalise) epiteeliga. Pullil esineb munandivõrgu piirkonnas rikkalikult interstitsiaalrakke. Täkul on munandivõrk asendunud pikkade interlobulaarselt kulgevate sirgete tuubulitega. Munandivõrgul puudub iseseisev sidekoeline sein. Vastandina teistele põl-

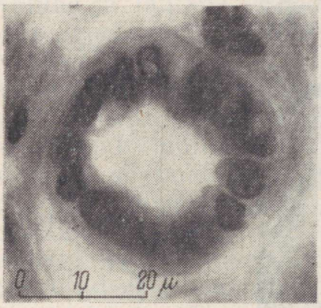
lumajandusloomadele sisaldavad pulli munandivõrgu epiteelirakud sekreedisõmeraid ja vakuoole ning neis on leitud niihästi mukopolüsahhariide kui ka glükogeeni.



Joonis 205. Väänilise seemnetorukese üleminek sirgeks torukeseks. Mikrofoto. Suurendus 90 korda. (Orig.)

Viimajuhakesed (*ductuli efferentes*), millede arv ulatub täkul 12—23-ni, kuldil 7—8-ni, pullil 13—15-ni, jääral 15—18-ni ning koeral 15—18-ni ja diameeter 100—300 mikronini, moodustavad oma väänete tiheda koondumise teel munandimanuse peas (tipuga munandi suunas) asetsevad koonusjad sagarikud (*lobuli* ehk *coni epididymidis*). Viimajuhakeste sein moodustub silelihasekiude sisaldavast õhukesest sidekoelisest kihist ja seda katvast epiteelist. Viimases eristatakse munandimanuse kanali suunas liikuvate, pikkade (kuni 18 mikronit) ripsmetega kaetud kõrgeprismalisi (15—30 mikronit) tsiliaarrakke, heledamaid ripsmetuid rakke ja mäletsejalistel mainitud rakuliikide all asetsevaid basaalrakke. Ripsmeteta rakud on ripsmelistest märgatavalt madalamad ja isekeskis rühmitudes moodustavad nad renjaid või lohkjaid süvendeid ripsmetega kaetud epiteeli keskel. Nii ühed kui teised rakud sisaldavad lipoidi- ja pigmenditerakesi ning ripsmeteta rakud vakuoole ja oma pinnal mõnikord keeljaid tsütoplasma-

jätkeid. Ripsmeteta rakkude vaba pinda katab õhuke (2—3-mikronine) mikrohattudest moodustunud ääris. Viimajuhakestel omistatakse üheaegselt sekretoorset ja resorptiivset talitlust. Siinset sekreeti kasutavad seemnerakud oma toiduks ja sellest moodustub seemnerakkude pinnal valgutilgake, mis aegamööda rändab spermi



Joonis 204. Koera sirge seemnetoruke. Mikrofoto. Suurendus 850 korda. (Orig.)

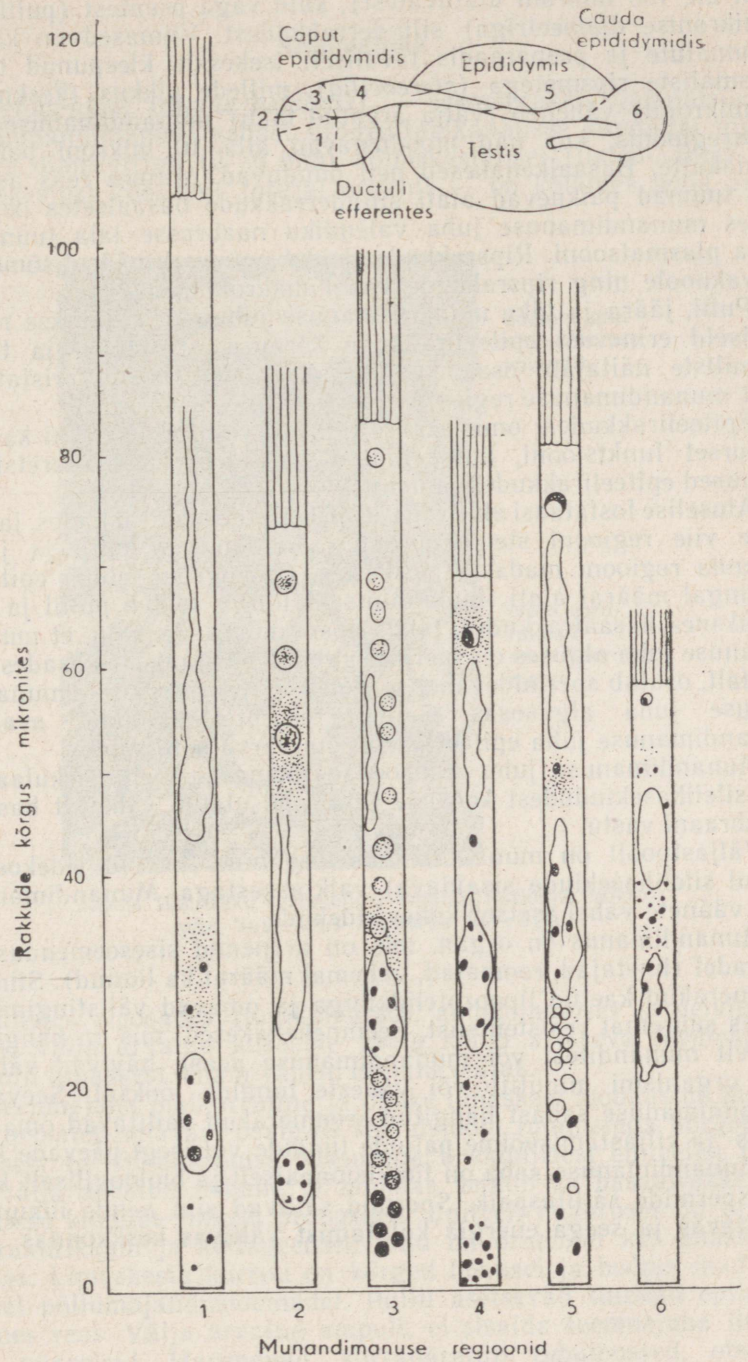
sabatipu suunas ja mis hoopis kaob vaid munandimanuse juha lõpposas. Samal ajal aga järeldatakse ripsmevabade rakkude ehitusest (rikkalik vakuoolide sisaldus, arenenud endoplasmaatiline retiikulum, mikrohatud) ja nende päritolu sarnasusest neerukanalite peaosadega, et eferentsed juhakesed reabsorbeerivad oma valendikust liigse vedeliku, suunates selle verre.

Munandimanuse juha (*ductus epididymidis*)

Munandi viimajuhakesed avanevad liigiti erineval kujul ja erinevas kauguses ainsasse väänlevalt kulgevasse, munandimanuse keha ja saba (osalt ka pead) moodustavasse munandimanuse juhasse. Selle seemnerakkude lõpliku valmimise ja säilimise paiga pikkus ulatub täkul 48—86 m-ni, pullil 30—50 m-ni, ja jääral 52—58 m-ni ja koeral 5—8 m-ni; ta diameeter kui ka sidekoelise ja lihaselise seina paksus kasvavad pidevalt seemnejuha suunas, epiteelkihi kõrgus aga üldiselt samas suunas väheneb.

Munandimanuse juha epiteel koosneb basaalmembraani naabruses hajutatult (pidevat kihti mittemoodustavalt) esinevatest basaalrakkudest ja pikkadest (munandimanuse juha algusosas

Joonis 205. Pulli munandimanuse juha epiteelirakkude regionaalseid erinevusi kõrguses, struktuuris ja tsütokeemilistes näitajates. (Nicanderi järgi.) Rakkudes on näidatud tuuma, Golgi aparaati, sõmeraid, erinevat tüüpi vakuoole ja tsütoplasma basofiilsust. Viimast on siinsel skeemil edasi antud peenelt täpitatud alade kaudu.
Munandimanuse juha epiteeli erinevuste alusel eristatavad regioonid on näidatud vastaval skeemil üleval.


Caput epididymidis
Epididymis
Cauda epididymidis
Testis
Ductuli efferentes
1
2
3
4
5
6
120
100
80
60
40
20
0
Rakkude kõrgus mikronites
Munandimanuse regioonid

kuni üle 100 mikroni ulatuvatest), kuid väga peentest (pullil 3—6-mikronise diameetriga) silinderrakkudest. Viimased on kaetud liikumatute ja preparaadis tavaliselt isekeskis kleepunud tsütoplasmaliste ripsmetega (*stereocilia*), millede pikkus (keskmiselt 15 mikronit) väheneb (välja arvatud täku) munandimanuse juha sabaregioonis, kus nad moodustavad alla 10 mikroni paksuse pinnakatte. Basaalkehakesed neil puuduvad. Mitmes reas asetsevad tuumad paiknevad alati silinderrakkude basaalsetes osades, jättes munandimanuse juha valendiku naabrusse laia tuumadevaba plasmatsooni. Ripsrakkudes leidub erineval määral sõmeraid ja vakuoole ning ripsrakkude vahel makrofaage.

Pulli, jäära ja täku munandimanuse juhas kirjeldatakse regionaalseid erinevusi epiteelirakkude kõrguse, struktuuri ja tsütokeemiliste näitajate osas, kusjuures sellistel alustel eristatakse kuut munandimanuse regiooni (joonis 205).

Epiteelirakkudele omistatakse niihästi resorptiivset kui ka sekretoorset funktsiooni, kuigi ilmsed morfoloogilised sekretsiooni tunnused epiteelirakkudes puuduvad.

Aluselise fosfataasi aktiivsus esineb alati basaalrakkudes ja esimese viie regiooni stereoripsmetes, puudub aga pulli ja jäära kuuenda regiooni madalas ripskattes. Glükogeeni leidub epiteelis mõningal määral alati. Sudanofiilseid lipiide leidub pullil ja jäärat üksnes basaalrakkudes, täkul ripsrakkudes. Asjaolu, et munandimanuse juha alguses on sperme hõredalt, distaalsetes osades aga tihedalt, osutab spermidevahelise vedeliku resorptsioonile munandimanuse juha algusosas. Sellist resorptsioonivõimet avaldab munandimanuse juha epiteel ka tuši ja värvainete suhtes.

Munandimanuse juha sidekoelises seinas esineb tsirkulaarsetest silelihasekiududest koosnev kiht, mis ulatub vahetult basaalmembraani vastu.

Väljastpoolt on munandimanus organina kaetud sidekoelise (täkul silelihasekiude sisaldava) valkjaskestaga. Munandimanuse juha väänete vahel asetseb kohev sidekude.

Munandimanus on organ, mis on arenenud siseseemendusega loomadel (imetajad, roomajad, vähemal määral ka linnud). Siin on seemnerakud kaetud lipoproteiidkihiga ja omavad välistingimuste suhtes suuremat resistentsust. Seemnekehakesed, mis on hangitud otseselt munanditest või munandimanuse peast, hävivad väljaspool organismi minutite või väheste tundide jooksul. Seevastu munandimanuse sabast hangitud seemnerakud säilitavad oma liikumis- ja viljastamisvõime paljude tundide või isegi päevade kestel. Munandimanuse saba on funktsionaalselt ja bioloogiliselt küpsete spermide säilituspaik. Spermid säilivad siin nende liikumist tõkestavas ja seega energia kulutamist vältivas keskkonnas.

Seemnejuha

Seemnejuhal (*dictus deferens*) — seemnerakke ejakulatsiooni ajal munandimanuse sabast urogenitaalkanalisse suunaval liigiti erineva diameetriga (2—6 mm) kolmekestalisel (limas-, lihas- ja serooskestast koosnev) torujal organil — on kõikides tema ana-



Joonis 206. Täku seemnejuha ampulli ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

toomilistes alaosades (funikulaarses, abdominaalses ja pelviinses osas), välja arvatud kusepõie kaela kohal asetseva seemnejuha ampulli limaskest, enam-vähem ühtlane ehitus.

Seemnejuha pikikurruline ja õhuke limaskest moodustub madalat ripskatet omavast osaliselt sekretsiooni tunnustega kõrgeprismalisest 15—35-mikronise paksusega ühekihilisest epiteelist (milles, välja arvatud hobune ja lammas, leidub ka basaalrakke) ja elastsete kiudude rikkast proopriast. Epiteeli naabruses on proopria rakurikkam ja kollageensed kiud on õrnemad kui lihaskesta vastas. Limaskesta kurrud on kõrged hobusel ja hoopis madalad teistel põllumajandusloomadel. Pullil asetsevad tuumad epiteelis mitmes reas. Välja arvatud ampull, ei sisalda seemnejuha limaskest näärmeid. Hargnevad, korrapäratult tubuloossed, otseselt

(ilma juhadeta) seemnejuha valendikku avanevad ampullaarnäärmed kuuluvad lisasugunäärmete hulka ja sarnanevad sellistena eeskätt põisiknäärmetega (joonis 206).

Suhteliselt (organi diameetriga võrreldes) väga paks lihaskest moodustub erinevates suundades (longitudinaalselt, tsirkulaarselt ja viltu) kulgevate silelihasekiudude kimpude võrgustikust, mille seespoolses kihis on ülekaalus tsirkulaarsed ja väljaspoolses osas longitudinaalsed kimbud. Lambal ja sõal on lihasekimbud koondunud seespoolseks tsirkulaarseks ja väljaspoolseks longitudinaalseks kihiks. Mõnikord võivad longitudinaalsed kiud moodustada iseseisva kihi ka lihaskesta seespoolsel pinnal. Täkule on karakteerne seemnejuha lihasekiudude suur diameeter (kuni 20 mikronit) ja ulatuslik pikkus (300—400 mikronit).

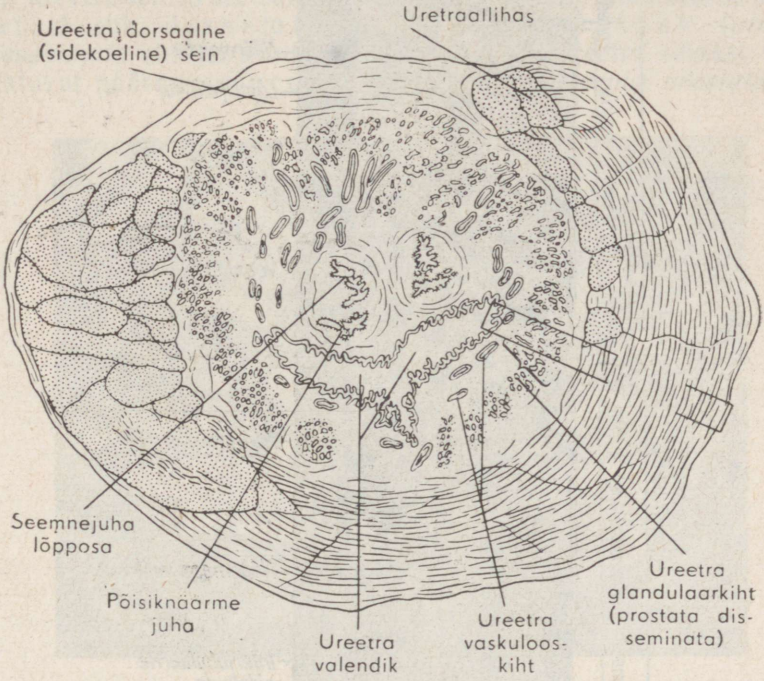
Serooskest on tavalise ehitusega. Subserooskihis kulgevad närvid ja veresooned; samuti leidub siin vähesel hulgal lihasekimpe.

Isaskusiti ehk urogenitaalkanal
(*urethra masculina*)

Urogenitaalkanal algab paigast, kus seemnejuhad suubuvad kusitisse, ja ulatub siit peenise (või jääral ja täkul peenisest väljaulatuva uretraaljätke) tipuni. Asendilt ja olulisel määral ka ehituselt jaguneb ta vaagna- ja peeniseosaks (*pars pelvina* ja *pars penis urethrae*). Nii ühes kui teises isaskusiti osas eristatakse võrdsest arvust ja ühesuguseid nimetusi kandvatest kihtidest koosnevat limaskesta ja seda väljastpoolt piiravat lihaskesta (joonised 207 ja 208).

Limaskesta 3—5 rakukihist koosnev epiteel on urogenitaalkanali kogu ulatuses transitoorne. Samuti on ühesuguse ehitusega epiteelile järgnev soontevaene ja ureetra vaagnaosas enamasti näärmetu proopria. Üksnes täkul ja koeral leidub ureetra vaagnaosa prooprias ning täkul ja kuldil ureetra peeniseosa prooprias üksikuid hajusalt paiknevaid epiteelisopiseid (Littre' näärmed). Proopria all asetseb veenide labürintjat põimikut sisaldav spongioos- ehk käsnkiht, mis vaagnaosas on hästi arenenud ainult täkul ja mida peeniseosas väljastpoolt täiendab selline kiht, milles korrapäratuil venoossetel vereruumidel (kavernidel ehk korgastel) peale endoteelkatte iseseisvat seina ei ole. Korgastevahelised sidekoelised põrgad sisaldavad peeniseosas (eriti täkul ja pullil) rikkalikult elastset kude ja longitudinaalselt paiknevaid silelihasekiude. Kuldil ja isasruminantidel järgneb vaskulooskihile urogenitaalkanali vaagnaosas dissemineerunud prostatast moodustunud näärmekiht, mille paksus organi dorsaalse seina suunas kasvab ja mis jääral organi ventraalses seinas hoopis puudub. Pikad põõsjalt hargnevad näärmed on siin

koondunud organi valendiku suhtes radiaalselt paiknevateks kiilukujulisteks sagarikkudeks, mille keskel asetsevast avaramast kogumisruumist algab hargnemata viimajuha.

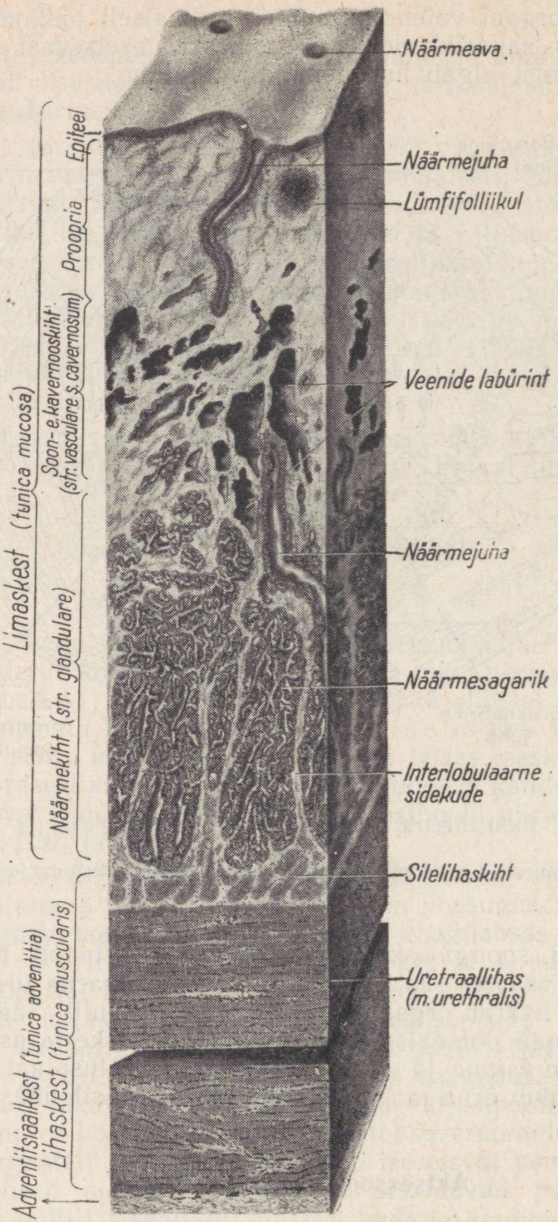


Joonis 207. Pulli ureetra vaagnaosa ristlõige. (Logani ja Tyleri järgi.)
Joontega piiratud alad paremal on kujutatud ruumilistena joonisel 208.

Isaskusiti spongiooskihti ümbritseb väljastpoolt peeniseosas valkjaskest, vaagnaosas aga võödiline tsirkulaarne uretraallihas, mis hobusel haarab organit ümberringi, kuid pullil, jääral ja kuldil jätab kanali dorsaalse seina katmata; lihaskesta asendab siin pullil 1,5 cm laiune ja 1—2 cm paksune kõõlusplaat. Uretraallihase all leidub õrna ja katkendliku kihina ka silelihaskude.

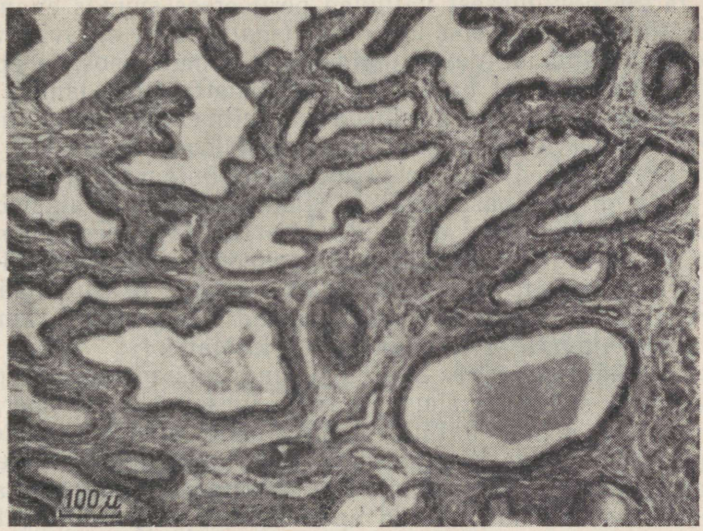
Aktsessoorsed sugunäärmed

Ampullaar-, vesikuloos- ja bulbouretraalnäärmeid koos prostataga nimetatakse lisa- ehk aktsessoorseteks sugunäärmeteks. Nimetatuist kolm viimast kannavad isasureetra seinas esinemise või siit väljakasvamise tõttu uret-



Joonis 208. Isaskusiti vaagnaosa histoloogiline ehitus. (Orig.)

raalnäärmete nimetust. Aktsessoorsetest sugunäärmetest puuduvad koeral vesikuloos- ja bulbouretraalnäärmed ning kassil ampullaar- ja vesikuloosnäärmed. Ampullaarnäärmed puuduvad kuldil või on siin nõrgalt arenenud. Eesnäärme seda osa, mis asetseb ureetra seinas uretraallihasest ümbritsetuna, nimetatakse hajutatud ehk dissemineerunud prostataks (*prostata disseminata* ehk *pars interna prostatae*), ja ureetra seinast väljaulatuvat näärmeosa prostata kehaks (*corpus prostatae* ehk



Joonis 209. Veise seemnepõiekese mikrolõik. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)
Korrapäratu kujuga näärme lõpposade vahel asetseb lihaskoerikas sidekude.

pars externa prostatae). Ruminantidel ja seal esineb prostata peamiselt dissemineerununa (ureetra seinas kaudaalses suunas kordkorralt õhenevat näärmekihti moodustavana) ja ureetra dorsaalsele pinnale ulatuv näärmekeha on siin hoopis väike. Pullil ümbritseb dissemineerunud prostata põie kaela läheduses 1,4—1,6 cm ja tagapool 7 mm paksuse kihina tupekujuliselt ureetrat 12 cm ulatuses. Näärmekiht on paksem ureetra dorsaalses seinas (joonis 207). Teistel koduloomadel esineb prostata peamiselt eesnäärme kehana, mis (uretraallihasest ees- ja väljaspool asetsedes) paikneb hobusel dorsaalselt, koeral aga ümbritseb ureetrat rõngjalt. Prostata hajutatud osa on neil hoopis nõrgalt arenenud ja seda moodustavad (Littre') näärmed asetsevad vaid limaskesta pindmises osas (prooprias). Vesikuloosnäärmed on inimesel

ja hobusel põisjad, teistel kompaktsed. Sagardunud bulbouretraalnäärmed on väljastpoolt kaetud uretraallihase paksenenud ja modifitseerunud lõpposaga — vöötkiuliste bulbokavernooslihastega.

Aktsessoorsed sugunäärmed on hargnenud, korrapäratult tubuloalveolaarsed näärmed, millede (välja arvatud hobuse põisiknäärmed ja ruminantide ning sea dissemineerunud prostata) sagarikkude keskel asetseb põisjas sekreedi varuruum (joonis 208 ja 209); viimasest väljuvad perifeerses suunas enamikus korrapäratu kujuga näärme-lõpposad; tsentraalselt algavad varuruumidest viimajuhad. Varuruumide ja näärme-lõpposade epiteel on ühekihiline iso- või batüprismaline (kastraatidel lame), kuid viimakäikudes võib epiteel esineda ka mitmekihilisena. Niihästi näärmete kihn (välja arvatud sea vesikuloosnäärmed ja pulli bulbouretraalnäärmed) kui ka nende interlobulaarne ja interstitsiaalne kude on silelihasekoerikas. Silelihasekoe kontraktsioonide abil tõukub ejakulatsiooni ajal välja paarituse vaheaegadel näärmetesse kogunenud (sperma plasmat moodustav) nõre. Peale bulbouretraalnäärmete leidub vanemate loomade lisasugunäärmetes sekreedi kondenseerumise teel tekkinud kontsentrilise kihistusega konkremente (*corpora amylacea*) ja kristalle.

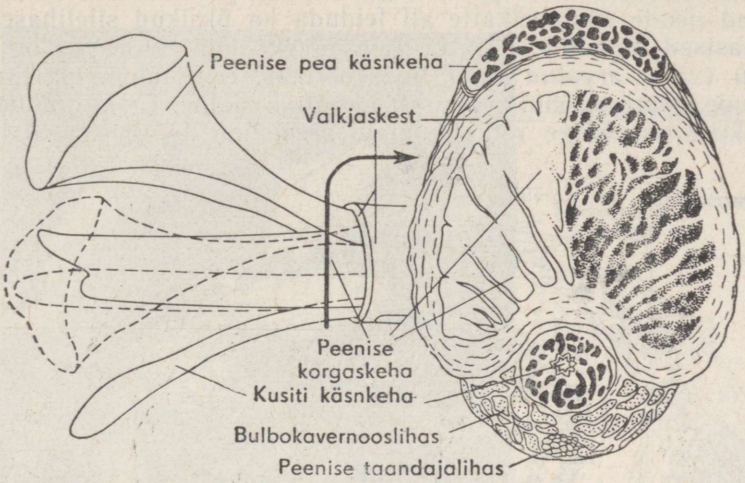
Lisasugunäärmete nõre. Spermoplasma, mis moodustab pullil 50—90% kogu sperma mahust ja mille ülesandeks on spermide transportimine, nende toitmine, spermidele sobiva keskkonna reaktsiooni säilitamine (fosfaatidest, bikarbonaatidest, valkudest ja tsitraatidest moodustatud puhvrite vahendusel) ning munandimanuse sabasse kokkukuhjunud spermide dispergeerimine, tekib munandimanuse juhas ja seemnejuha ampullides, eriti aga ureetraga seostunud lisasugunäärmetes.

Pullil tekib kõige rohkem sekreeti seemnepõiekestes. Siinsel sekreedil on (flaviinist tingitult) kollakas värvus ja ta sisaldab spermide poolt nende liikumise korral kasutatavat fruktoosi. Fruktoosi hulka spermas reguleeritakse testosterooni ja pankrease hormoonide vahendusel. Spermid oma fruktoosi ja galaktoosi energeetiliseks otstarbeks ei kasuta.

Prostata värvitu ja nõrgalt happelise reaktsiooniga (pullil pH 6,5) sekreet sisaldab vabade amiinohapete kõrval sidrunhapet ja tsinki. Bulbouretraalnäärmete alkaalne ja limane nõre, mis kogu spermoplasmast moodustab pullil 5—80%, eritub ejakulatsiooni puhul esmasena, puhastades ja alkaliseerides suguteid. Spermidele on ta aga sobimatu ja seepärast ejakulaadi väärtus väheneb koos bulbouretraalnäärme nõre hulga tõusuga. Sperma hankimisel lastakse bulbouretraalnõre ejakulatsiooni algul kõrvale tilkuda.

Peenis (*penis*)

Peenis, isaslooma paaritusorgan, koosneb: 1) peenise kehast, 2) kusiti peeniseosast koos selle käsn- ehk spongiooskehaga, 3) kavernoossest peenise peast ehk lukist (*glans penis*) ja 4) peenise lihastest (joonised 210 ja 211).



Joonis 210. Täku peenise tippu moodustavad korgas- ja käsnkeha eraldatuna külgvaates (vasakul) ja ristlõikes (paremal).

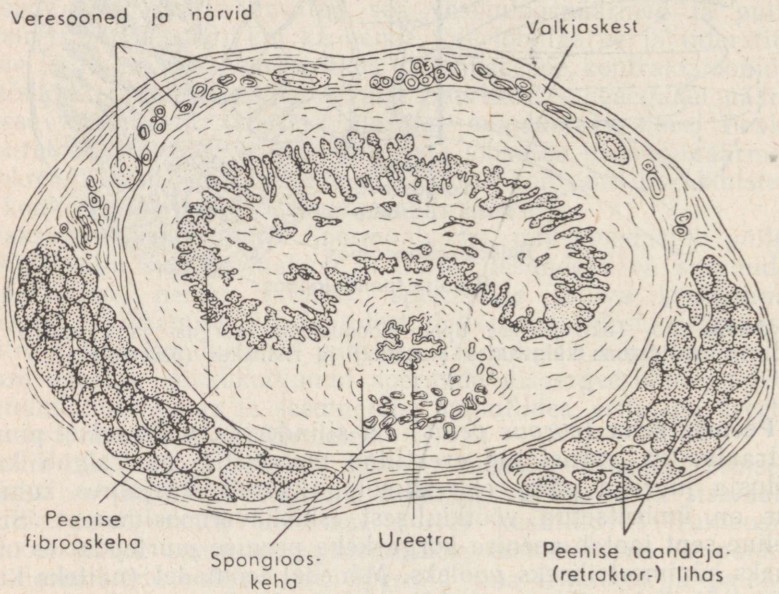
Peenise keha (*corpus penis*) on silinderjas, ventraalsel pinnal uretraalvaoga varustatud erektiilne moodustis, mis algab kahe kõõlusja juurega pära- ehk istmeluu kaarelt, kusjuures kumbki juur on ümbritsetud vöötkiulisest ishiokavernooslihasest. Sidekoeline sept jaotab peenise korgaskeha peenise juurtepoolses osas kaheks sümmeetriliseks pooleks. Mõnedel loomadel (näiteks kiskjalistel) leidub selles septis kõhr- või luukoeline moodustis (p e e n i s e l u u — *os penis*).

Struktuurilt koosneb peenise keha välisest v a l k j a s k e s t a s t ehk a l b u g i i n e a s t ja viimase sees asetsevast k o r g a s k e h a s t (*corpus cavernosum penis*).

Peenise keha albugiinea on suhteliselt paks, eriti peenise dorsaalses seinas. Ta koosneb õrna elastsete kiudude võrku sisaldavast kõõlusjast (kollageenkiulisest) sidekoest ja on seetõttu valge (valkjaskest). Lihasekiud siin puuduvad. Retraheerunud elastsete elementide tõttu on kollageensetel kiududel lõtvunud organis lainjas kulg; erektsiooni puhul nad õgvenduvad, võimaldades sel teel organi suurenemist nii pikkuses kui ka jämeduses. Albugiinea sisepinnalt algavad lamellaarsed isekeskis anas-

tomoseerunud septid või trabeekulid, mis (elastsete kiudude rohkus välja arvatud) oma ehituselt sarnanevad valkjaskestaga.

Korgaskeha moodustub verekapillaare asendavatest longitudinaalse paigutusega korrapäratutest (korkakujulistest) ruumidest, milledel iseseisev sein peale endoteelkatte puudub. Üksnes harva võivad nende endoteelkatte all leiduda ka üksikud silelihasekiud ja elastsed lamellid (pullil). Kavernidevaheline sidekude on seevastu (välja arvatud pull) lihaskoerikas, eriti täkul. Ka lihasekiudude suund on siin peamiselt longitudinaalne. Erektiilne kavernooskude on kõige rikkalikumalt arenenud täkul, nõrgalt aga

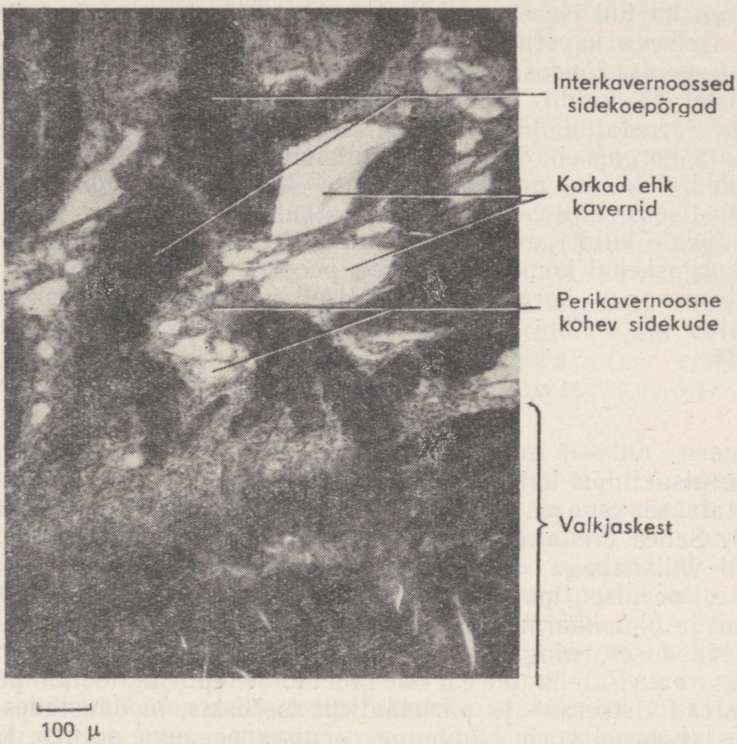


Joonis 211. Pulli peenise ristlõige. (Logani ja Tyleri järgi.) Suurendus umbes 5 korda.

isastel mäletsejalistel ja kuldil; viimastel on kavernooskeha peenise distaalses osas suurel määral asendunud sidekoelise fibrooskehaga (*corpus fibrosum*) ja peenis pikeneb siin eeskätt s-fleksuuri õgvenemise teel; kavernooskeha täitumine verega tingib peamiselt vaid pulli, jäära ja kuldi peenise jäigastumist siserõhu kasvu tagajärjel. Kavernooskeha ulatus langeb mäletsejalistel kokku ishiokavernooslihase ulatusega (joonis 212).

Kavernid on lõtvunud peenises pilujad, kuid nad avarduvad erektsiooni puhul.

Kavernooskeha varustavatel arteritel (peenise süva-arteri harud) on tugev lihaskest kogu selles ulatuses, kus arter kulgeb kavernooskeha naabruses. Seespoolsete tsirkulaarsete kiudude vastas esineb siin väljaspool longitudinaalsete kiudude kiht. Mainitud arterid varustavad pindmist kapillaaristikku, millest osa seostub ka kavernoosse süsteemiga. Hargnedes korgaskehasises-



Joonis 212. Pulli peenise korgaskeha ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)

tes põrkades, varustab osa artereid trabeekulite toitekapillaare, kuid teised (funktsionaalsed arterid) on ühenduses kavernidega. Viimaste väikesekaliibrilised harud on väänilise kuluga (tiguarterid, *aa. helicinae*) ja nad on sidekoe varal 2—10-kaupa omavahel kimpjalt või päsmjalt liitunud. Olles varustatud pikilihasekiududest ja epitelioidsetest rakkudest moodustunud sulgeseadistega, tõkestavad nad lõtvunud peenises verevoolu korgastesse, kuid avanevad erektsiooni puhul; erektsiooniga kaasneb ka tiguarterite õgvenemine. Korgaste valendikust voolab veri ilma kapillaaride vahenduseta otseselt edasi veenidesse. Korgaste juu-

rest algavad emissaarveenid moodustavad korgaskehasisese veenipõimiku. Siit kavernooskeha pinnale väljuvad veenid avanevad koos peenise peast tulnud veenidega peenise veenide dorsaalsesse põimikusse.

Kusiti peeniseosa koos seda ümbritseva spongiooskehaga oleme iseloomustanud ülal.

Peenise pea korgaskeha. Peenise korgaskeha tipp koos ureetraga on kaetud iseseisva, väljaspool peenise korgaskeha albugiineat asetseva kavernooskehaga, mis tingib inimesel, hobusel ja koeral peenise lõpposa (peenise pea ehk luki) kuju. Isastel mäletsejalistel ja kuldil asendab peenise pead õhukese kavernooskihiga varustatud tipukate. Väljastpoolt on peenise pea või tipukatte korgaskeha kaetud prepuutsiumi vistseraallehega. Tekkelt osutubki luki ja peenise tipukatte korgaskeha subkutaanseks moodustiseks. Ehituselt sarnaneb ta kusiti käsnkehaga ja on sellega (peale kuldi) osaliselt seostunud. Seevastu puudub peenise pea korgaskehal kommunikatsioon peenise korgaskehaga.

Peenise pea korgaskeha (võrdselt uretraalspongiooskehaga) varustub vastandina peenise kavernooskehale peamiselt venoosse verega.

Prepuutsium

Peenise tippu katvat ja teda väljastpoolt ümbritsevat nahka nimetatakse prepuutsiumiks ehk eesnahaks (*praeputium*). Selles eristatakse vahetult välisnahaks üleminevat ja ehituselt välisnahaga sarnanevat integumentaal- (nahk-) lehte, peenise tipu vastas seisvat parietaallehte, milles karvad ja nahanäärmed esinevad (peale hobuse) vaid preputsiaalava läheduses, ning peenist katvat karvadevaba ja näärmetut vistseraal- ehk peeniselehte. Preputsiaalõõne põhjas seostuvad vistseraal- ja parietaalleht isekeskis, moodustades seejuures (hobusel kõrge, lõtvunud peenises peaaegu peenise tipuni väljaulatuva) näärmeterikka (smegmat valmistava) ringkurru. Preputsiaalõõne põhjas ja parietaallehes (pullil ka tipukattes) leiduvad lümfifolliikulid.

Retseptoorsete seadistena esineb prepuutsiumi peeniselehes hulgaliselt lõppkolbe ja genitaalkehakesi; neist Krause lõppkolvid asetsevad kooriumi papillides ja genitaalkehakesed mõnevõrra sügavamal.

Skrootum

Munandeid väljastpoolt ümbritsevat, pullil, jääral ja täkul ingvinaalregioonis ja kuldil perineaalpiirkonnas asetsevat kaheõõnelist nahasopist nimetatakse skrootumiks ehk munan-

dikotiks (*scrotum*). Mõlemad (skrotaalsepti kaudu teineteisest eraldatud) vaginaal- ehk skrotaalõõned (*cavum vaginale* ehk *cavum scroti*) on koduloomadel kubemeavause (*ostium vaginale*) kaudu ühenduses kõhuõõnega. Inimesel seevastu vaginaaljätke kaelosa oblitereerub.

Peritoneum katab vaginaal-ühiskesta nimetuse all ka vaginaalõõsi ja vaginaal-päriskestana siin asetsevaid munandeid. Väike osa epidiidümisest ei ole kaetud vaginaal-päriskestaga, vaid on kõõlusja sidekoe (skrotaal- ehk epidiidümisesideme) varal seostunud skrootumi seinaga.

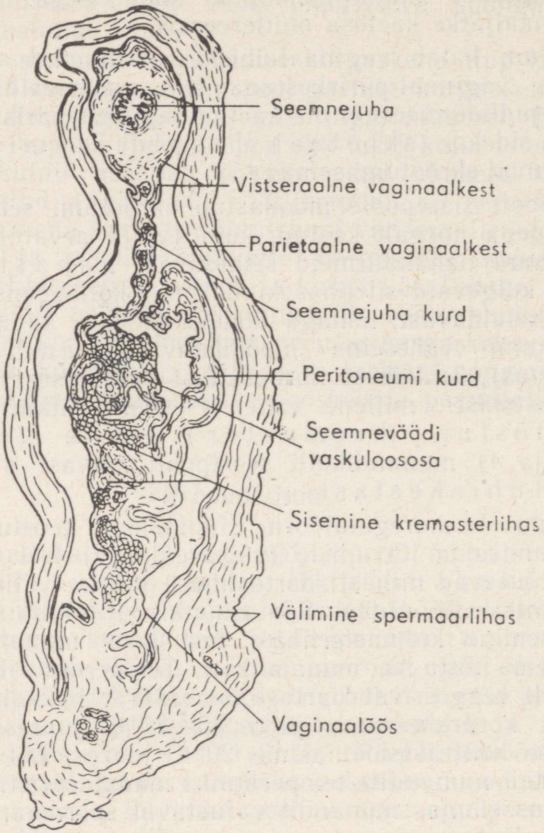
Väljastpoolt sissepoole moodustub skrootumi sein: 1) õhukesest, karvadega nõrgalt kaetud, kuid (välja arvatud kult) tugevasti arenenud nahanäärmeid sisaldavast nahast, 2) mitmesuunaliselt kulgevaid silelihasekiude ning kollageenseid ja elastseid kiude sisaldavast, nahaga koheva sidekoe kaudu seostuvast (ja skrootumi vaheseina moodustavast) dartoskestast (*tunica dartos*), 3) kahest fibrooskihist (välimisest ja sisemisest spermaarfastsiast), millede vahel asetseb vöötkiuline välimine munanditõstur- (kremaster-) lihas (*m. cremaster externus*), ja 4) munandikotti seestpoolt katvast seroos- ehk vaginaal-ühiskestast.

Skrootumi termoregulatoorne funktsioon teostub peamiselt tema kortsumise ja lõtvumise (väljavenimise) teel. Skrootum ja munandid tõusevad niihästi dartoslihase kui ka välimise kremasterlihase kontraktsiooni teel. Samasuunaliselt toimib seemneväädis asetsev sisemine kremasterlihas, sest koos munandiga tõuseb skrotaalsideme tõttu ka munandikott. Temperatuurile näib kõige tundlikumalt reageerivat dartoslihas. Jääral hakkab ta *in vitro* tingimustes kontraheeruma juba 35—37° C juures, saavutades maksimaalse kontraktsiooniastme 20° C juures. Lõtvunud skrootum soodustab munandite temperatuuri madaldumist. Oletatavasti toimib samas suunas munandit varustavat spermaararterit seemneväädis ümbritsev venoosne (pampiniformne) pleksus — kandes munanditest mõnevõrra jahtunud verd, jahutab mainitud pleksus teataval määral ka seda verd, mis spermaararteri kaudu alles munanditesse suundub.

Seemneväät

Seemneväät (*funiculus spermaticus*) moodustub veresoonte kimbust, soonte vahel asetsevast elastsete kiudude rikkast sisemisest kremasterlihasest ja vääti väljastpoolt katvast vistseraalsest peritoneumist (serooskestast); viimasest väljub eri kurd seemnejuha jaoks (*plica ductus deferentis*). Kogu seemneväät koos seemnejuha kurruga asetseb kõhuõõnega seostu-

vas vaginaalkanalis, olles väljastpoolt ümbritsetud parietaalsest peritoneumist ehk vaginaal-ühiskestast. Välimine kremasterlihas asetseb vaginaal-ühiskesta välispinnal (joonis 213).



Joonis 213. Täku seemneväädi ristlõige. (L o g a n i ja T y l e r i järgi.)

Erektsioon

Reflektoorsel teel (närvisüsteemi vahendusel) toimuvas peenise erektsioonis on eristatavad kaks faasi: 1) peenise pundumine verega täitumise tagajärjel ja 2) peenise jäigastumist tingiv pinge kasv erektiilse koe kontraheerumise tagajärjel.

Peenise korgaskeha täitub ühelt poolt arteriaalsete veresoonte (tiguarterite) avanemise ning dilatatsiooni (aktiivse hüpereemia) ja teiselt poolt vere äravoolu tõkestumise (passiivse hüpereemia)

kaudu; viimast tingib niihästi erigeerunud koe rõhk albugiinea vastas asetsevatele venoossetele veresoontele kui ka veenitüvede komprimeerimine ishio- ja bulbokavernooslihaste poolt vastu pära- ehk istmeluu serva. Kui koera erigeerunud peenise veenid peenise baasi kohal ligeerida, püsibki peenis jäigana, kuid kollabeerub kohe, kui veri pärast ligatuuri kõrvaldamist veenide kaudu välja pääseb. Lisaks nimetatud teguritele aitavad vere äravoolu tõkestada ka sulgeseadistega varustatud veenid.

Ometi ei piisa korgaskehade täitumisest verega veel peenise täielikuks erektsiooniks: kõikide veenide ligeerimine üksi veel lõplikku erigeerumist ei põhjusta. Lõplik jäigastumine teostub vaid erektiilse koe (silelihasekiudude) kontraheerumise tagajärjel, mis aga toimub siis, kui on lõppenud erektiilse koe täitumine verega.

Isaskusiti spongioos- ehk käsnkeha täitub peamiselt venoosse verega; erektsiooni korral avaneb kusiti valendik, mis hõlbustab sperma läbipääsu. Kõige viimasena ja kõige aeglasemalt jäigastub peenise pea venoosne käsnkeha.

Erektsioonirefleksi põhjustab peas asetsevate distantsi- (nägemis-, kuulmis- ja haistmis-) retseptorite (koeral aga ka peenise pea mehaaniline) ärritus. Siit kandub närviimpulss kesknärvisüsteemi kaudu seljaaju ristluuosas asetsevasse erektsioonitsentrumisse ning sealt 1., 2. ja 3. sakraalnärvi kaudu bulbo- ja ishiokavernooslihastesse, tingides nende kontraktsiooni. Samaaegselt tingib hüpogastrilisest närvipõimikust väljuvate kiudude kaudu kulgev erutus arteriaalsete veresoonte seina ja peenisetaandajalihase lõtvumist.

Ejakulatsioon

Ejakulatsioon (seemnepurse) — seemne väljutamine erigeerunud peenise kaudu emaslooma või kunstlikku tuppe — on keerukas reflektoorne protsess, milles kindlas ajalises järjestuses on kaastegevad väga mitmesugused organid. Lihaskesta või näärmetesiseste lihaskoeliste elementide kontraktsioon toob seemnerakud ja seemnevedeliku kusiti vaagnaossa, kust nad vöötkiulise uretraallihase tugevate kontraktsioonide varal peenise algusosse ning siit bulbo- ja ishiokavernooslihaste rütmiliste liigutustega peenisest välja tõugatakse.

Vastandina erektsioonirefleksile on ejakulatsioonirefleksi põhjustajaks eeskätt peenise pea otsene ärritus — tema kokkupuutumine teatavat rõhku avaldava sooja ja libeda pinnaga (mida arvestatakse sperma hankimisel kunstliku vagiina abil). Aga ka sel puhul on distantsiretseptorite ärritusel, eriti kui nad on kujundatud signaalideks (tingelisel refleksil põhinevateks ärritusteks), oluline kaasmõju.

Põhiline ejakulatsioonitsentrum asetseb seljaaju nimmeosas. Selle tsentrumi vigastamise korral kaob loomal ejakulatsiooni-

võime. Samuti kaob erektsioonivõime vastava sakraaltsentrumi vigastumisel.

Tuleb tähendada, et isassuguorganite talitlust reguleerivad tsentrumid asetsevad kesknärvisüsteemis mitmekorruseliselt. Spinaalsete tsentrumite kõrval eristatakse bulbaarset (piklikus ajus paiknevat), hüpotalaamilist ja kortikaalset (ajukooresisest) seksuaaltsentrumit. Mainitud kõrgemate seksuaaltsentrumite vigastustega kaasnevad väga mitmesugused isassuguorganite talitlushäired.

Lindude isassuguorganid

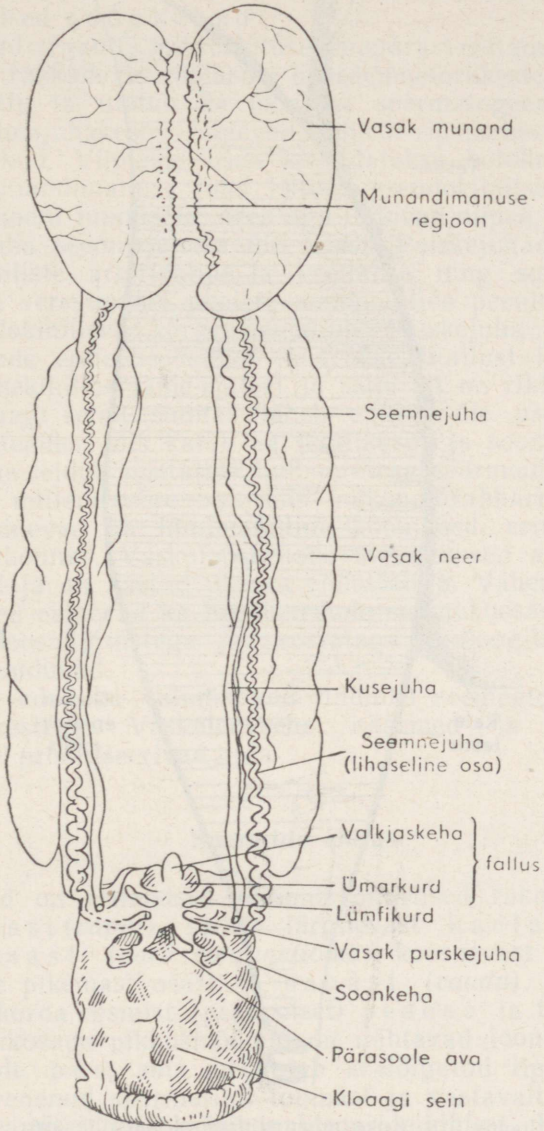
Oakujulised kollakad või valged pehme konsistentsiga munandid asetsevad lindudel (vastandina enamikule imetajatele) paarilise organina kereõõnes neerude kraniaalse otsa kohal, kinnitudes kõhuseinale lühikeste sidemetega. Paaritus- (sigimis-) sesoonil suurenevad munandid (eriti uluklindudel) mitmekordselt (joonis 214).

Munandeid kattev valkjaskest on lindudel väga õhuke ja ka munandite sees puudub sidekude septide või põrkade näol ning vastavalt sellele pole märgata munandite sagarikulist ehitust. Seemnetorukeste osalise anastomoseerumise tõttu ei ole nad (vastandina imetajate omadele) teineteisest isoleeritavad. Seemnetorukeste teedel esinevad jämenenud alad, mis vastavad seemnerakkude aktiivsetele sigimispaikadele.

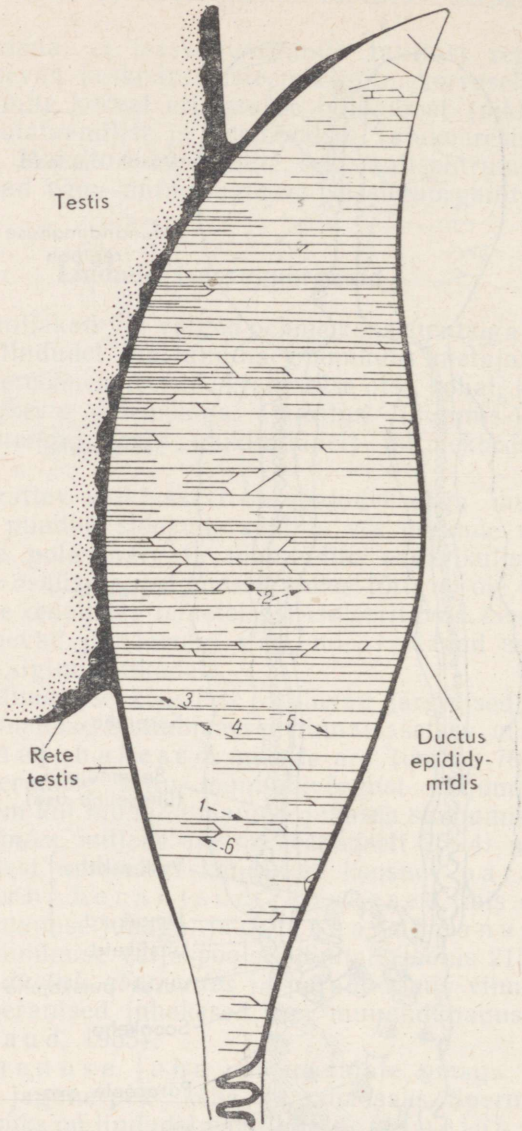
Kuke munandimanuse koostisse kuuluvad järgmised struktuurid: 1) munandimanuse testikulaarsel pinnal asetsev munandivõrk, 2) viimajuhakesed, millede arv (umbes 70) on osalise anastomoseerumise tõttu munandivõrgust väljumise kohas mõnevõrra suurem kui munandimanuse juhasse suubumise paigas, 3) *ductuli aberrantes,* millede arv on keskmiselt 25, 4) mõnevõrra väiksemaarvulistest umbsetest kanalitest koosnev paradiidümis, 5) Halleri aberantsed juhakesed, mis on seoses üksnes munandimanuse juhaga, ja 6) munandimanuse juha, mis asetseb epidiidümise väljaspoolsel pinnal (joonis 215). Ehituselt sarnanevad *ductuli aberrantes* ja paradiidümis viimajuhakestega, Halleri aberantsed juhakesed aga munandimanuse juhaga (Stoll ja Maraud, 1955).

Munandimanuse juha on imetajate omaga võrreldes väga lühike ega jagune pea-, keha- ja sabaosaks. Sperma peamiseks säilitusorganiks on lindudel vääniline seemnejuha. Ampullaarne osa seemnejuhal puudub. Kumbki seemnejuha seostub vahetult erektiilse ejakulatoorse (purske-) juhaga, mis eendub urodeumis (joonis 214).

Kuke rudimentaarne paaritusorgan fallus, mis koosneb tsentraalsest valkjaskehast ja lateraalsetest ümarkurdudest, asetseb kloaagi kranioventraalses osas. Kopulatoorse organi koos-



Joonis 214. Kuke suguorganid ventraalselt küljelt vaadatuna. (L a k e' i järgi.)



Joonis 215. Kuke munandimanuse kanalite süsteem poolskemaatiliselt. (S t o l l i ja M a r a u d järgi.)

1 — anastomoseerumata viimajuhake; *2* — anastomoseeruvad viimajuhakesed; *3* — *ductuli aberrantes*; *4* — paradiidümise juhakesed; *5* ja *6* — Halleri aberantsed juhakesed.

tisse kuuluvad peale selle veel ümarkurdude taga ja paiskejuhade ees paiknevad lümfikurrud ning urodeumi tagapiiri märgistavad erektiilsed soonkehad.

Mainitud organite mikroehituse omapärast esitame järgmist.

Sertoli rakkude tsütoplasma on seemnetorukestes väga rikkalik, mistõttu ta ulatub ka üksikute spermatogeensete rakkude vahele. Viimajuhakestes esinevad niihästi ripsmelised kui ka ripsmeteta rakud. Viimaste osas kirjeldatakse holokriinset sekretsiooni. Munandimanuse juha katvas pseudokihilises epiteelis ei ole sekretsiooni tunnuseid; need aga ilmuvad niipea, kui munandimanuse juha seemnejuhaks üle läheb. Paiskejuhad meenutavad oma vääniliste arterioolide ja veenulite ning subepiteliaalselt paiknevate veresiinuste poolest mammaalide peenist. Epiteel on siin pseudokihiliselt kõrgeprismaline. Paiskejuha välispinna ja lümfikurdude epiteelis leidub limarakke. Fallust katab väljastpoolt mitmekihiline lame-epiteel ja selle all on rikkalikult lihaskude; kloaagi seina suunas läheb epiteel üle pseudokihiliseks silinderepiteeliks, mis katab ka lümfikurde ja soonkehasid. Vaskulooskehas leidub imetajate bulbouretraalnäärmeid meenutavaid näärmeid, millede nõre on rikas mukopolüsahhariidide poolest. Samas esinevad ka lümfotsüütide koondised, eriti kusejuhade avade piirkonnas. Vaskulooskehade veresiinused asetsevad otse epiteeli all ja on kaetud üksnes endoteeliga. Vähem ulatuslikud veresiinused esinevad ka lümfikurdude submukoosas.

Vesikuloosnäärmetega ja prostataga analoogilised näärmed lindudel puuduvad.

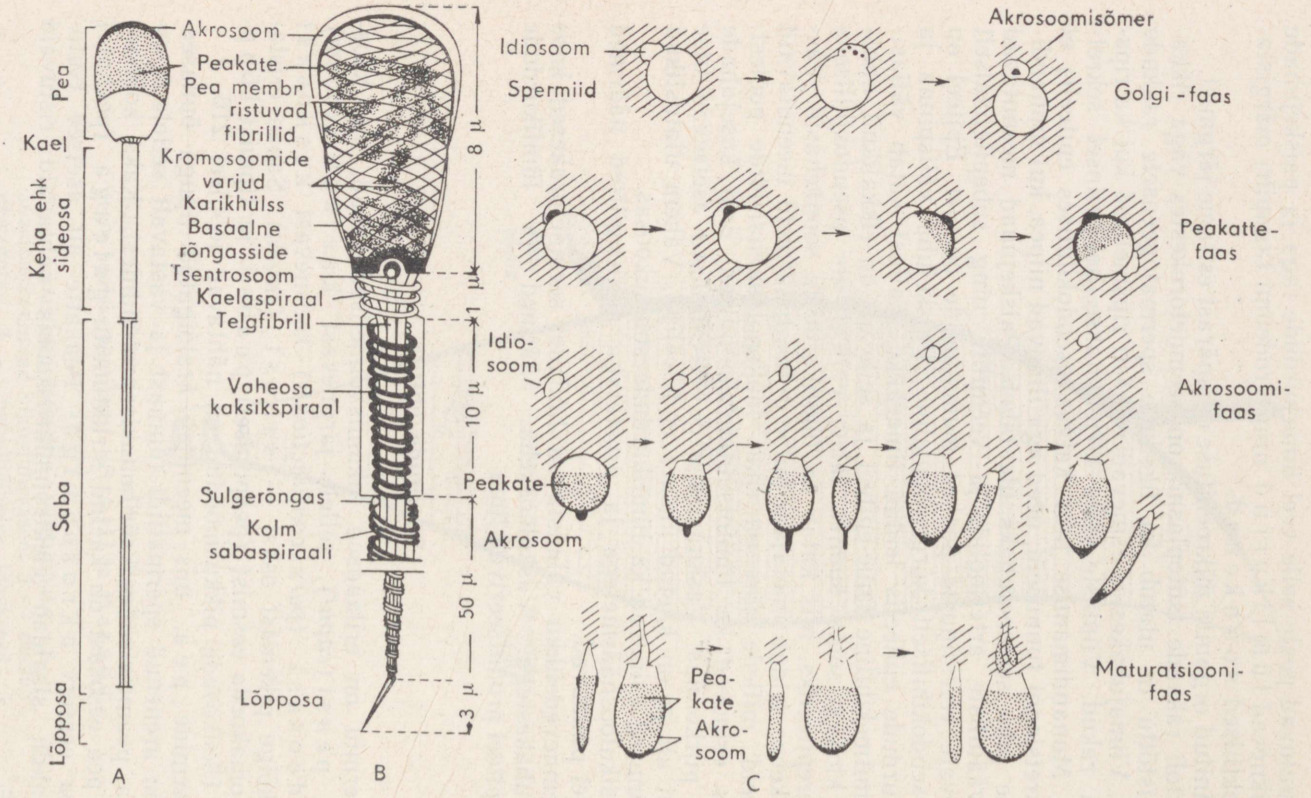
Seemnevedelikku valmistavad lindudel seemnetorukesed koos viimajuhakestega. Vaskulooskeha näärmed ja lümfikurdude katteepiteel produtseerivad lima.

Spermide ehitus

Spermid on erilaadsed liikumisvõimelised rakud, mis koosnevad peast (*caput*), sellele järgnevast kaelast (*collum*) ja sideosast (*pars conjunctionis*) koosnevast keskosast ning kõige pikemast osast — sabast (*cauda*). Sabas eristatakse omakorda eesmist (peapoolset) peaosa ja tipmist lõpposa. Üksikosade pikkusmõõdud on nähtavad joonisel 216.

Spermide pea, mis meenutab äralõigatud tipuga õunaseemet, on arenenud spermatiidi tuumast ja vastavalt sellele koosneb ta peamiselt desoksüribonukleoproteiididest. Kaks kolmandikku pea eesosast on kaetud struktuuritu galeaga (peakate) ja pea eesserv akrosoomiga. Peakatte all asetsev tsütoplasmakiht sisaldab elektronmikroskoobis nähtavaid ristuvaid fibrille.

Kael sisaldab kaks fibrillvääti, millest kumbki omakorda



Joonis 216. Spermatosoidi allosad (*A*), pulli spermatosoidi submikroskoopiline ehitus (*B*) ja jäära (ning pulli) spermiogeneesi faasid (*C*). (L a i n g i, B r e t s c h n e i d e r i ja C l e r m o n d' i ning L e b l o n d i järgi, ümber joonistatud.)

Joonise *C* osas tuleb kujutleda seemnetorukese valendikku üleval ja basaalmembraani all asetsevana.

koosneb neljast fibrillist ja mis on peaga seotud liigese varal. Fibrillvääte ümbritsevad spiraalkiud ja viimaseid ümbritseb kaelakraeks nimetatav membraan. Kaela keskel asetsev tsentriool moodustab sabatelje alguspunkti.

Oma kontraktiilsusega spermi liikumist põhjustav sideosa koosneb tsentraalsest telgniidist ja seda spiraalidena ümbritsevast kahest kiust. Viimased on tekkinud mitokondritest ja jagunevad pärast viljastumist uuesti üksikmitokondriteks. Sideosa ja saba vahel paikneb tsentrosoomist arenenud sulgerõngas.

Keskosast algav telgniit läbib ka kogu saba. Saba peaosas on telgniit omakorda ümbritsetud spiraalsest kolmikfibrillist. Saba lõpposas spiraalfibrillid puuduvad.

Spermid on väljastpoolt kaetud suure permeaablusega lipoproteiidmembraaniga.

Spermide ainevahetus

Tsütoplasma komponendid spermides peaaegu puuduvad ja ühenduses sellega on ka spermide energeetilised varud minimaalsed. Liikumiseks vajaliku energia hangivad spermid peamiselt glükolüütilise, vähemal määral aga ka respiratoorse ainevahetuse kaudu. Glükolüütiline ainevahetus toimub spermoplasmas leiduva (seemnepõiekestes moodustuva) fruktoosi arvel, selle muutudes piimhappeks, oksüdatiivne ainevahetus aga spermis endas leiduvate valkude ja lipiidide arvel. Aeroobsel hingamisel tekib vesinikülihapend, mis on tugev rakumürk ning mis osaliselt neutraliseerub spermides ja seemnevedelikus leiduva askorbiinhappe toimel.

Energiavarude nappuse ja mürgiste ainevahetusproduktide kuhjumise tõttu on liikuvate spermide eluiga väga lühike, kestes emassuguorganites maksimaalselt ainult paar päeva. Spermide iga saab pikendada nende ainevahetuse aeglustamisega, milleks rakendatakse eeskätt madalat temperatuuri.

Isassuguorganites püsivad spermid lipoproteiidsest kaitsemembraanist ümbritsetult liikumatuina, füsioloogilises anabioosis. Liikuma hakkavad nad pärast seda, kui nende lipoproteiidkate prostatanõres ära lahustub. Spermide edasiliikumise kiirus on optimaalses keskkonnas 5—6 mm minutis. Nendele on omane liikuda voolule vastassuunas.

Spermatogenees

Spermatogenees algab isasloomal puberteedi ajal, kuldil ja jääral umbes 150-päeva vanuselt, pullil ja täkul pärast 200-päevast vanust. Esimese järgu spermatotsüüdid ilmuvad seevastu

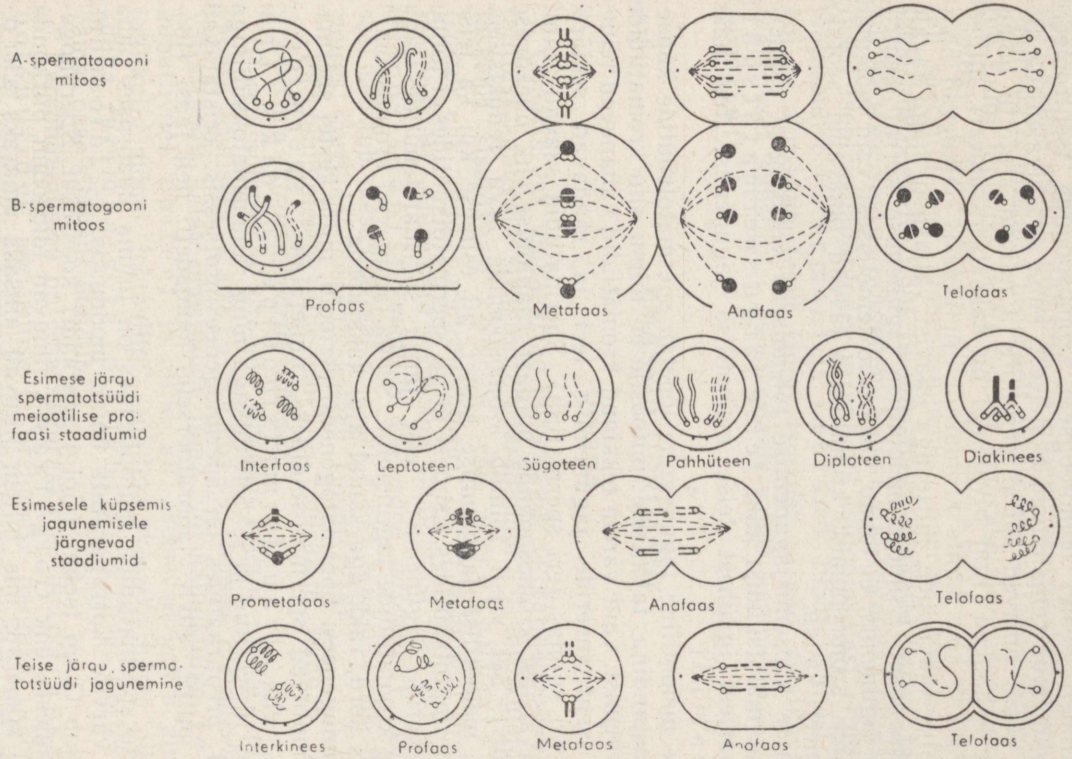
märgatavalt varem, pullil ja jääral kolmanda kuu algul ja kuldil pärast 80-päevast vanust. Puberteedist alates toimub spermatogenees pidevalt kuni looma sigitusvõime lakkamiseni. Seejuures muutuvad (sõltuvalt looma vanusest ning söötmis- ja pidamistingimustest) ainult spermatogeneesi intensiivsus, spermide väärtus ja munandite hormonaalne talitlus (joonis 192).

Isassugurakkude arenemise lähtematerjaliks ehk tüvirakkudeks on seemne vääntorukeste basaalmembraani naabruses paiknevad spermatogoonid. Osa nendest, mis jagunedes moodustavad omataolisi, nimetatakse A-spermatogoonideks, ja teist osa, mille tütarrakud alustavad spermatogeneesiteed, B-spermatogoonideks.

Jääral iseloomustub spermatogoonide A-tüüp vähema esinemise sagedusega, ellipsoidse tuumaga, tolmja kromatiiniga ja ühe tuumakesega. B-spermatogoonid on ümara tuumaga ning sisaldavad jämedasõmeralist kromatiini ja 2—3 tuumakest. Kumbagi tüüpi ühendavad vahepealsed siirdevormid. A-spermatogoonid jagunevad kaks korda, kusjuures pooled tekkinud rakkudest säilitavad endise kambiaalse ilme, teine pool rakkudest aga kujuneb B-spermatogoonideks. B-spermatogoonid jagunevad spermatogeneesitsükli lõpul ja uue tsükli algul kolm korda, kujunedes seejärel kasvavateks esimese järgu spermatsüütideks. Seega tekib igast tüvispermatogoonist (jääral) 16 esimese järgu spermatotsüüti. Igast esimese järgu spermatotsüüdist moodustuvad küpsemisjagunemise tulemusena 4 spermatiidi ja viimastest igaühest üks sperm ehk spermatosoid. Spermatosoidide areng tüvispermatogoonist kestab erinevatel andmetel 20—50 päeva.

Pullil on A- ja B-spermatogoonid interkineesi ajal ühetaolised 12-mikronise diameetriga, ümarat peenesõmeralist tuuma sisaldavad rakud, mis aga mitoosi ajal üksteisest märgatavalt erinevad (Knudsen ja Bryne, 1960). Nii ühes kui teises toimuvaid mitoosiaegseid muutusi näitab skemaatiliselt joonis 217. A-spermatogoonides säilitavad kromosoomid kogu mitoosi ajaks pulgataolise kuju, kuid B-spermatogoonides muutuvad kromosoomid profaasi lõpul kerajaks; B-spermatogoonid ise kasvavad profaasi ajal kuni 23-mikronise diameetriga rakkudeks. B-spermatogooni jagunemisel tekivad kaks esimese järgu (ehk primaarset) spermatotsüüti (pullil umbes 14-mikronise diameetriga rakud). Esimese järgu spermatotsüüdid teevad läbi esimese meiootilise jagunemise, mis algab pika ja keeruka profaasiga. Meiootilises profaasis eristatakse kromosoomide kuju ja paigutuse alusel leptoteen-, sügoteen-, pahhüteen-, diploteen- ja diakineesistaadiumi ning alles neile järgnevad meioosi teised faasid. Sügoteenstaadiumis tekivad homoloogsete kromosoomide paarid (bivalendid) ja pahhüteenstaadiumis jagunevad kromosoomid pikuti pooleks.

Nii pahhüteen-, sügoteen- kui ka diploteenstaadiumis on kro-



Joonis 217. Veise spermatogeneesi faasid. (Knudseni ja Bryne järgi.) Suurendus 2000 korda.
Lihtsuse pärast on skeemil kujutatud ainult homoloogsete kromosoomide kahte paari.

mosoomid oma tsentromeere sisaldavate otstega orienteerunud raku tsentri suunas, olles samas koondunud rakutuuma ühele poolele. Sellise kujuga kromosoomide pilti nimetatakse buketiks. Buketistaadiumis jääb tuuma üks külg struktuurituks.

Diakineesi kestel homoloogsete kromosoomide tsentromeere sisaldavad tipud eemalduvad üksteisest, kuna aga bivalentide distaalsed otsad püsivad spiraliseerunult ja näivad seetõttu homogeensete kehadena. Igal bivalendil on kaks tsentromeeri, millest kumbki hoiab koos kahte kromatiidi. Metafaasis paiknevad bivalendid piki käävikiude, mitte aga käävist väljaspool nagu tavalisel jagunemisel. Esimese meiootilise jagunemise korral tsentromeeride jagunemist ei toimu, lahkuvad teineteisest vaid mõlemad bivalentide kromosoomid; kromatiidid jäävad omavahel seotuks tsentromeeri kaudu.

Esimese küpsemisjagunemise tulemusena tekib igast esimese järgu spermatotsüüdist kaks teise järgu spermatotsüüti ja viimastest igaühest teise meiootilise jagunemise teel kaks spermatiidi.

Teine meiootiline jagunemine lõpetab spermatotsüütide küpsemise. Vastandina tavalisele mitoosile ei toimu siin kromatiidide pikijagunemist, vaid varem tekkinud kromatiidid vabanevad teineteisest tsentromeeride jagunemise teel ja rändavad seejärel kumbki eri suunas (eri spermatiidi). Spermatiidid saavad ainult poole tavalisest kromosoomide hulgast (haploidse ehk ühekordse garnituuri). Sel viisil toimub kromosoomide arvu reduktsioon mõlema meiootilise jagunemise kestel, nii esimese kui ka teise järgu spermatotsüütides. Esimese järgu spermatotsüütides ei toimu tsentromeeride jagunemist, teise järgu spermatotsüütides aga jääb ära kromatiidide jagunemine. Seega jagunevad kromosoomid vaid üks kord, rakk aga samal ajal kaks korda.

Spermiogenees. Spermatogeneesi perioodi, mille kestel spermatiidid muutuvad spermatosoidideks, nimetatakse spermiogeneesi- ehk transformatsiooniperioodiks. Orthi vedelikus fikseeritud ja PAS-tehnikaga ning raudhematoksüliiniga värvitud preparaatides on spermiogeneesiprotsessis eristatavad (jääral, pullil, ahvil, laboratoorsetel loomadel) neli faasi (joonis 216).

Noorte spermatiidide tsütoplasmas on tuuma naabruses näha nõrgalt värvuv korrapäratult ümar moodustis — idiosoom, mis kuulub Golgi tsooni (Golgi aparaadi) koosseisu. Spermiogeneesi esimeses ehk Golgi faasis ilmuvad idiosoomi piirkonda väikesed sõmerad, mis hiljem liituvad ainsaks ümaraks akrosoomsõmeraks. Teises, peakattefaasis akrosoomsõmer suureneb, lamestub servadelt ja katab aegamööda kuni poole tuuma välispinnast vihmavarjutaolise peakattega. Samal ajal lahkub idiosoom akrosoomsõmerast, asudes iseseisvana tuuma vastasküljel tsütoplasmasse. Kolmandas ehk akrosoomifaa-

sis akrosoomsõmer koos peakattega orienteerub seemnetorukese basaalmembraani suunas, tuum liigub tsütoplasmas vastu rakumembraani ja tsütoplasma koguneb seemnetorukese valendiku poole. Samal ajal muutub akrosoomsõmer suurenedes akrosoomiks, mis esmalt pulkjana ja hiljem teravakoonuselisena tuuma tipult välja ulatub. Üheaegselt akrosoomi väljakujunemisega muutub tuum lapikuks ja 3/4 temast ümbritsetakse peakattest (*galea capitis*). Küpsemis- ehk maturatsioonifaasis lõpetab spermiid oma ümberkujunemise spermatosoidiks. Akrosoom lamestub peakatte tipul (moodustades peakatte harja) ja nii ühe kui ka teise värvus nõrgeneb. Samal ajal toimuvad olulised muutused tsentrioolaparaadis ja enamik tsütoplasmast eraldub spermatosoidist (Clermont ja Leblond, 1955). Niihästi peakate kui ka akrosoom tekib Golgi tsoonist ja nad sisaldavad PAS-reaktiivset substantsi (süsivesikute-valgu kompleksi — akrosomiini).

EMASSUGUORGANID

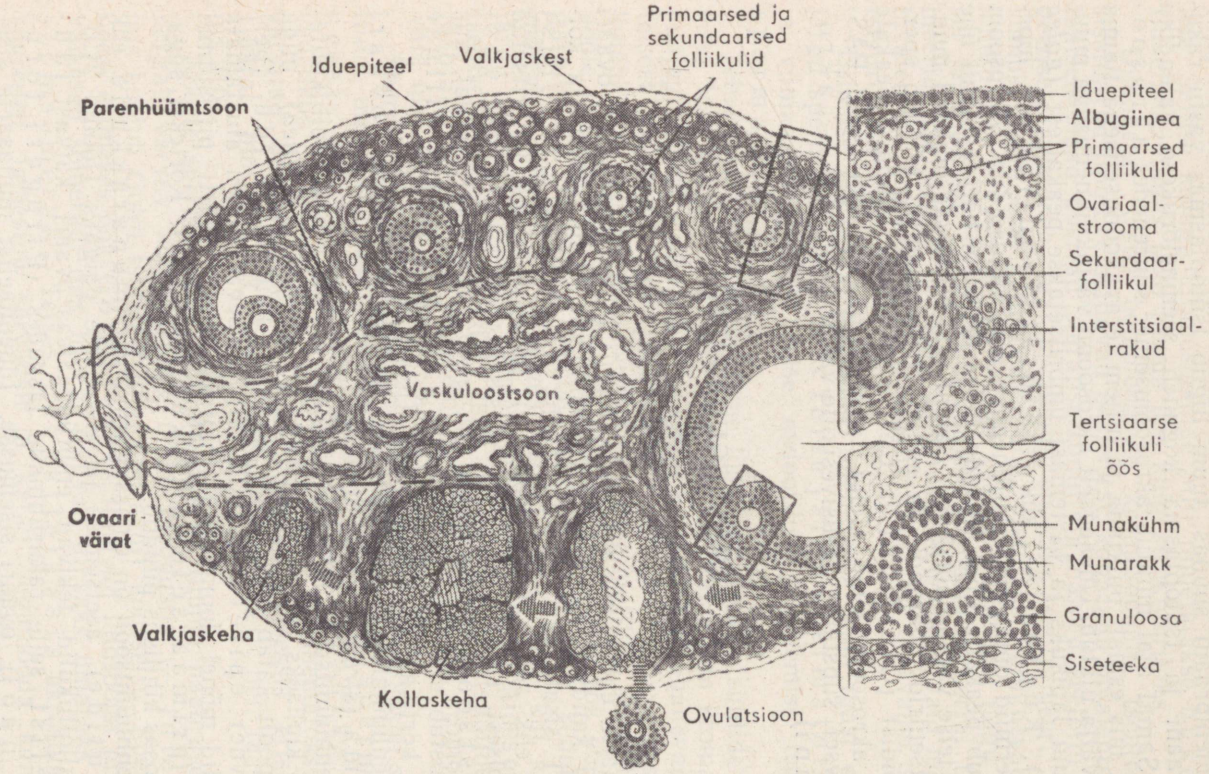
Ovaarid

Ovaarid ehk munasarjad koosnevad: 1) väljaspoolsest, ovaari talitlust kandvaid struktuure (parenhüümi — folliikuleid ja kollaskehi) sisaldavast koorest ehk parenhüümtsoonist (*cortex* ehk *zona parenchymatosa*) ja 2) eelmisest ümbritsetud seespoolsest, suuremaid veresooni sisaldavast säsist ehk vaskuloostsoonist (*medulla* ehk *zona vasculosa*). Kohal, kus säsi seostub mesovaariga, s. o. ovaari väratiehk hiiluse juures, kortikaalsubstants katkeb (joonis 218).

Parenhüümielementide-vaheline sidekude kannab ovaari strooma (*stroma ovarii*) nimetust.

Parenhüümtsooni strooma tiheneb organi pinnal folliikulitevabaks kiuliseks valkjaskestaks (*tunica albuginea*), mida väljastpoolt katab ühekihiline lame- või kuubikuline idu- (germinatiivne) epiteel ja mille all asetsevad kasvu alustamata folliikulid mõnel loomaliigil (näiteks kassil) hästi piiristunud kihina (primaarsete folliikulite kiht). Korteksi sügavamas osas kihilisus puudub.

Parenhüümtsoon on emassugurakkude (munarakkude ehk ootsüütide) asetsemise ja arenemise paigaks (joonis 219). Ovariaalfolliikulid tekivad embrüonaaleas ovaari katvast iduepiteelist, selle rakurühmade laskudes (Pflügeri torukeste näol) ovaari sisemusse. Iduepiteelist munasarja sisemusse rännanud rakkude rühmast kasvab üks munarakuna suuremaks, jäädes stroomast eraldatuks naabruses leiduvate kaaslaste poolt moodustatud folliikuliepiteeli kaudu. Ootsüüt ühes



Joonis 218. Munasarja ehituse skeem. (Orig.)
Nooled osutavad arenguliste muutuste suunale. Sirgjoontega piiratud alad on kujutatud joonise paremal serval tugevamalt suurendatuina.

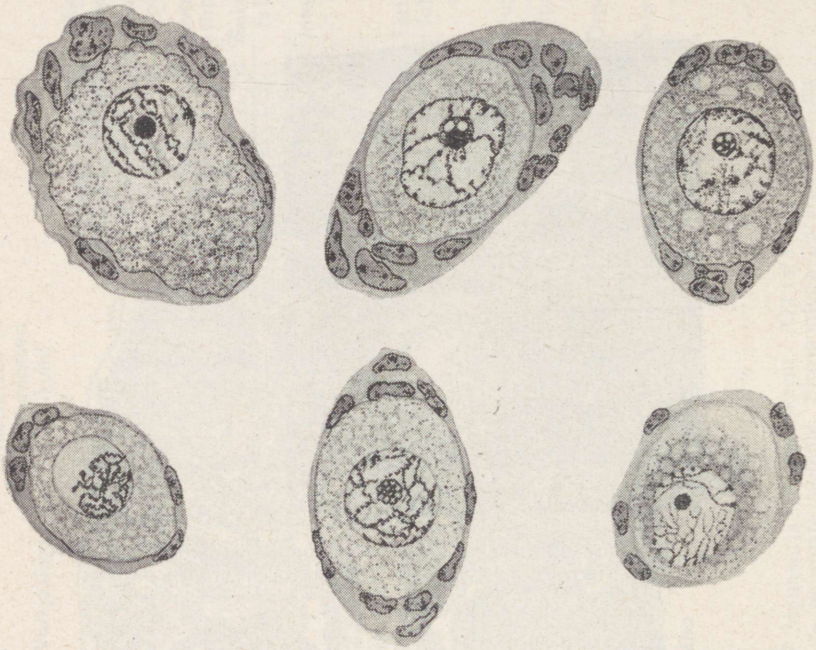
teda ümbritsevate epiteeli- (ja strooma-) rakkudega moodustab ovariaalfolliikuli. Paralleelselt munaraku arenguga kasvab ja muutub ka kogu folliikul. Arengufaasile vastavalt eristatakse munasarjas primaarseid, sekundaarseid ja tertsiaarseid (põis- ehk Graafi) folliikuleid.



Joonis 219. Kassi munasarja parenhüümtsooni histoloogiline ehitus. Mikrofoto. Suurendus 150 korda. (Orig.)

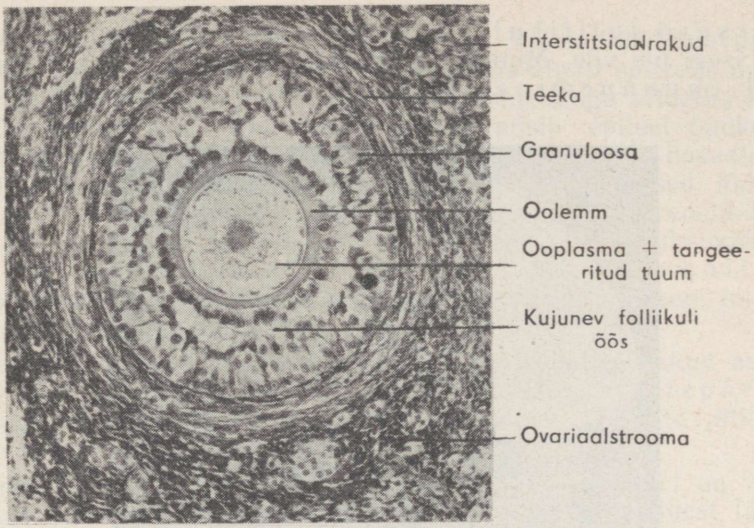
Ovariaalfolliikulid. Primaarfolliikulid on kõige nooremad ja kõige väiksemad ning nende asend on kõige pindmisem. Nad koosnevad ümarast munarakust ja seda ümbritsevast õhukesest ühekihilisest epiteelist (joonis 220). Primaarfolliikuleid leidub ovaaris teistega võrreldes kõige rohkem (põrsastel ja vasikatel kuni mitusada tuhat; looma vananedes nende arv pidevalt väheneb). Arvatavasti tuleb neil edasist arenemisvõimalust oodata väga kaua (aastaid) ja seepärast nimetatakse neis leiduvat munarakku soikuvaks ootsüüdiks. Sellest alates, kui munarakk hakkab suurenema ja teda ümbritsev epiteel paksenema ning kihistuma, kannab folliikul sekundaarse folliikuli ja munarakk kasvava ootsüüdi nimetust. Arenev munarakk omandab sekundaarfolliikulis peaaegu lõpliku suuruse ja kattub väljastpoolt läbipaistva elastse membraaniga — oolemmiga (*oolemma* ehk *zona pellucida*). Arenedes sekundaarfolliikulid kaugenevad munasarja pinnast. Kui edasisel arengul koguneb folliikuliepiteeli vedelikku, siis nimetatakse folliikulit tertsiaarseks. Et tertsiaarses folliikulis munaraku enda kasv enam oluliselt ei muutu, võib munarakku siin nimetada täiskasvanud ootsüüdiks. Põisfol-

liikul saavutab lõpliku suuruse vaid innaajal ehk östraalperioodil, mil nende läbimõõt ulatub lambal 0,7 cm, seal 1 cm, lehmal 1,5 cm ja märal kuni 7 cm. Suuremad põisfolliikulid eenduvad ovaari pinnal.

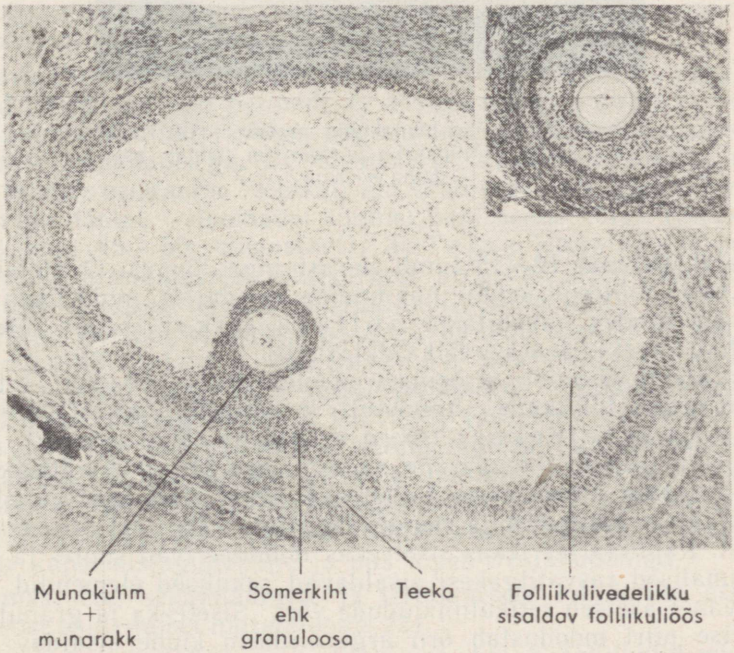


Joonis 220. Koduloomade primaarsed ovariaalfolliikulid. (G. Tehveri järgi.)
Ülemises reas vasakult paremale kassi, koera ja sea ning alumises reas veise, lamba ja hobuse primaarne folliikul.

Tertsiaarse ehk põisfolliikuli sein koosneb väljaspoolsest sidekoekihist — teekast (*theca folliculi*) — ja seespoolsest folliikuliepiteelist, mida siin tavaliselt nimetatakse granuloosaks (joonised 221 ja 222). Viimasest ümbritsetuna moodustab munarakk folliikulivedelikuga (*liquor folliculi*) täidetud folliikuliõõnde ulatuva munakühmu (*cumulus oophorus*), mis avatud folliikulis on hoolsal vaatlemisel nähtav ka varustamata silmaga (kõrgus 200—300 mikronit). Munakühm sisaldab ainult ühe munaraku (joonis 223), munakühme võib aga ainsas folliikulis üksikuil liikidel leiduda ka kaks või rohkem. Enamikul koduloomadel on folliikulid ainumunalised ehk uniovulaarsed ja ainult kassil ja koeral leiame mitmemunalisi ehk polü- (pluri-, multi-) ovu-

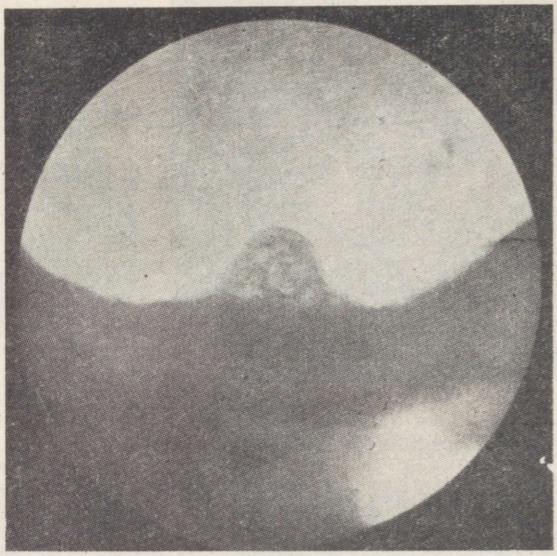


Joonis 221. Kassi noor (kujunev) tertsiaarne ovariaalfolliikul. Mikrofoto. Suurendus 165 korda. (Orig.)



Joonis 222. Koera tertsiaarse ehk Graafi ja (paremal ülal) sekundaarse ovariaalfolliikuli mikropilt. Mikrofoto. Suurendus 100 korda. (G. Tehveri järgi.)

laarseid folliikuleid, milledes ootsüütide arv võib ulatuda isegi üle viie. Munarakk vabaneb folliikulist viimase lõhkemisel (munanemine ehk ovulatsioon) loomadel ainult



Joonis 223. Veise munakühm profiilis. (G. Tehveri järgi.) Munaraku piirjoon on nähtav heledama sõõrina.

innaajal (lehmal 10—15 tundi pärast inna lõppu). Ovulatsiooni järel tekib folliikuli kohale uus umbne moodustis, mida tema värvust arvestades nimetatakse kollaskehaks (*corpus luteum*) (lambal, kitsel ja seal noorelt valkjashall).

Folliikuli välimine, stroomast pärinev kest — teeka — tekib sekundaarses folliikulis. Arenenult koosneb ta kahest kihist — välis- ja siseteekast (*theca externa* ja *theca interna*). Nendevaheline piir on ebamäärane, samuti nagu üleminek välisteekast ümbritsevasse stroomasse. Välisteeka moodustub kontsentriliselt paiknevatest kiududest ja nendevahelistest vähestest stroomarakkudest. Kapillaariderikkas siseteekas domineerivad suure- ja heledatuumalised rasvatilgakesi sisaldavad rakulised elemendid, millede vahel asetseb retikuliinkiudude võrk. Siseteeka ja granuloosa vahelise piiri moodustab õrn argürofiilseid kiude sisaldav piirkiht — basaal- ehk klaasmembraan.

Granuloosa esineb folliikuliepiteelina juba primaarfolliikuleis. Sekundaarfolliikuli staadiumis kihistub epiteel ja ta rakud

muutuvad silindriliseks või polügonaalseks. Kui folliikul saavutab kasvades umbes 300-mikronise diameetri, siis algab epiteelis märgatav sekretsioon, mis põhjustab folliikulivedelikuga täidetud folliikuliõõne tekkimise. Ühenduses sellega püsib epiteel õhukese kihina (granuloosana) vaid folliikuli seinal. Granuloosa basaalsed rakud on tavaliselt silindrilised, seespoolsed polügonaalsed. Mõnikord (eriti küülikul) leiduvad granuloosarakkude vahel vedelikuga täidetud vakuoolid, mis on ümbritsetud radiaalselt paiknevatest rakkudest (Call-Exneri kehakesed ehk vakuoolid). Kasvava folliikuli granuloosa sisaldab hulgaliselt mitoose; folliikuli täiskasvamisel nende hulk väheneb.

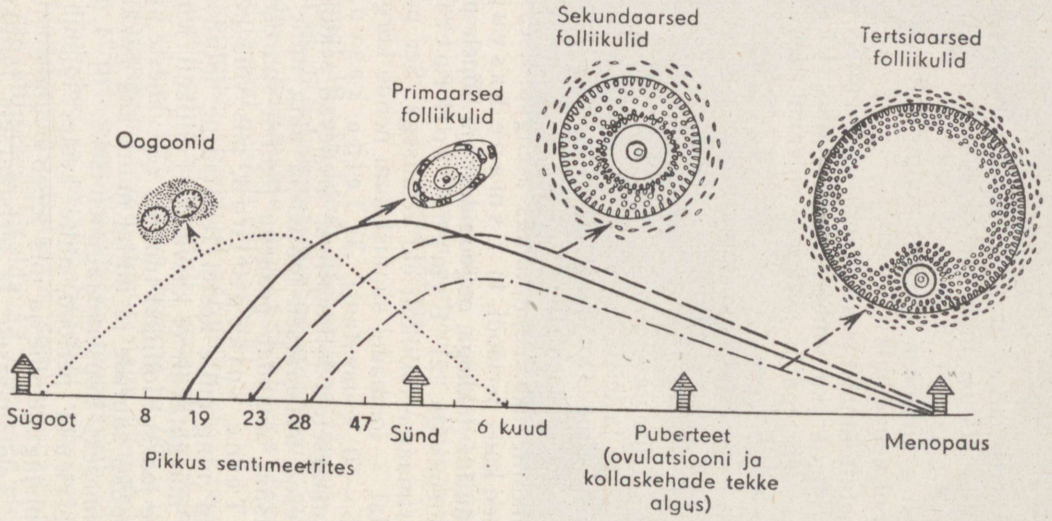
Ootsüüti vahetult ümbritsevad silindrilised epiteelirakud asetsevad kodarjalt munaraku ümber, moodustades kiirtepärja (*corona radiata*). Kiirtepärja rakkude oolemmi läbivate jätkete kaudu munarakk toitub.

Munakühmus asetsev täiskasvanud kerajas ootsüüt on väljastpoolt kaetud läbipaistva painduva, arvukatest pooridest läbitud kilega — oolemmiga, mille paksus kõigub 9—14 mikroni piirides. Ootsüüdi tsütoplasmal — ooplasmal — on rebuterakeste, rasvatilgakeste ja teiste inklusioonide sisalduse tõttu mikrolõigus granulaarne ilme. Ootsüüdi tuum (idupõieke, *vesicula germinativa*) paikneb ekstsentriliselt.

Ovariaalfolliikulite üksikasjalikumas arenguprotsessis on eristatavad järgmised kuus perioodi. 1) Esmane kasvuperiood, mis algab ootsüütide tekkega oogoonidest ja lõpeb primaarsete folliikulite kujunemisega. 2) Esmane soikeperiood, mis kokku langeb primaarse folliikuli elu kestusega. See periood võib kesta mitu aastat — loomadel sünnist kuni nende kõrge vanuseni (naisel kuni 45.—50. eluaastani). 3) Teine kasvuperiood, mille kestel primaarsetest folliikulitest arenevad sekundaarsed ja viimastest väikesed tertsiaarsed folliikulid ning mille kestel esimese järgu ootsüüt omandab peaaegu lõpliku suuruse ja kattub oolemmiga. 4) Teine soikeperiood, mis võib kesta kuusid või isegi aastaid ning mille kestel tertsiaarne folliikul ja temas asetsev ootsüüt märgatavalt ei kasva. 5) Folliikuli küpsemisperiood, mille jooksul folliikul tundide või väheste päevade kestel omandab lõpliku suuruse ja millal munarakk hakkab end ette valmistama esimeseks küpsemisjagunemiseks. 6) Lõhkemisvalmis folliikuli periood, mille kestel toimub munaraku esimene küpsemisjagunemine ja mis lõpeb ovulatsiooniga.

Primaarsete, sekundaarsete ja tertsiaarsete folliikulite esinemise seost eaga naisel näitab joonis 224.

Lehmal ja märal ilmuvad tertsiaarsed ehk põisfolliikulid munasarjades intrauteriinse arengu teisel poolel, lambal viimasel embrüonaalsel kuul ja seal teisel kuul pärast sündi.



Joonis 224. Ovariaalfolliikulite eri arenguastmete esinemine naise ontogeneesi kestel. (S a u r a m o andmetel koostatud skeem.)

Ovulatsioonieelsed muutused ovaaris. Ovulatsiooniks nimetatakse munaraku vabanemist ovariaalfolliikulist. Muutused, mis toimuvad enne ovulatsiooni, esinevad kõige ilmekamalt ovariaalfolliikuleis ja avalduvad siin: 1) folliikulite lõplikus ja kiires suurenemises folliikulivedeliku hulga kasvu tagajärjel, 2) munakühmu rakkude osalises eraldumises üksteisest, mille tagajärjel munaraku seos folliikuli seinaga lõtvub või mõnel puhul hoopis katkeb juba enne ovulatsiooni, 3) granulooskihi rakkude analoogilises eraldumises üksteisest ja 4) siseteeka rakkude muutumises epitelioidseks.

Mõned tunnid kuni vähesed päevad enne ovulatsiooni toimub ovariaalfolliikulite lõplik kasv ja küpsemine.

Kiire kasvuga kaasnevad lõhkemiseelses folliikulis munaepiteeli morfoloogilised muutused. Munakühmu moodustav epiteel sarnaneb varemalt granuloosaga, kuid inna kestel muutuvad siinsete rakkude tuumad püknootiliseks, väiksemaks ja kromatiinirikkamaks, rakkude vahele ilmub vedelik ja rakud seostuvad isekeskis üksnes peente tsütoplasmaliste jätkete kaudu. Tihedamalt seostuvad isekeskis vaid munarakku vahetult ümbritsevad kiirtepärja rakud. Veidi hiljem toimuvad analoogilised muutused ka granuloosarakkudes. Kirjeldatud pilt sarnaneb degeneratiivsete muutustega, kuid ometi kujunevad samad rakud mõni päev hiljem kollaskeha moodustavateks luteiinrakkudeks. Granuloosarakud, mis varem võtsid osa innahormooni ehk *follikuliini* (*östrogeeni*) valmistamisest, lähevad üle uude kvaliteeti, hakates produtseerima *progesterooniks* ehk *gestageeniks* nimetatavat rasedushormooni.

Edasiseks folliikuli lõhkemiseelseks tunnuseks on siseteeka käävjate rakkude kujunemine epitelioidseks: nende tuum muutub vesikulaarseks ja rakukeha suureneb. Sellistena moodustavad nad selge epiteeli meenutava kihi granuloosa ja välisteeka vahel. Eriti karakteerne on mainitud muutus seal, kel on tugev siseteeka.

Lisaks loetletud muutustele kasvavad seal ja arvatavasti ka teistel loomadel viimasel ovulatsioonieelsel päeval siseteekast munakühmu kohal granulooskihti üksikud (2—3) verekapillaaride lingud.

Ovulatsioon. Eristatakse *spontaanset ovulatsiooni*, mis toimub paaritusest sõltumatult ja on omane kõikidele põllumajandusloomadele, ja mittespontaanset ehk *provotseeritud ovulatsiooni*, mis toimub ainult paarituse või emaslooma (vagiina või emakasuudme) kunstliku ärrituse tagajärjel (omane kassile ja küülikule). Küülikul ovuleeruvad ovariaalfolliikulid 10—18 tundi ja kassil 30—48 tundi pärast paaritust. Spontaanne ovulatsioon ilmub tavaliselt inna lõpul (märal 1—2 päeva enne inna tunnuste kadu, utel ja emisel 24—48 tundi pärast inna algust) või mõni tund pärast inna tunnuste kadumist (lehmal 10—15 tundi pärast inna lõppu). Vastavalt ühe innaaja kestel ovuleeru-

vate folliikulite arvule eristatakse monovulatoorseid (lehm, mära), bi- või triovulatoorseid (utt) ja polüovulatoorseid loomi (emis, koer, kass jt.). Ovulatsiooni puhul vabanenud munarakkude arv on pesakonna suuruse peamiseks määrajaks: järglaste arv pesakonnas ei saa ületada innaajal vabanenud munarakkude arvu, välja arvatud vaid üksikud nn. uniovulaarsete ehk identsete kaksikute juhud, kus ühest viljastatud munarakust (sügoodist) arenevad kaks ühesoolist ja kaugeleulatuvalt teineteisega sarnanevat järglast. Tavaliselt ületab polüovulatoorsete loomade puhul innaajal vabanenud munarakkude arv mõnevõrra vastava pesakonna suurust, sest osa looteid hävib intrauteriinse arengu kestel (fetaalne atroofia) või osa munarakke jääb hoopis viljastamata. Fetaalse atroofia ulatus ehk vahe pesakonna suuruse ja innaajal vabanenud munarakkude arvu vahel on fikseeritav loodete arvu võrdlemisel ovaarides leiduvate kollaskehade arvuga: iga kollaskeha vastab ühele ovuleerunud folliikulile ja iga folliikul sisaldab harilikult ainult ühte ovulatsiooni ajal vabanevat munarakku. Fetaalne atroofia on seda väiksem, mida paremad on tiine looma pidamis- ja söötmistingimused ja mida vähem sugulased on isekeskis paaritatud isas- ja emasloom. Samuti võib söötmistingimuste kaudu mõnevõrra suurendada üheaegselt vabanevate munarakkude arvu kui ka tõsta nende bioloogilist väärtust.

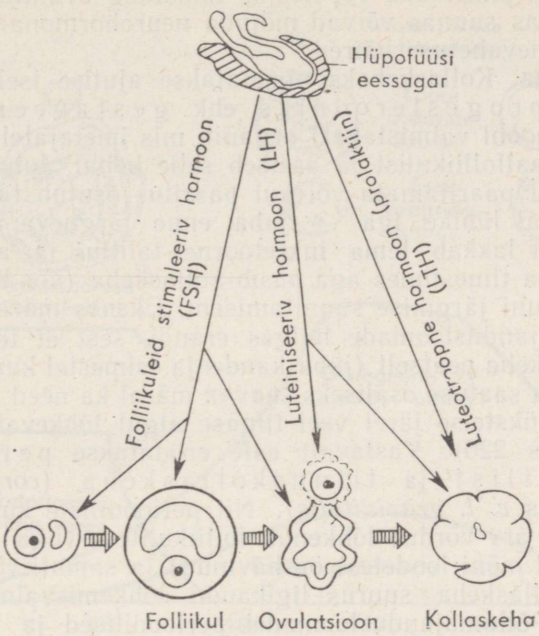
Emise ovulatsioonide arvu ja tema pesakonna suuruse vahel on tugev positiivne korrelatsioon: paralleelselt vabanenud munarakkude arvuga kasvab ka pesakonna suurus. Seejuures on konstateeritav ovulatsioonide arvu teatav optimum (18—20 munarakku); selle ületamisel läheb seos ovulatsioonide arvu ja pesakonna suuruse vahel kaotsi ja pesakonna suurus sageli hoopis väheneb (J. Schmidt, 1960).

Folliikulid lõhkevad ovaari pinnal eri paikades. Märal peeti varem ainsaks ovulatsioonipaigaks ovaari nõgustunud ala — ovulatsioonilohku, kuid praegu ei näi see arvamus enam kehtivat; ka siin võib ovulatsioon toimuda ovaari igas paigas (Nalbandov, 1958).

Folliikuli lõhkemise põhjuseks on folliikulivedeliku kasvust tingitud intrafollikulaarse rõhu tõus. Seejuures aitab ovulatsioonile kaasa erektiilse medullaartsooni pundumine tema veresoonte tungil täitumise tagajärjel: siit rõhutakse lõhkemisvalmis folliikul albugiinea vastu. Edasiste ovulatsioonile kaasaaitavate teguritena on oletatud folliikulivedelikus leiduva proteolüütilise fermendi lahustavat toimet albugiineasse kui ka hiilusepiirkonnas leiduvate silelihasekiudude kontraktsiooni.

Ovulatsiooniprotsessi regulatsioonis on väga oluline tähtsus hüpofüüsi eessagara poolt produtseeritavatel gonadotroopsetel hormoonidel (folliikulostimuleeriv ja luteiniseeriv hormoon) (joonis 225). Nende hormoonide

süstimisel emasloomasse algab tertsiaarsete ovariaalfolliikulite kiire kasv ja nad lõhkevad. Seejuures võib (sõltuvalt kasutatavast hormoonikogusest) ovuleeruvate folliikulite arv märgatavalt suureneda (lehmal näiteks on selliste süstete tagajärjel leitud üle 30 ovuleerunud folliikuli), kuid mitmesugustel põhjustel pole tänini see tee osutunud sobivaks loomade viljakuse tõstmisel. Samade hormoonide toimest on tingitud ka teised preovulatoor-



Joonis 225. Hüpofüüsi eessagara hormoonide toime ovariaaltsüklile.

sed ja ovulatsiooniaegsed muutused ovaaris. Innahormoon ehk östrogeen, mida ovariaalfolliikulid ise valmistavad, folliikulite valmimist ja ovulatsiooni ei põhjusta. Seepärast osutub tavaliselt nende süstimise kaudu esilekutsutud ind vaid ebainnaks, selliseks, mis ei kaasne suguorganite normaalsete tsükliliste muutustega ja mille puhul looma paaritus jääb tagajärjetuks.

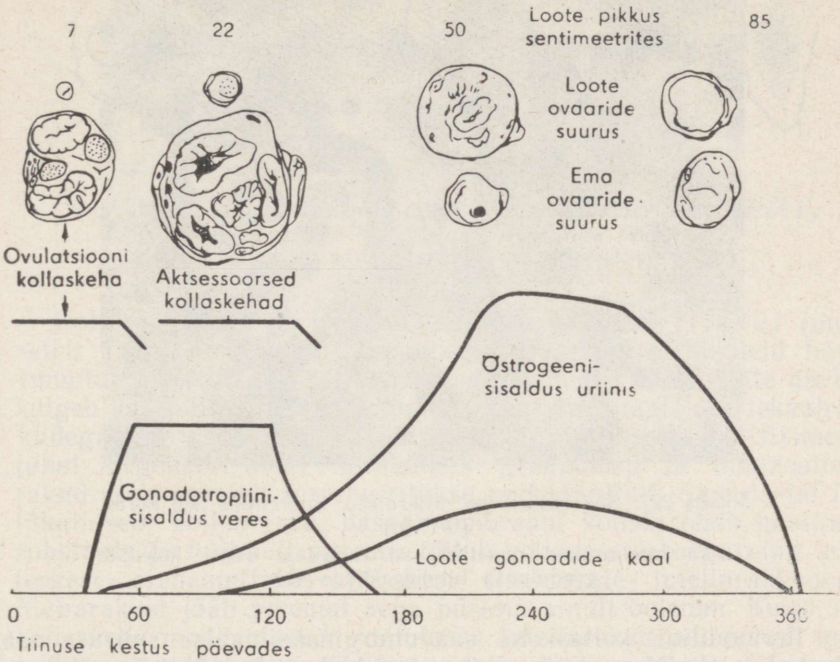
Pärast ovulatsiooni jätkub folliikulivedeliku moodustumine. Folliikuliõõnde kogunev vedelik koos vere ja lümfiga korgistab koaguleerudes folliikuli lõhkemisava ja võib rikkaliku esinemise puhul (siga) folliikulit uuesti laiaks paisutada ning teda lõhkemata folliikulitega sarnastada. Ovuleerunud folliikulisse kogunenud vedelik resorbeeritakse areneva kollaskeha rakkude poolt.

Intervall kahe teineteisele järgneva ovulatsiooni (või ovulatsioonide) vahel, mis märal, lehmal ja emisel võrdub keskmiselt 3 nädalaga ja utel 2,5 nädalaga, varieerub teatavates piirides. Selline intervalli kõikuvus on tingitud granuloosa kasvu ja folliikulivedeliku sekretsiooni erinevast kiirusest kui ka ovaari koe iseloomust, eriti albugiinea paksusest. Ovaari haaravad põletikulised protsessid kui ka mitmekordsest ovulatsioonist tingitud armkoerikkus võivad pikendada või hoopis takistada ovulatsiooni toimetulekut. Samas suunas võivad mõjuda neurohormonaalse regulatsiooni ja ainevahetuse häired.

Kollaskeha. Kollaskehaks nimetatakse ajutise iseloomuga inkretoorset (progesterooniks ehk gestageeniks nimetatavat hormooni valmistavat) organit, mis imetajatel areneb lõhkenud ovariaalfolliikulist ja asetseb selle kohal. Juhul, kui loom jääb innaajal paaritamata või kui paaritus osutub tagajärjetuks, on kollaskehal lühike iga — juba enne järgneva innaperioodi kättejõudmist lakkab tema inkretoorne talitlus ja algab taandareng. Looma tiinestudes aga püsib kollaskeha (või kollaskehad) arenenuna kuni järgmise sünnitamiseni. Üksnes mära moodustab siin põllumajandusloomade hulgas erandi, sest et temal tiinuse puhul kollaskeha peatselt (juba kandeaja esimestel kuudel) taandareneb. Sama saatuse osaliseks saavad märal ka need kollaskehad, mis tekivad üksteise järel veel tiinuse algul lõhkevatest folliikulitest (joonis 226). Vastavalt eale eristatakse perioodilist ehk tsüklilist ja tiinuskollaskeha (*corpus luteum periodicum* ja *c. l. graviditatis*). Nii perioodiliste kui ka tiinuskollaskehade arv võrdub lõhkenud folliikulite arvuga (ka siis, kui tiinuse kestel mõni loodetest on hävinud) ja samuti võrdub väljaarenenud kollaskeha suurus ligikaudu lõhkemisvalmis folliikuli suurusega. Põllumajandusloomadel perioodilised ja tiinuskollaskehad (vastandina naisele) arenenuina suuruses üksteisest märgatavalt ei erine; ka nende areng ja taandareng toimuvad ühesuguselt. Sidekude ümbritseb kollaskeha kihnu näol ja jaotab ta põrkadena organisse tungides segmentideks. Kollaskeha rakud on ümbritsetud verekapillaaridest ja retikuliinkiududest; hiljem tungivad luteiinrakkude vahele ka sidekoe rakud.

Kollaskeha moodustavaid rakke nimetatakse nende kollase värvaine (luteiiniks nimetatava karotinoidi) sisalduse tõttu luteiinrakkudeks. Kollaskeha epiteliaalses tüübis (esineb küülikul, hiirel ja rotil) tekivad luteiinrakud üksnes granuloosarakkudest (granuloosa luteiinrakud). Inimese ja põllumajandusloomade kollaskehad kuuluvad epiteliotekaalsesse tüüpi. Siin leidub granuloosa luteiinrakkude kõrval ka hüpertrofeerunud teeka luteiinrakke. Vahepealse ehitusega on mära kollaskeha, milles tekaalrakke leidub üksikult üksnes noores kollaskehas sidekoeliste väätide naabruses. Teeka luteiinrakud on granuloosa luteiinrakkudest väiksemad, värvuvad

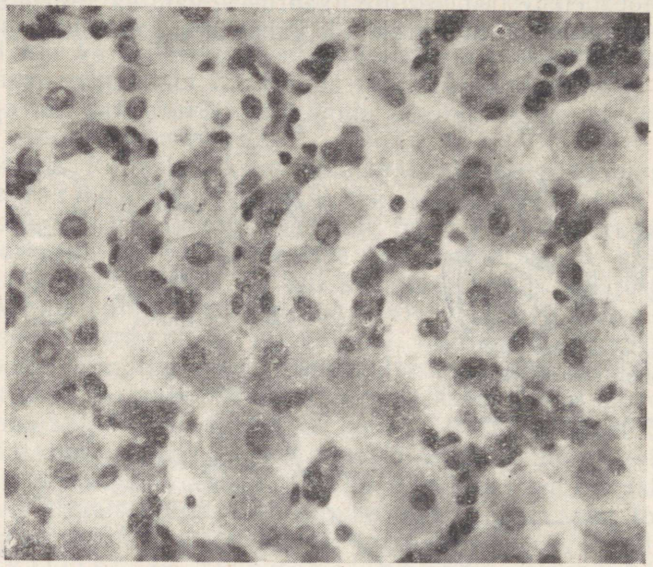
aga neist tugevamini, paiknevad (kollaskeha suhtes) perifeerselt ja ulatuvad sageli keeglikujuliste rühmituste näol radiaalselt kollaskeha sisemusse, moodustades telje, mida koorena katavad granuloosa luteiinrakud. Seal esinevad teeka luteiinrakud mitte üksnes sidekoeliste trabeekulite naabruses, vaid ka suurte ümarate heledate granuloosa luteiinrakkude vahel üle kogu kollaskeha (joonised 227 ja 228).



Joonis 226. Tiine mära ja ta loote ovaaride ehituse muutused koos vere ja uriini hormoonide sisalduse muutustega tiinel märal. (Cole'i jt. järgi.)

Luteiinrakud on polügonaalse kujuga ja koonduvad väätjateks, radiaalselt paiknevateks moodustisteks, mille tõttu kollaskeha sarnaneb mõnevõrra suprarenaalnäärme koorega. Üldse on kollaskeha rakkudel niihästi struktuuriliselt kui ka histokeemiliselt väga lähedane sarnasus suprarenaalnäärme koore rakkudega. Luteiinrakud sisaldavad rasva, fosforlipiide, A-vitamiini ja eriti kõrges kontsentratsioonis C-vitamiini. Luteiinrakke seob isekeskis retikuliinkiudude tihe võrk. Kollaskeha kasvab peamiselt granuloosa- ja siseteekarakkude hüpertrofeerumise (granuloosarakud suurenevad kuni 8-kordselt), vähemal määral ka rakkude paljunemise teel. Üldiselt leidub aga mitoose kollaskehas harva. Väli-

teekast tekkinud fibrooskihnu kaudu on kollaskeha ümbritsevast ovariaalkoest eraldatud ja on sellest eemaldatav väljapigistuse (enukleatsiooni) teel. Seda meetodit rakendatakse lehma puhul mõningate ahtrusvormide ravimisel.



Joonis 227. Sea kollaskeha. Mikrofoto. Suurendus 320 korda. (Orig.)
Teeka luteiinrakud moodustavad tumedaid vääte heledate granuloosa luteiinrakkude vahel.

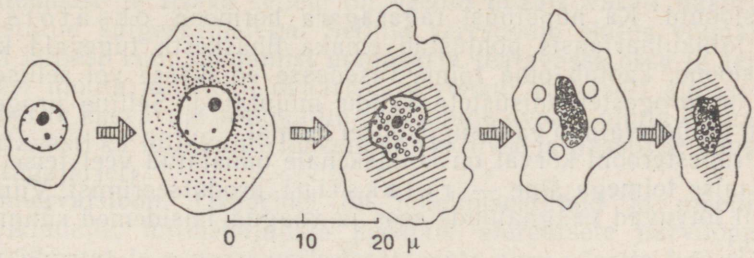
Perioodiline kollaskeha saavutab maksimaalse suuruse seal 7. ovulatsioonijärgsel päeval ja veisel umbes 12. tsüklipäeval. Sama kollaskeha regressioon algab seal 15. tsüklipäeval ja veisel keskmiselt 3 päeva enne järgnevat inda.

Lõpliku suuruse ja talitlusvõime omandab tiinuskollaskeha ajaks, mil blastotsüst kinnitub emaka limaskestale.

Kollaskeha taandarengu puhul täituvad luteiinrakud kord-korralt suurenevate rasvatilgakestega, vakuoliseeruvad, muutuvad väiksemaks ja nad hävitatakse lõpuks nende vahele tunginud rändrakkude poolt. Samal ajal toimub sidekoe vohang, mille tagajärjel kollaskeha muutub kollageensete kiudude rikkaliku sisalduse tõttu valge värvusega valkjas- ehk kiudkehaks (*corpus albicans* ehk *c. fibrosum*). Veisel nimetatakse taandarenenud kollaskeha tema kord-korralt intensiivsemaks muutuva tumepunase värvuse tõttu punakehaks (*corpus rubrum*).

Kollaskeha taandarengu protsess läbib veisel 3—4 östraaltsüklit, mistõttu ovaarides võib üheaegselt leida mitu erinevatesse gene-

ratsioonidesse kuuluvat (värvuse ja suuruse abil eristatavat) kollaskeha, milledest kõige nooremaid peetakse esimesse ja vanemaid teise, kolmandasse jne. põlvkonda kuuluvaks (*corpus luteum* I, *c. l.* II, *c. l.* III jne.).



Joonis 228. Veise kollaskeha rakud tiinuse esimesel kuul (Folly ja Greensteini andmeil koostatud skeem.)
Nooled osutavad rakkude arengu suunale.

Kollaskehadega on lähedane sarnasus atreetilistel (umbsetel) folliikulitel. Enamik tertsiaarseid folliikuleid hävib (muutub atreetiliseks) küpsemisfaasi jõudmata. Folliikulite häving kulgeb kas folliikuliõõne täitumisega interstitsiaal- ehk tekaalrakkudega või vedelikku sisaldava tsüsti kujunemisega. Esimesel juhul degenereeruvad folliikulites granuloosa ja munaepiteeli rakud ning peatselt resorbeeritakse nad jäägitult. Samal ajal folliikuli sein kollabeerub, basaalmembraani kohale tekib hüaliinne substants ja folliikuli sisemus täitub vohava sidekoega ning siseteekast arenenud rasvatilgakesi sisaldavate luteiinrakkudega. Munarakust jääb pikemat aega püsima ainult oolemm. Kuigi siin kollaskeha moodustavad granuloosa luteiinrakud puuduvad, meenutab selline moodustis üldilme ja teeka luteiinrakkude ning nende vahel asetsevate kapillaaride radiaalse asetuse tõttu lähedalt kollaskeha, mispärast teda nimetatakse atreetiliseks kollaskehaks (*corpus luteum atreticum*). Hiljem asendub ta sidekoega ja kaob lõpuks jäljetult.

Kollaskeha valmistab hüpofüsaarse luteotroopse hormooni vahendusel progesterooniks ehk gestageeniks nimetatavat hormooni, mis tingib tiinuseelseid (progestatsionaalseid) ja tiinusaegseid muutusi emakas (tiinushormoon). Keemiliselt on tal lähedane sarnasus innahormooni ehk östrooni, testosterooni ja kortikosterooniga. Progesteroon lahustub alkoholis ja õlis ning toimib parenteraalselt rakendatuna.

Loode (aga ka emakasse asetatud võõrkeha) põhjustab emaka limaskesta arengut ja platsenta moodustumist vaid siis, kui emakas on kollaskeha poolt või progesteroonisüstete kaudu ette valmistatud. Kui küülikul 14—18 tundi pärast paaritust ovaarid (koos

kollaskehadega) kõrvaldatakse, siis jõuavad idulased neljandal päeval küll emakasse, kuid siin nad enam edasi ei arene. Seega on kollaskeha vajalik mitte üksnes loote implantatsiooniks, tema kinnitamiseks emaka seinale, vaid juba varem, veel siis, kui idulane viibib emakas vabalt. Samal ajal seiskuvad emaka lihaskesta kontraktsioonid. Ka hüpofüüsi tagasagara hormoon oksütotsiin, mis follikulaarfaasis põhjustab emaka lihaskesta tugevaid kontraktsioone, kaotab oma toime rasedasse emakasse või sellisesse, mis on progesteroonisüstete kaudu mõjutatud. Selline progesterooni toime avaldub vaid suguküpsel loomal.

Progesterooni kõrval on kollaskehale omistatud veel teise hormonaalse toimega aine — relaksiini produtseerimist. Viimase mõjul lõtvuvad vaagnaluude seos ja vaagna laisidemed sünnituse ajaks.

Interstitsiaalrakud. Sfäärilise tuumaga tsütoplasmarikkad polüeedrilised rakud, mida normaalsete ja atreetiliste folliikulite siseteekas, aga ka ovaari parenhüümtsooni stroomas liigiti erineval hulgal (tavaliselt väikeste rühmade näol) alati leidub, kannavad ovaari interstitsiaal- ehk tekaalrakkude nimetust. Nende kogumikku kirjeldatakse sageli interstitsiaal- ehk tekaalnäärme nimetuse all. Morfoloogiliselt sarnanevad nad munandite interstitsiaal- (Leydigi) rakkudega.

Ovaari interstitsiaalrakke leidub rikkalikult küülikul, kassil jt., kuid naisel ja põllumajandusloomadel on neid niivõrd vähe, et nende esinemist siin on sageli eitatud. Lipoiditilgakeste ja vakuoolide sisaldus neis osutab nende näärmelisele (inkretoorsele) iseloomule. Nende amitootilist ja mitootilist jagunemist täheldatakse harva. Interstitsiaalrakkude päritolu, iga ja saatus on lõplikult lahendamata. Üldisema arvamuse kohaselt tekivad ovaari interstitsiaalrakud loote- ja noorloomaeas diferentseerumata stroomarakkudest (või ka kortikaalsetest epiteeliväätidest ja granuloosarakkudest), hiljem aga peamiselt atreetiliste folliikulite siseteeka rakkudest.

Hobuse lootel esinevad interstitsiaalrakud sisaldavad (ksantokroomrakkudena) kollast pigmenti.

Ovariaalstrooma. Munasarja interstitsiaalne sidekude ehk strooma moodustub parenhüümtsoonis retikuliinkiududest ja käävjatest silelihasekiude meenutavatest rakkudest. Kollageenseid kiude leidub kõige arvukamalt valkjaskestas ja folliikulite välisteekas. Sea ovaari välisteekas kirjeldatakse ka silelihasekiude. Elastsed kiud esinevad parenhüümtsoonis üksnes veresoontes.

Vaskuloostsoon. Vaskuloostsoonis täidab vere- ning lümfisoonte ja närvitüvede vahelist ruumi kohev, elastseid kiude sisaldav sidekude. Ovaari sidemest suunduvad siia ka silelihasekiud. Mäletsejalistel, seal ja kiskjalistel leiduvad ovaari värati naabruses epiteelirakkudest moodustunud umbsed või õõnsad (viimasel juhul

ripsmelisi rakke sisaldavad) *säsiväädid* — lootelise ovaarivõrgu säilmed.

Munasarja veresoontele on karakteerne nende spiraalselt vääniline kulg, mis tagab vererõhu kiire languse kapillaaristiku suunas.

Munasarja veresoonte vahel esineb arvukalt arterioveenoosseid anastomoose ja lisaks sellele on veenid ovaari värati naabruses varustatud sulgeseadistega. Selline veresoonte ehitus võimaldab ühest küljest vere suunamist munasarja teatavasse ossa ja teisest küljest muuta aktiivselt ovaarisisest rõhku; viimasest aga sõltub omakorda kasvavate folliikulite rändamine ovaari pinna suunas ja oletatavasti ka folliikulite lõhkemine (aktiivse ja passiivse hüpereemia tagajärjel).

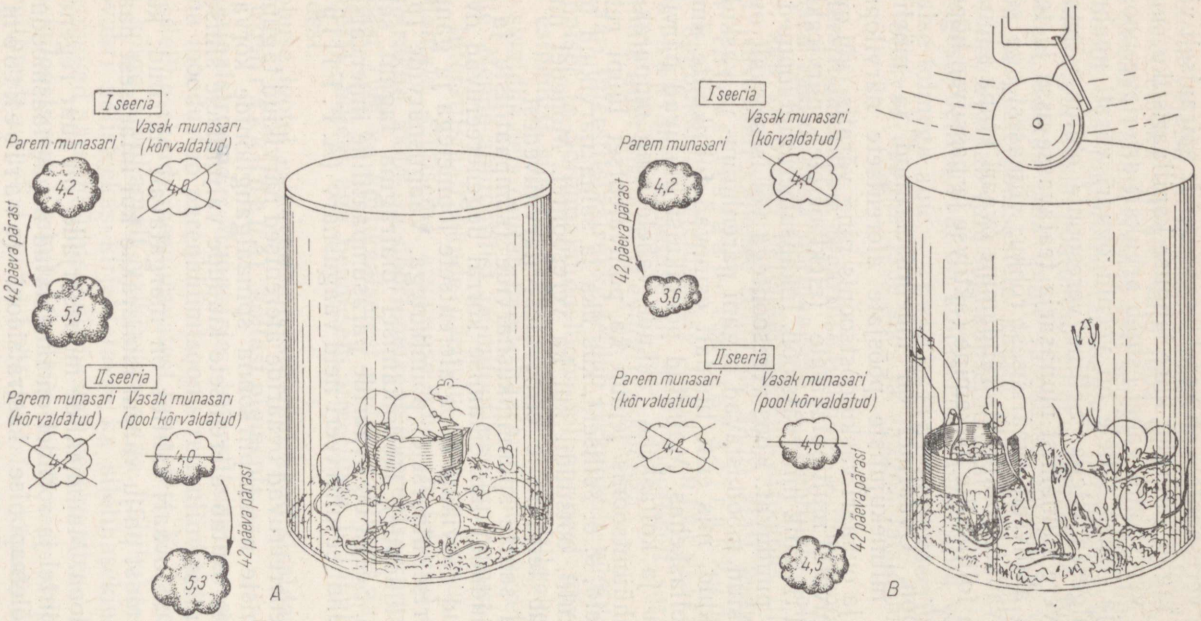
Innervatsioon. Ovaaridel on müeliniseerunud ja müeliinita närvikiudude, mitmekujuliste pöösjate aferentsete närvilõpmete (retseptorite) ja ovaaari vaskuloostsoonis ning väratis (või ovaari sidemes) leiduvate multipolaarsete (efektoorsete) närvirakkude koondiste näol rikkalik innervatsioon. Inkapsuleerunud lõpmed näivad ovaarides puuduvat. Koos veresoontega või iseseisvalt ovaari jõudnud närvikiud moodustavad organi parenhüüm- ja vaskuloostsoonis põimikuid, mis eriti tihedalt esinevad folliikulite ümbruses, aga ka kollaskehas. Mainitud põimikuist ulatuvad närvikiud ka granuloosa- ja kollaskeha rakkude vahele ning munarakkude juurde. Parenhüümtsoonis leidub ka polüvalentset tüüpi retseptoorseid lõpmeid, s. o. selliseid, kus üks ja sama närvikiud lõpeb niihästi folliikulil, ootsüüdil kui ka veresoontel. Mõnedel munarakkudel leidub terminaale erinevatest närvitüvedest.

Väikeste ja suurte splanhnikusnärvide (sümpaatiliste ja sensiiblite närvikiudude) läbilõikamise korral degenereeruvad ovaari müeliniseerunud närvikiud koos aferentsete lõpmetega ja ganglionisiseste (intertsellulaarsete) põimikutega. Vaagusnärvide (parasümpaatiliste kiudude) läbilõikamisel diafragma tagant selline nähtus puudub. Seega on ovaaride parasümpaatiline innervatsioon küsitav. Igal juhul ei innerveeri neid vaagusnärv (A. F. *Filippovitš*, 1953).

Koeral degenereeruvad ovaaride aferentsed närvikiud tagumiste rinna- ja eesmiste nimmepiirkonna spinaalganglionide kõrvaldamise korral, mis osutab aferentsete kiudude väljumisele siinsetest ganglionirakkudest.

Denerveeritud ovaari talitlus on märgatavalt häiritud: küülikul vabaneb temast palju vähem munarakke kui intaktsest paarismunasarjast.

Regeneratsioon. Mammaalide munasarjadel on suur regeneratsioonivõime. Hiirtel ja rottidel on täheldatud nende taasmoodustumist isegi mõlemapoolse kastratsiooni (*ovarioektoomia*) korral. Seejuures on aga tänini selgumata, missugustest algmetest (kas peritoneumist või organismi jäänud munasarja koest) tekib uus organ. Ühepoolse ovarioektoomia puhul suureneb alles-



Joonis 229. Munasarjade kompensatoorne hüpertroofia ja regeneratsiooni sõltuvus närvisüsteemist. (M. A. Vorontsova järgi.)

A — mainitud protsesside kulgemine loomade pidamise puhul normaalsetes tingimustes ja *B* — kestva kõlalise ärrituse korral.

jäänud munasari (kompensatoorne hüpertroofia). Organist ainult ühe osa (poole) kõrvaldamisel toimub regeneratsioon tõhusamalt ainult sel juhul, kui naaberovaar samal ajal kõrvaldatakse; vastasel korral asendub opereeritud ovaari regeneratsioon mõnikord vaid haava kinnikasvamisega.

Kompensatoorse hüpertroofia ja regeneratsiooni sõltuvust närvisüsteemist (helilisest ärritusest) näitab piltlikult joonis 229. Hiirte sagedane ärritamine äratuskella helinaga pidurdab nende ovaarides niihästi kompensatoorset hüpertroofiat kui ka ulatuslikumat regeneratsiooni.

Tubulaarsed emassuguorganid

Tubulaarsed emassuguorganid ehk suguteed moodustuvad munajuhast, emakast, emakakaelast, tupest ja tupe-esikust koos viimase välisava piiravate häbememokkadega. Organogeneesi seisukohalt jaotatakse tubulaarsed emassuguorganid: 1) Mülleri juha derivaatideks (munajuha, emakas ja emakakael) ning 2) urogenitaalsiinuse derivaadiks (vaginaalkanal). See jaotus vastab suurel määral ka füsioloogilisele omapärale. Nii näiteks alluvad Mülleri juha derivaatide epiteel ja näärmed niihästi follikuliini kui ka progesterooni mõjule, vaginaalepiteel seevastu reageerib ainult follikuliinile. Sama kehtib ka kummagi alaosa lihaskesta kohta: uterotubaarse osa lihaskesta liigutused intensiivistuvad (follikuliini mõjul) innaajal, progesterooni toimel aga muutub siinne lihaskest kõikide ärrituste suhtes võrdlemisi refraktaarseks. Sellist toimet vaginaallihaskestasse mainitud hormoon ei avalda. Üldine seevastu on kõikidele tubulaarsetele emassuguorganitele nende ehituse muutumise tsüklilisus, mis mittetiinestumise puhul (östraaltsüklina) enamikul põllumajandusloomadel kordub keskmiselt 3 (utel 2,5) nädala tagant ja looma tiinestudes (reproduktsioonitsüklina) järglase (järglaste) võõrutamiseni või kuni järgmise tiinestumiseni. Sigivuse seisukohalt on kõige olulisem ülesanne emakal, sest emakas on loote kasvu ja arengu paigaks. Eriti ulatuslikud ehituslikud muutused toimuvad emakas raseduse ajal.

Tubuloossete emassuguorganite mikroskoopiline ehitus erineb üksikutes anatoomilistes alajaotustes; veelgi suurem on aga erinevus arengu alusel eristatavate alaosade (emaka ja tupe) vahel. Ühine on kõikidele tubulaarsetele organitele vaid nende kolmekestaline ehitusprintsiip: ka siin eristatakse valendikupoolset limaskesta (mida emakaosas sageli nimetatakse endomeetriumiks), keskmist lihaskesta (emakas müomeetrium) ja väljaspoolset seroos- või adventitsiaalkesta (viimast nimetatakse emakas perimeetriumiks või parameetriumiks).

Tubulaarsete emassuguorganite ehitusega tutvume kihistuste viisi.

Limaskest. L i m a s k e s t a r e l j e e f. Struktuuriliste (organi pingutamisel säilivate) promineerivate (eenduvate) reljeefielementidena esinevad emaslooma suguteedes mäletsejaliste emakale omaste karunkulialgmete kõrval mitmekujulised limaskesta kurrud munajuhas ja emakakaelas, seal aga ka emakas. Limaskesta süvenditena aga leiduvad siin üksnes näärmeavaused (emakas ja tupe-esikus).

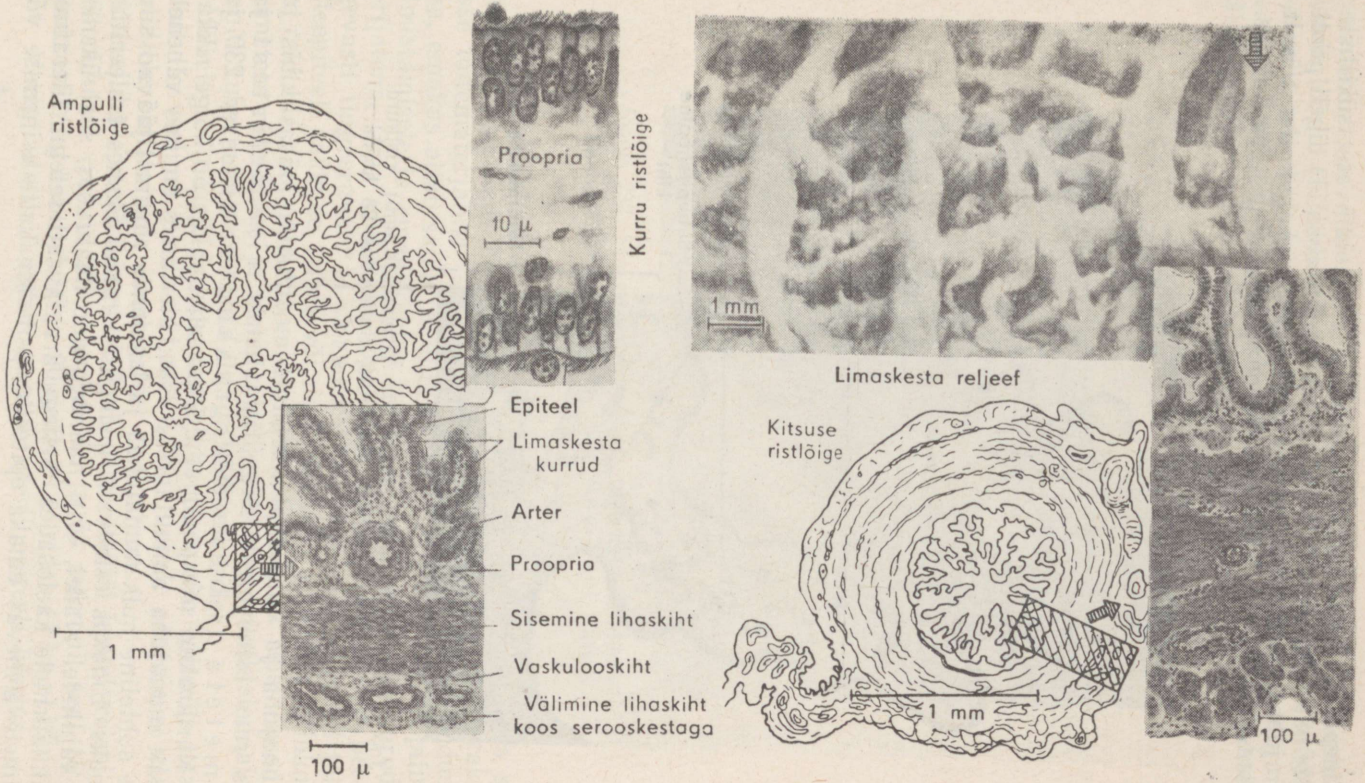
Varustamata silmaga vaevalt eristatavad longitudinaalsed püsikurrud esinevad munajuhas kõige arvukamatena (seal kuni 60), kõige õhematena (paksus umbes 100 mikronit) ja kõige kõrgematena (ulatuvad osaliselt välja organi valendiku keskele) munajuha algus- (ampullaarses) osas (joonis 230), vähenedes arvus ja kõrguses, kuid kasvades paksuses emaka suunas (kitsuses). Rikkaliku kurrustiku tõttu esineb ovidukti valendik ampullis vaid kurdudevaheliste pilude näol. Ovidukti algusosas esinevad kõige kõrgemate, külgkurdudega varustatud longitudinaalsete p e a k u r d u d e kõrval madalamad, sageli risti paiknevad v a h e k u r r u d. Kõige rikkalikum ja kõige rohkem hargnenud on kurrustik sea munajuha algusosas; seale järgnevad selles suhtes hobune ja siis mäletsejalised.

Kurdude sagedase liitumise tõttu naaberkurdudega jäävad nende vahele (lõigus) näärmeid meenutavad, kuid tavalise katteepiteeliga kaetud sopised. Näärmed oviduktis puuduvad. Näärmelist talitlust kannavad siin katteepiteelis esinevad sekretoorsed rakud.

Emaka limaskest moodustab kontraheerunud organis samuti pikikurde, kuid funktsionaalsetena kaovad need organi väljasirutumisel (vedelikuga pingul täitumise puhul). Üksnes seal esinevad emakas arvukad tsirkulaarse paigutusega püsikurrud, eriti laisideme kinnitusküljel (joonis 231). Kurdude ulatus organi tsirkumferentsi suhtes, samuti nende kuju ja kõrgus muutuvad vastavalt sea uteriintsükli faasidele. Inna järel ja tiinuse ajal lisandub sea emakas makroskoopilistele kurdudele karakteerse mustriga mikroreljeef (joonis 232). Mikro- ja makroskoopiliste reljeefielementide varal suureneb endomeetriumi ja lootekestade (koorioni) vaheline kontaktipind mitmekordselt, mis on loote toitumise seisukohalt oluline. Mära tiine emaka limaskestas tekivad hargnevad süvendid lootekestade hatustiku paigutumiseks. Lehmal kinnituvad lootekestade hattude põõsad (hatikud ehk kotüledoonid) üksnes karunkulites moodustuvatesse süvenditesse. Karunkulite vahele jääv endomeetrium püsib ka tiinuse ajal siledana (joonis 233).

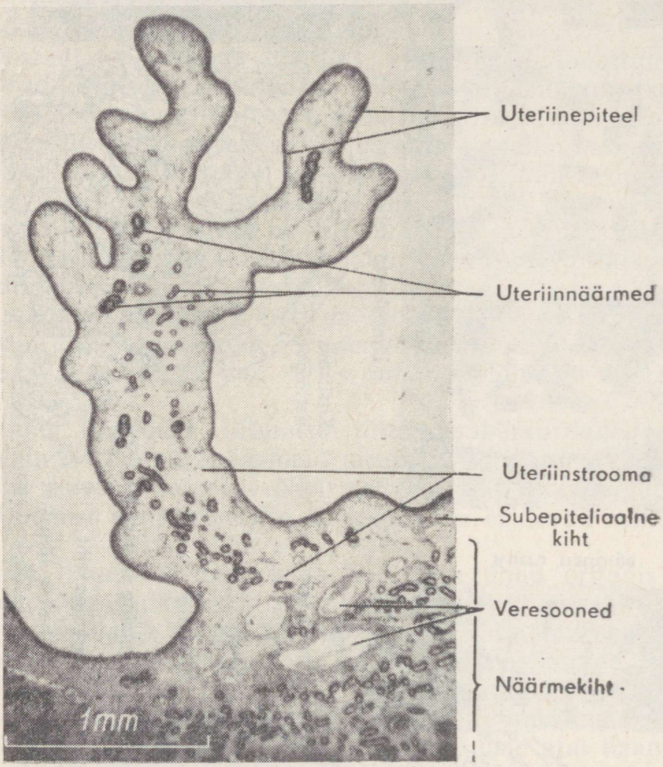
Emakakaela limaskesta kurdudel on liigiti erinev ilme; üldiselt on nad omakorda kaetud sekundaarsete kurdudega, mille kaudu suureneb neid katvat lima valmistav epiteeli pind (joonis 244).

Näärmed avanevad emakas limaskesta pinnale otsesoit mikroskoopiliste lehtrikujuliste avauste kaudu. Sama kehtib ka tupeesiku näärmejuhade kohta.



Joonis 230. Sea munajuha ampulli ja kitsuse histoloogiline ehitus. (Orig.)
Paremal üleval ampulli limaskesta reljeef; reljeefi pildil asetsev nool näitab organi pikitelje asendit.

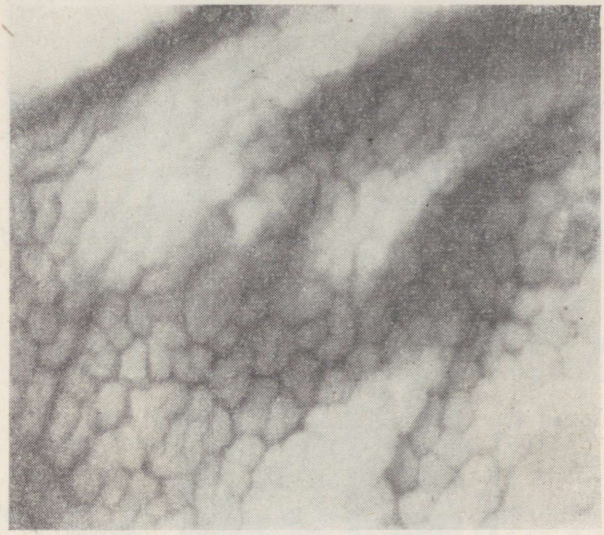
Katteepiteel. Katteepiteeli ehituses ja siin toimuvate tsükliliste muutuste osas jagunevad emassuguteed kahte ossa: 1) ühelt poolt Mülleri juhast pärinevaks munajuhaks ja emakaks ning teiselt poolt loote urogenitaalsiinusest arenenud tupeks ja tupe-esikuks.



Joonis 231. Sea emaka limaskesta (endomeetriumi) ristkurd. (E. Lamburi järgi.) Mikrofoto. Suurendus 28 korda.

Munajuha ja emaka pinnaepiteel moodustub ainsas kihis ja ainsas reas esinevatest kõrgeprismalistest ripsmelistest ja ripsmeteta (sekretoorsetest) rakkudest (joonised 230 ja 234). Karikrakud siin puuduvad. Ripsmelisi rakke on kõige rikkalikumalt munajuha ampullaarses osas; uteriinses suunas väheneb nende suhteline hulk munajuhas ja ka nende ripsmed jäävad siin lühemaks. Emakas esinevad ripsmelised rakud üksnes isoleeritud saarekujulistel aladel, eriti näärmeavade naabruses, seal üksnes uteriinnäärmete kaelosades. Sellega arvatavasti seletub literatuuriandmete erinevus emaka epiteeli ripsmelise katte esinemise või

puudumise osas. Ripsmete liikumise (löögi) suund on kaudaalne. Nende löögid toimuvad keskmiselt 1500 korda minutis (küülikul). Basaalkehakestega seostuvad ripsmed koosnevad kahest telgmisest ja 9 perifeersest submikroskoopilisest niidikesest; viimased on väljastpoolt piiratud membraaniga.

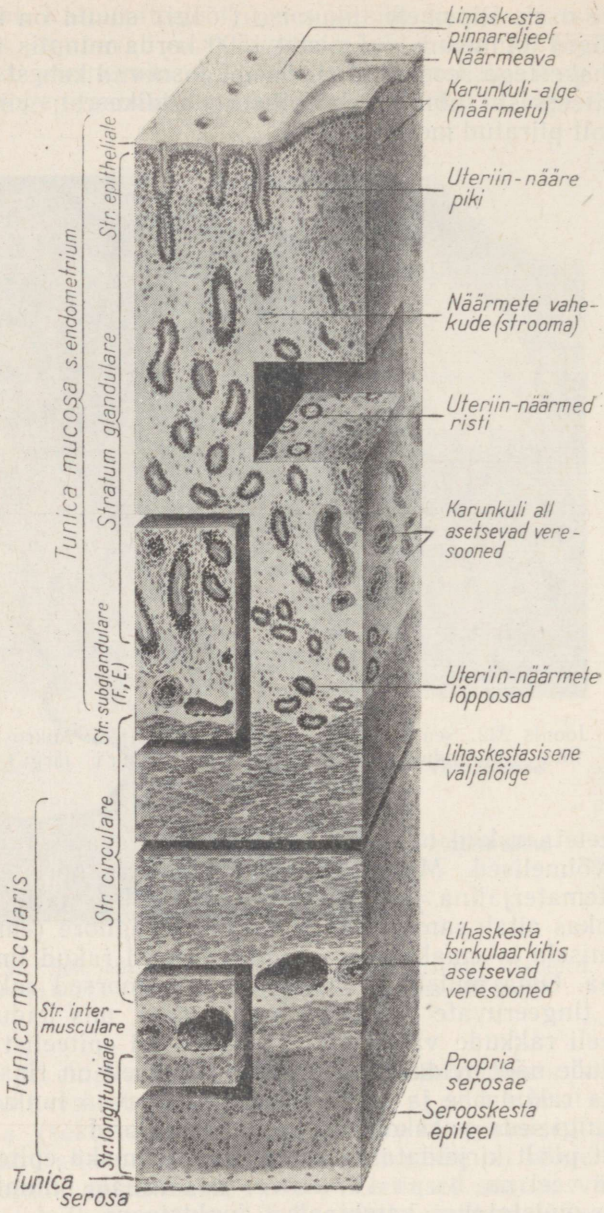


Joonis 232. Sea emaka limaskesta mikroreljeef. Mikrofoto. Suurendus 45 korda. (E. Lamburi järgi.)

Ripsmeteta rakud on vähemalt tsükli teatavates faasides sekretsioonivõimelised. Munajuhas toimib nende nõre sugurakkudesse toitematerjalina ja munaraku valgutaolise katte moodustajana, emakas aitab sama rakuliik kaasa uteriinnõre (emakapiima) valmistamisele ja emakakaelas toimivad need rakud lima produtseerijatena. Oma elutsüklit lõpetavad sekretoorsed rakud peente tugevasti tingeeruvate tikkrakkude näol, mis leiduvad teiste katteepiteeli rakkude vahel või nad lahkuvad epiteelist kiilukujuliste rakkude näol ovidukti valendikku. Tõeliselt on ripsmelised ja ripsmeteta rakud ühe ja sama rakuliigi erinevad funktsionaalsed vormid, kuigi seda seisukohta ei jaga kõik autorid.

Mõnelt poolt kirjeldatakse munajuha ja emaka epiteelis lisaks mainituile veel nn. basaalrakke, mis vabale pinnale ei ulatu ja millele omistatakse kambiaalset funktsiooni.

Munajuha epiteeli kõrgus kõigub östraaltsükli kestel veisel 20 ja 63 mikroni (joonis 235), lambal 16 ja 53 mikroni, seal 16 ja 45 mikroni ning hobusel 16 ja 20 mikroni piirides (Tšartišvili, 1955). Veelgi ulatuslikumalt muutub uteriinepiteeli kõrgus.



Joonis 233. Veise emaka seina histoloogiline ehitus. (Orig.)

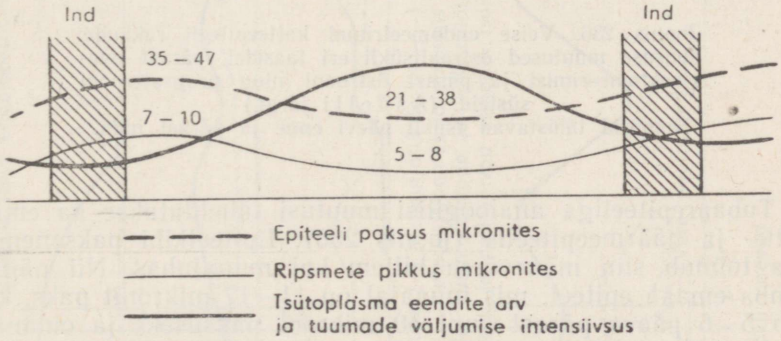
Joonise vasaku külje väljalõikesse paigutatud pildil on näidatud hobusel ja kassil esinevat subglandulaarkihti.

Tupp ja tupe-esik on kaetud mitmekihilise epiteeliga, mis tupes kinnitub enam-vähem tasasele ja tupe-esikus papillidega kaetud proopria pinnale. Tupe-esikus laskub katteepiteel (hobusel ja seal) paiguti sõrmjate (umbsete või õõnsate) jätketena proopriasse.



Joonis 234. Hobuse emaka (ripsmetega kaetud) katteepiteel. Mikrofoto. Suurendus 1700 korda. (Orig.)

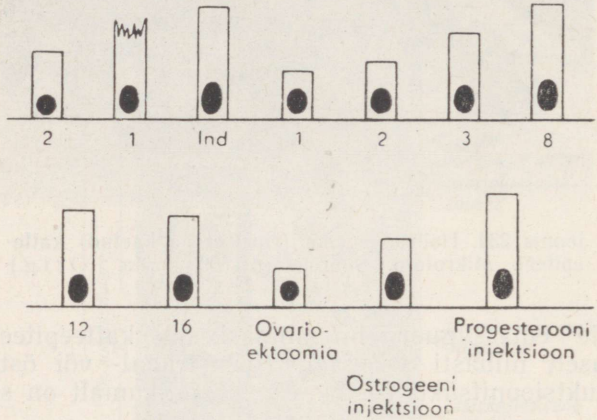
Torujate emassuguorganite limaskesta katteepiteel muutub reeglipäraselt niihästi seksuaal- (menstruaal- või östraal-) kui ka reproduktsioonitsükli kestel. Üksikasjalikumalt on siin looma-



Joonis 235. Veise munajuha epiteeli tsükliliste muutuste diagramm. (Roarki ja Hermani järgi.)

del uuritud just neid muutusi, mis kaasnevad östraaltsükli eri faasidega. Et need muutused on otseses seoses follikuliini ja luteiini (progesterooni) produktsiooniga, siis eristatakse kirjeldatavates muutustes follikulaar- ja luteiinfaasi.

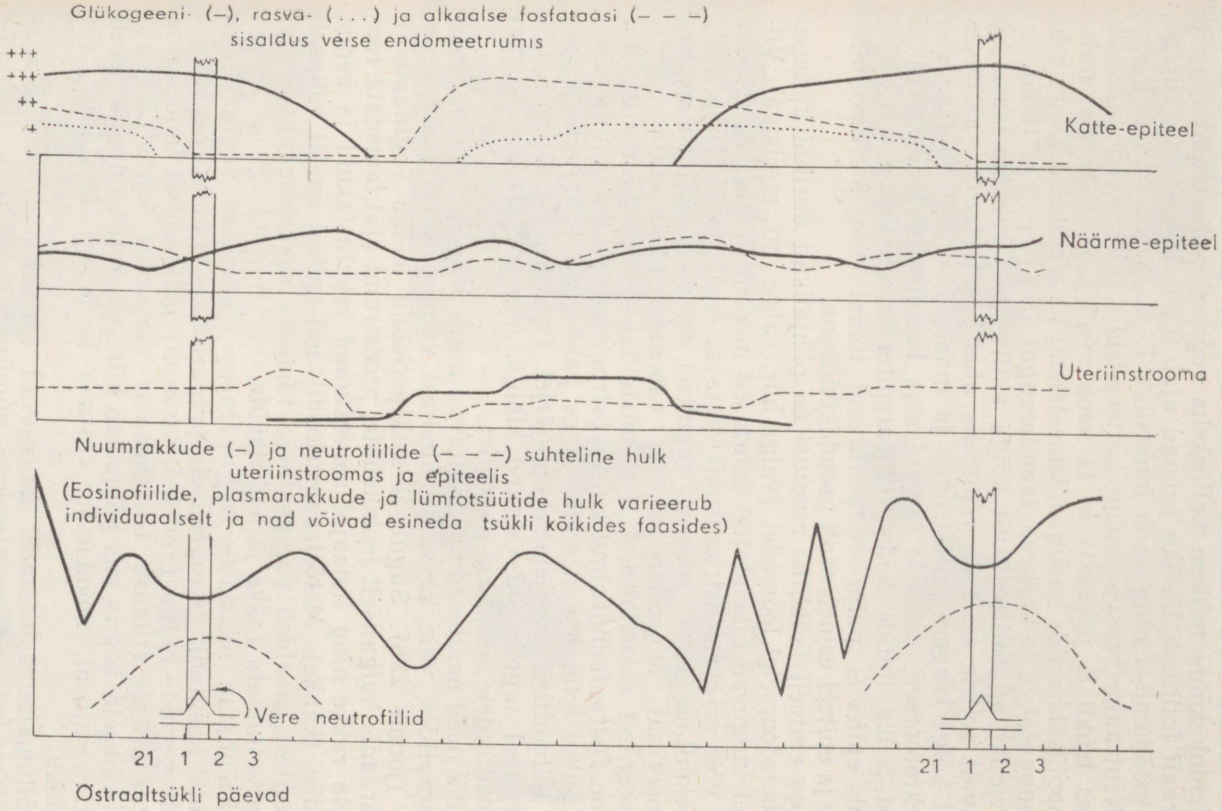
Follikulaarfaasi kestel pikenevad munajuha epiteelirakud (seal 16 mikronilt 25 mikronini) ja nende vaba pind moodustab faasi lõpul tasase joone. Seejuures paiknevad ripsrakkude ümarad tuumad sekretoorsete rakkude ovaalsetest tuumadest kõrgemal. Ovulatsiooni momendiga (metöstrumiga) algavas luteiinfaasis muutub osa sekretoorseid rakke peenteks kepjateks, tumedalt värvuvateks rakkudeks, millede tuuma sisaldav osa ulatub üle epiteeli vaba pinna; need rakud nagu kiilduvad epiteelist välja, muutes eptieeli vaba pinna ebaühtlaseks. Tõepoolest võibki osa nendest rakkudest leida munajuha valendikus. Metöstrumi lõpul väheneb tubaarepiteeli paksus uuesti (joonis 235).



Joonis 236. Veise endomeetriumi katteepiteeli rakkude suuruse muutused östraaltsükli eri faasidel, pärast ovarioektomeerimist ja pärast östrooni ning progesterooni süsteid. (A s d e l l i järgi.)
Numbrid tähistavad tsükli päevi enne ja pärast inda.

Tubaarepiteeliga analoogilisi muutusi täheldatakse ka emaka katte- ja näärmeepiteelis (joonis 236). Epiteelkihi paksenemine aga toimub siin mõnevõrra hiljem kui munajuhas. Nii näiteks lamba emaka epiteel, mis innaajal on 11—17 mikronit paks, kasvab 5—6 päeva pärast kuni 50 mikroni paksuseks ja omandab samas näivalt mitmerealise epiteeli ilme. Sea uteriinepiteel on proöstrumis 19—26 mikronit paks, innaajal 26—43 mikronit paks ja diöstrumis 13—21 mikronit paks. Uteriinepiteeli kasvu hormonaalset tingitust näitab joonis 236.

Tsütokeemilised muutused on kõige karakteersemad veise emaka katteepiteelis (joonis 237). Kõige ulatuslikumalt muutuvad siin östraaltsükli kestel aluselise fosfataasi aktiivsus ja glükogeenisisaldus. Aluselise fosfataasi aktiivsus muutub paralleelselt



Joonis 237. Tsüklilised muutused veise endomeetriumis. (S k j e r v e n i järgi.)

kollaskeha arengu ja regressiooniga, saavutades maksimaalse taseme luteinisatsioonifaasis (tsükli 10.—13. päeval). Glükogeeni aga leidub kõige rohkem kollaskeha regressiooni (taandarengu) ja Graafi folliikuli lõpliku arengu ajal. Ta hulk kahaneb kiiresti inna möödumisel ning kaob innatsükli 7. ja 12. päeva vahel hoopis. Neutraalset rasva leidub katteepiteelis luteinisatsioonifaasis (alates tsükli 8. päevast) ja ta kaob mõni päev enne uut inda. Mukopolüsahhariide leidub endomeetriumi katteepiteelis kõige rohkem innaajal ja kollaskeha taandarengul (Skjerven, 1956).

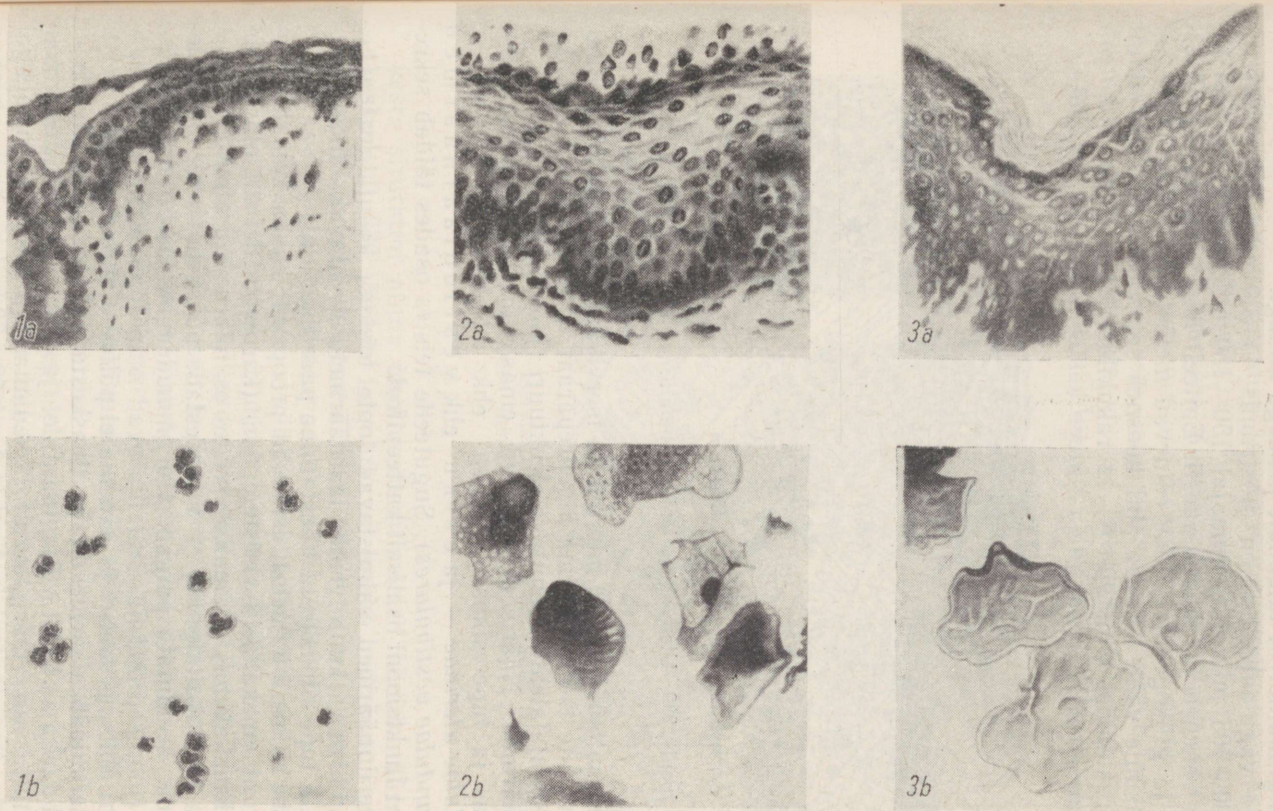
Ovidukt on talitluslikult kõige aktiivsem follikulaarfaasis ja vastavalt sellele on tubaarepiteelis aluselise fosfataasi aktiivsus veisel kõige kõrgem proöstrumis ja innaajal. Samal ajal kasvab ka sekretoorsete rakkude tsütoplasma basofiilsus. Glükogeeni ja vähest hulka lipiide leidub tubaarepiteelis luteiinfaasis. Ühtlasi on siis epiteelis palju väljakiiluvaid tuumi ning karikakujulisi rakke ja epiteel esineb osalt pseudokihilisena.

Tupe-epiteeli tsüklilisi muutusi on põhjalikult uuritud inimesel ja laboratoorsetel loomadel (valge hiir, valge rott, merisiga). Viimastel kulgevad tähendatud muutused niivõrd tüüpiliselt, et selle järgi võib määrata östraaltsükli vastavat faasi (joonis 238). Tupe mitmekihiline epiteel koosneb sugulisel soikeperioodil (ja ovarioektomeeritud loomadel) üksnes vähestest leukotsüütide poolt infiltreeritud rakukihtidest. Pindmiste rakkude sarvestumist siin ei esine. Östraaltsükli algul kui ka östrogeensete hormoonide süstimise puhul toimub epiteelkihi tugev paksenemine basaalkihi rakkude mitootilise jagunemise tagajärjel. Proöstraalfaasi lõpul kattub epiteel tugeva sarvestunud kihiga, mis barjäärina tõkestab leukotsüütidele läbipääsu epiteelist.

Kõik need muutused on jälgitavad mitte üksnes histoloogilistes preparaatides, vaid ka vaginaalnõrest valmistatud äigepreparaatides (joonis 238). Sugulisel soikeperioodil leidub vaginaalnõre preparaadis hulgaliselt leukotsüüte, proöstrumi ajal lamedaid tuumadeta rakke ning innaajal sarvestunud rakkliistakuid ja nende koondisi (känke). Metöstraalperioodil, mil epiteel uuesti vabaneb sarvkattest, sisaldab vaginaalnõre tuumata rakkliistakute kõrval ka sarvestumata rakke ja leukotsüüte.

Tähendatud muutuste reeglipärasus võimaldab vaginaalnõre uurimist kasutada östrogeensete preparaatide standardiseerimisel ja östrogeenide hulga (kontsentratsiooni) määramisel tiine looma (mära) uriinis (tiinuse hormonaalse diagnoosi korral). Östrogeeni väikseim kogus, mis põhjustab hiire või roti vaginaalepiteeli keratinisatsiooni, moodustab vastava hormooni ühe hiire- või rotiühiku.

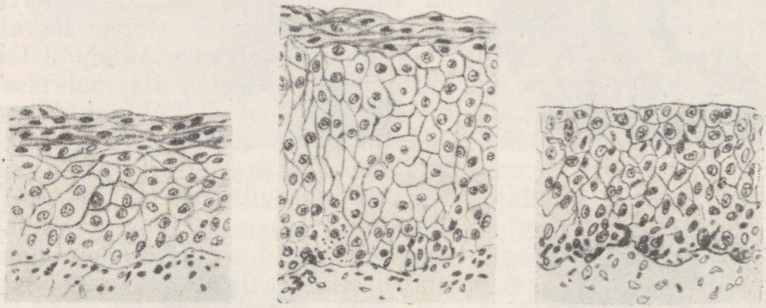
Põllumajandusloomadel kaasnevad östraaltsükli faasid analoogiliste, kuid vähem ilmekate muutustega, mistõttu siin pole võimalik vaginaaläigepreparaatide varal inna- või östraaltsükli faase täpselt määrata. Karakteerset sarvestunud kihti põllumajan-



Joonis 238. Valge roti tupe-epiteeli (ülemine rida) ja tupenõre (alumine rida) rakupilt: *1a* ja *1b* — diöstrumis, *2a* ja *2b* — proöstrumis, *3a* ja *3b* — innaajal (östrumis).
Esimesel juhul sisaldab vaginaalnõre rikkalikult rändrakke, teisel juhul tuumi sisaldavaid sarvestunud epiteelirakke ja innaajal — tuumata sarvliistakuid.

dusloomadel tavaliselt ei kujune ja seetõttu ei kao ka leukotsüüdid vaginaalnõrest täielikult peaaegu kunagi.

Sea vaginaalepiteel on diöstrumis 45—60 mikronit, proöstrumis 90—105 mikronit, innaajal 150—180 mikronit paks. Metöstrumis väheneb ta paksus uuesti. Epiteeli leukotsütaarne infiltratsioon ja glükogeenisisaldus esinevad metöstrumis. Diöstrumis on leukotsüüte vähe. Tiinuse ajal koosneb sea vaginaalepiteel ainult 2—3 rakukihist (innaajal 8—12 rakukihist). Ute vaginaalepiteeli pilti anöstrumis, innaajal ja tiinuse kestel näitab joonis 239.



Joonis 239. Ute vaginaalepiteeli muutused. (R a d e v i jt. järgi.)

Östraaltsükli kestel muutub ka tservikaallima füüsikaline ilme. Indleva ute tservikaallima äigepreparaat omandab leegil kuivatatuna sõnajalalehti meenutava struktuuri (joonis 240).

Näärmed. Näärmed esinevad emaslooma suguteedes ainult emakas ja tupe-esikus (e m a k a- ehk u t e r i i n n ä ä r m e d — *glandulae uterinae* — ja e s i k u- ehk v e s t i b u l a a r n ä ä r m e d — *glandulae vestibulares*). Suguteede teistes osades täidab sekretoorset funktsiooni osaliselt katteepiteel.

Uteriinnäärmed valmistavad loote toiduna kasutatavat u t e r i i n p i i m a, kuna vestibulaarnäärmete arvatavaks ülesandeks on vaid tupe limaskesta libestamine paarituse ajal.

U t e r i i n n ä ä r m e d esinevad prooprias emaka kõikides osades kuni emakakaela sisesuudmeni (karnivooridel ka emakakaelas). Emakakehas ja emakasarvedes on näärmetud ainult mäletsejaliste karunkulialgmed — lootekestade põõsashattude — kotüledoonide — kinnituspaigad. Hargnenud tubuloossed emakanäärmed (joonised 241 ja 242) ulatuvad oma lõppudega kuni lihaskestani. Üksnes kassil ja vanematel põllumajandusloomadel (eriti hobusel) jääb näärmekihi ja lihaskesta vahele näärmetu s u b g l a n d u l a a r k i h t. Ruminantidel ja seal on uteriinnäärmete pindmised osad märgatavalt jämedamad (diameeter veisel kuni 70—90 mikronit, seal ja lambal kuni 50—70 mikronit) ja sirgema

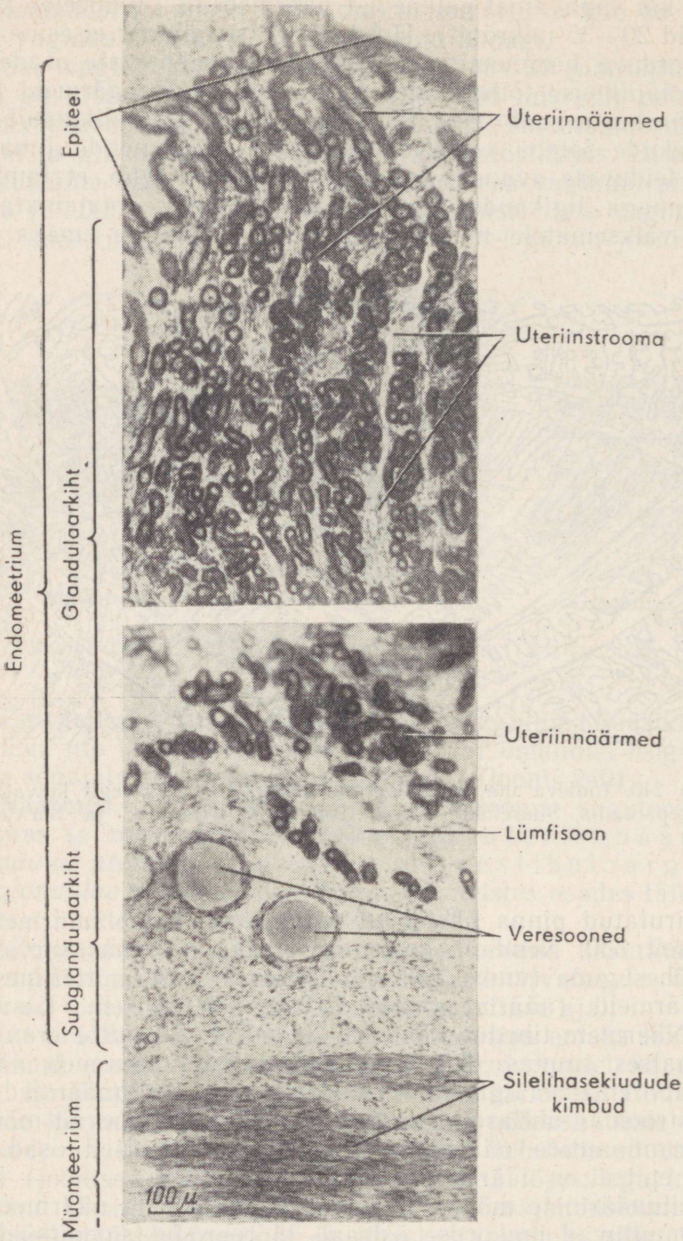
kuluga kui sügavamal paiknevad näärmeosad (diameeter keskmiselt vaid 20—35 mikronit). Hobusel sellist nähtust ei esine. Näärmete korduva hargnemise ja sügavamal paiknevate osade tugevama väänilisuse tõttu esineb lõikepreparaadis näärmeid tihedamalt lihaskesta naabruses. Suhteliselt kõige ulatuslikumalt leidub näärmekude lamba emakas. Näärmete arvu nende limaskesta pinnal leiduvate avauste kaudu fikseerides selgub, et lambal on veise omaga ligikaudu võrdne näärmete arv, vaatamata tema emaka väiksematele mõõtmetele. Veise mittetiine emaka limas-



Joonis 240. Indleva ute tservikaallima sõnajalamuster leegil kuivatatud äigepreparaadis. Suurendus umbes 1200 korda. (Berry' ja Savery' järgi.)

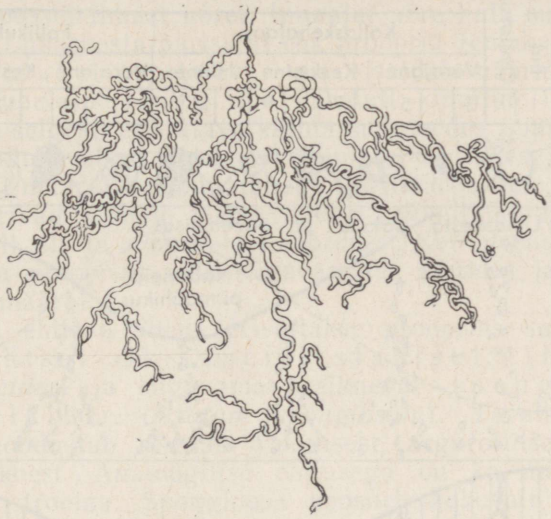
kesta sirutatud pinna ühel ruutsentimeetril leidub näärmeavasid keskmiselt 330. Nende koguarv on emaka mõlemas sarves ligikaudu ühesugune (umbes 50 000). Üldse on veise mittetiines emakas näärmeid (näärmeavasid) 70 000—138 000 (E. Lambur, 1958). Näärmete tihedus väheneb üldiselt (kuid mitte eranditult) tservikaalses suunas. Tiinetel mäletsejalistel suureneb näärmeavade arv emakas ligikaudu kahekordselt. Uteriinnäärmed paiknevad stroomas ühtlaselt hajutatuina; rühmiti esinevad mõnikord ainult ruminantide näärmete jämedamad pindmised osad. Ühekihiline epiteel on näärme kogu ulatuses ühtlane.

Uteriinnäärmete mõõtmed, nende väänilisus ja näärmeepiteeli ehitus muutuvad igakordse östraal- ja reproduktsioonitsükli kestel analoogiliselt katteepiteeli muutustega, kuid järgnevad viimastele mõne päeva võrra hiljem. Näärmete sekretsioon toimub näiteks veisel 5.—12. päevani, katteepiteeli sekretsioon aga samal



Joonis 241. Hobuse endomeetriumi ristlõige. Mikrofoto. Suurendus 60 korda. (O r i g.)

loomal tsükli 1. ja 2. päeval. Östraaltsüklis kestab uteriinnäärmete hüperplaasia ja nende sekretoorse talitluse intensiivistumine kuni kollaskeha taandarengu alguseni, kuid looma tiinestudes püsivad nad aktiivselt funktsioneerivatena kuni sünnituseni.



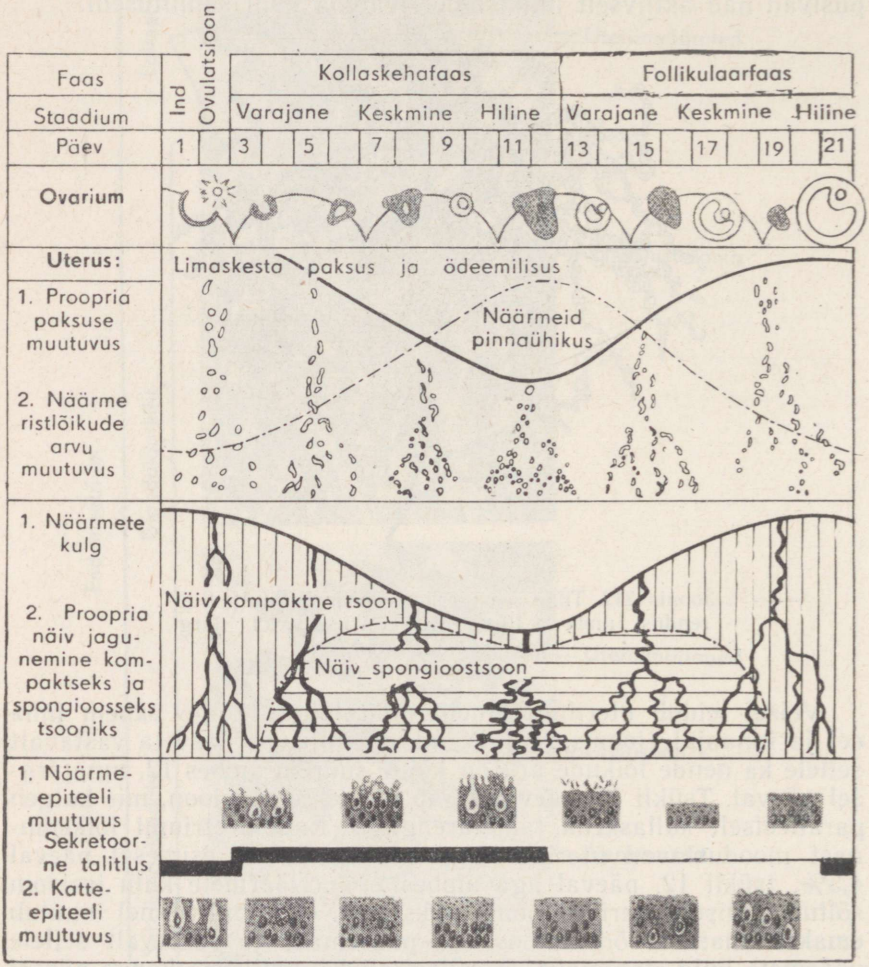
Joonis 242. Tiine sea uteriinnääre isoleeritult. Suurendus umbes 10 korda. (Wislocki järgi, ümber joonistatud.)

Veisel leidub uteriinnäärmeid mikrolõigus kõige vähem inna eel ja innaajal (joonis 243). Nende väänilisuse kasv ja vastavalt sellele ka nende lõikude arv on kõige suurem umbes 12. innajärgsel päeval. Tsükli 15. päeval algab nende regressioon, mis kulgeb paralleelselt kollaskeha taandarenguga. Endomeetriumi lõikepinnast moodustavad uteriinnäärmed veisel tsükli esimesel päeval 4,5%, tsükli 12. päeval aga umbes 27%. Näärmete kulu iseloom sõltub oluliselt uteriinstrooma paksusest. Östrooni toimel muutub emaka limaskest ödematoosseks, paksemaks ja vastavalt sellele näärmete kulg sirgemaks. Paralleelselt ödeemilisuse kaoga pärast inda õheneb limaskest uuesti, tingides ühtlasi näärmete väänilisust. On väiteid, et näärmete absoluutne pikkus tsükli faasidel üldse ei muutuvat (Vollmerhaus, 1957). Küll aga muutub nende diameeter.

Sea tiines emakas asetsevad uteriinnäärmete avauste kohal lootekestade areoolid (joonis 250).

Vestibulaarnäärmed (mis umbes 70 protsendil lammastest ja 50 protsendil koertest hoopis puuduvad) esinevad tupeesikus kas suuremate rühmitustena — suured vestibulaar-

näärmed (esinevad veisel ja kassil, mõnikord ka lambal) või hajutatuina — väikesed vestibulaarnäärmed. Üksikasjalikum ehituslik erinevus nende vahel puudub. Kõik nad on



Joonis 243. Veise normaalne uteriintsükkel. (Vollmerhausi järgi.)

hargnenud alveolaarsed näärmed, mille lõpposad on kaetud ühekihilise ja viimakäigud mitmekihilise epiteeliga. Hobusel ja seal on vestibulaarnäärmete viimakäigud nende lõpposadega võrreldes väga suured ja nad on kaetud väga paksu epiteeliga. Üldiselt meenutavad vestibulaarnäärmed isaslooma bulbouretraalnäärmeid. Näärmete piirkonnas esinevad silelihasekiud. Suured vesti-

bulaarnäärmed (mis avanevad kaudaalselt kusitiavast tupe-esiku lateraalsele pinnale) ulatuvad esiku ahendajalihase kihtide vahele. Väikesi vestibulaarnäärmeid leidub tupe-esiku mitmesugustel aladel, veisel aga ainult kliitorieelses ventraalses nõos. Vestibulaarnäärmete kuubikulised või kõrgeprismalised rakud valmistavad pidevalt viskoosset limast nõret. Innaajal nõre hulk suureneb.

Proopria. Limaskesta päriskiht ehk proopria (emakas ka uteriinstroomaks nimetatav), mis sisaldab näärmeid ainult emakas ja tupe-esikus ning mis vahetult kinnitub lihaskestale (submukoosa selgesti eristatava kihina suguteedes puudub), koosneb lihasekiududevabast sidekoest; viimasel on tupes ja tupe-esikus (vähemal määral ka munajuhas) fibrillaarne ilme, kuid emakas domineerivad kiuliste elementidena retikuliinkiud, mis tihenevad epiteeli all ja näärmete naabruses. Kollageenseid fibrille leidub emaka prooprias vaid sügavamates kihtides ja siingi on neid vähesel määral.

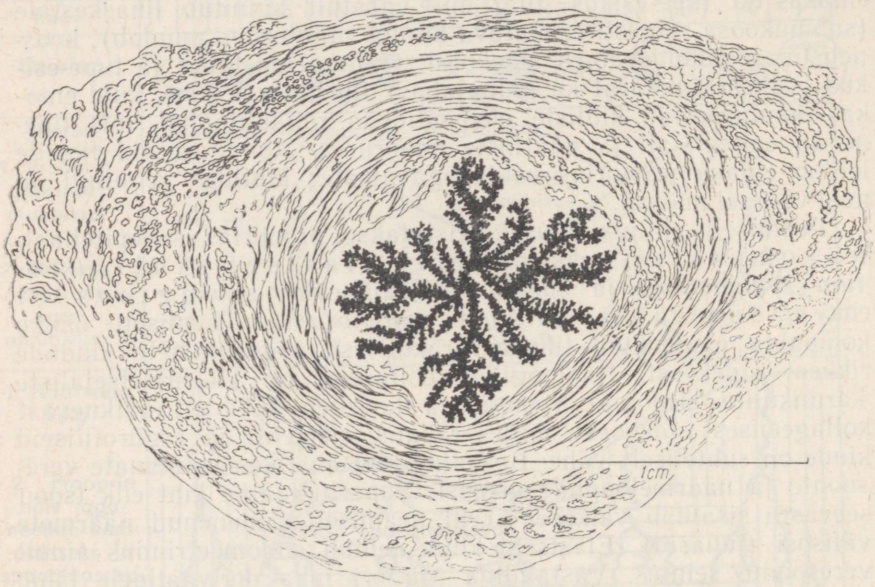
Peamiselt ehituse alusel eristatakse prooprias subepiteliaalset kompaktset ehk superfitsiaalset kihti (*stratum compactum*) ja sügavamal paiknevat spongioosset ehk basaalkihti (*stratum spongiosum*). Tavaliselt õhuke kompakta moodustub tihedast rakulisest, argürofiilsete kiudude rikkast sidekoest. Analoogilise ehitusega on ka mäletsejaliste karunkulite strooma. Spongioosa koosneb kohevalt paiknevast kollageensest sidekoest, milles rakulisi elemente ja argürofiilseid kiude on suhteliselt vähe. Basaalne kiht on rikas suuremate veresoonte ja näärmelõppude poolest. Superfitsiaalne kiht ehk tsoon seevastu sisaldab väikesel arvul peamiselt jämenenud näärmete välisosi (juhasid). Elastseid kiude leidub endomeetriumis ainult veresoonte seintes. Vastandina Mülleri juha derivaatidele läbib tupe ja tupe-esiku proopriat epiteeli all ning veresoonte naabruses tihenev elastsete kiudude võrk. Tupe-esiku sügavamates kihtides paikneb laiade veenide kavernoosne võrk. Epiteelipoolsel pinnal on tupe-esiku proopria kaetud epiteelisse ulatuvate lihtpapillidega.

Peale paiksete rakkude leidub munajuhas ja emakas histiotsüüte, nuumrakke, granulotsüüte ja lümfoidseid rändrakke. Eriti rakurikas on mäletsejaliste emakas karunkulite algmete proopria, mis meenutab ovariaalstroomat. Ka tupes ja tupe-esikus leidub alaliselt rändrakke ja lümfifolliikuleid.

Innaaegsed ja innajärgsed muutused avalduvad katteepiteeli ja näärmete muutuste kõrval ka uteriinstroomas, esinedes peamiselt hüpereemia ning seroosse ja rakulise infiltratsiooni näol.

Lihaskest. Suguteede lihaskest (mida emaka osas nimetatakse müomeetriumiks) koosneb, välja arvatud tupe-esik, kogu ulatuses silelihaskoest, mis on koondunud seespoolseks tsirkulaarseks ja väljaspoolseks longitudinaalseks kihiks. Seos kummagi kihi vahel on nõrk, nii et neid võib (mäletsejalistel

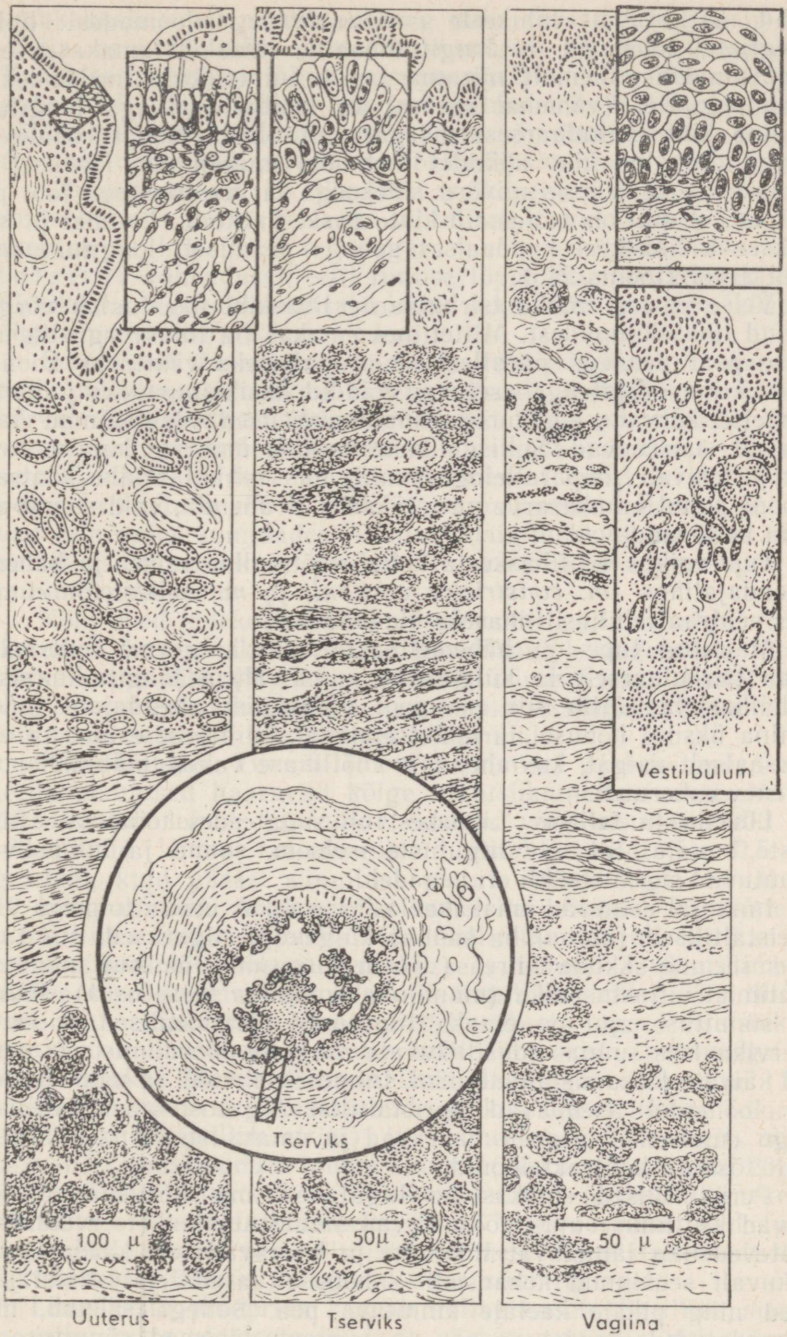
ja seal) teineteisest preparatsiooni teel hõlpsasti eraldada. Longitudinaalne kiht seostub vahetult laisideme (või munajuha-osas laisideme kõrvalkurru — mesosalpinksi) lihaskestaga, mille tõttu teda mõnelt poolt vaadeldakse ka seroskesta lihaskihina. Kummagi lihaskihi vahel asetseb soonterikas sidekoekiht — soonkiht (*stratum vasculare*), mis aga põllumajandusloomadel emaka osas on vaginaalses suunas suureneval määral sulundu-



Joonis 244. Hobuse emakakaela ristlõige.
Seespool pikikurrustunud limaskest, vahepeal — tsirkulaarne lihaskiht ja väljaspool — longitudinaalne lihaskiht. Musta rosetina on näidatud emakakaela valendik.

nud lihaskesta tsirkulaarsesse (ja endomeetriumi basaalsesse) kihti, kaotades samas oma pideva (kihti moodustava) ilme. Üldiselt esineb soonkiht suguteede lihaskestas kogu laikurru kinnituse ulatuses, ka munajuhas ja tupes.

Lihaskesta paksus, mille suhtes suguteede sümmeetrilised osad (vasak- ning parempoolne emakasarv ja vasak- ning parempoolne munajuha) isekeskis võrduvad, kasvab kaudaalses suunas, jõudes maksimumini emakakaelas (joonis 244). Eriti märgatavalt toimub mainitud kasv munajuhas. Siin võrdub tsirkulaarse lihaskihi paksus ampullis vaid umbes 100 mikroniga, emakatipu läheduses aga ulatub see ligi 1 mm-ni. Lihaskihtide omavahelise paksuse osas erinevad pikkade emakasarvedega (pluripaarsed) loo-



Joonis 245. Sea emassuguorganite seina mikroehitus. (Joonise on õpperaamatu jaoks valmistanud veterinaariakandidaat E. L a m b u r.)

mad märgatavalt lühikeste emakasarvedega loomadest: hulgipoegijatel loomadel on longitudinaalne lihaskiht emakasarvedes tugevam või vähemalt niisama tugev kui tsirkulaarne lihaskiht, ainupoegijatel (vähemal määral ka lambal) on aga longitudinaalne kiht tsirkulaarsest märgatavalt õhem. Hoopis õhuke on longitudinaalne kiht kõikidel loomadel munajuhas. Hobusel on lihaskest emaka osas niivõrd sidekoega ja veresoontega läbi põimunud, et siin on mõlemaid kihte raske eristada. Lambal ja seal pakseneb lihaskest kaudaalses suunas peamiselt longitudinaalse kihi arvel (joonis 245).

Veise ja sea emaka tsirkulaarne lihaskiht moodustub võrgustunud lihasekimpudest. Mittetiines emakas on lihasvõrgustik üksteise peal peaaegu paralleelselt asetsevateks väätideks koondunud. Tiinuse ajal aga asetuvad väädid üksikkimpudeks jaotunult üksteise kõrvale, kusjuures kimpudevahelised võrgusilmad kord-korralt suurenevad. Sellise lihasekimpude ümbernihkumise tagajärjel tekivad jõuparallelogrammid, mis tsirkulaarkihi kontraktsiooni puhul emakasarve mitte üksnes ei ahenda, vaid samal ajal teda ka lühendavad.

Tupe-esikus on lihaskesta kohal vöötkiuline esiku- ja häbemeahendajalihas (*m. constrictor vestibuli* ja *m. constrictor cunni*), mis ventraalselt kusitilihaseks üle lähevad.

Mainitud tupe- ja häbemelihaste kiud kulgevad ventraalses osas tsirkulaarselt ja külgosades enam-vähem longitudinaalselt. Silelihaskiht säilib siin seespool vöötkiulisi ahendajaid pideva kihina üksnes hobusel ja mäletsejalistel, kuid seal esineb ta vaid dorsaalselt paigal, kus ahendaja-vöötlihase vahele jääb tahapoole laienev vaheruum.

Lihaskesta talitlus. Lihaskest on suguteedes toimuvate liigutuste kandja. Siinsete liigutuste iseloom, suund ja intensiivsus muutuvad sigimistsükli eri aegadel.

Innaajal esinevad emakakaelas ja emakas imeva toimega antiperistaltilised (munajuha suunas kulgevad) liigutused, mis tagavad seemnerakkude kiiret (vähem kui tunni jooksul toimuvat) juhtimist viljastuspaika (munajuha ampullaarsesse ossa). Tiinuse ja sünnituse ajal on emaka liigutused peristaltilised, toimudes tservikaalses suunas edasiliikuvate rõngjate nöördumiste ja nende eel käivate lõtvumislainete näol. Inimesel, ahvidel ja mõnedel teistel loomadel asendavad peristaltilisi liigutusi aperistaltilised, kogu emakat üheaegselt haaravad ja emaka siserõhku märgatavalt tõstvad kontraktsioonid.

Peristaltilised emakaseina liigutused, mis nõrgematena esinevad ka tiinuse ajal, põhjustavad samasuunalist (tservikaalset) lootevedeliku lainetavat liikumist ja haaravad teel kaasa kerega liikuvalt seostunud kehaosad — hobusel ja mäletsejalistel jäsemed ning pikale kaelale kinnituva pea. Sellega seletub, miks tähendatud loomadel on pea ja (sirgus) jäsemed sünnituse eel

emakakaela vastu suunatud ning miks varsad, vasikad ja talled. välja arvatud mõni protsent erandeid, sünnivad peaasetuses. Karakteerne on mainitud ainupoegijatele loomadele ka nende nabaväädi väike pikkus (kehast mitmekordselt lühem), millega välditakse tema sattumine esmasena sünnitusteedesse, kus võiks toimuda nabaväädi veresoonte kokkupigistumine.

Üldiselt on emaka lihaskest soikeperioodil ja tiinuse algul mitmekesiste ärrituste vastu suhteliselt refraktaarne. Tundlikuks muutub ta hüpofüüsi tagasagara poolt produtseeritava oksütotsiini vahendusel, eriti tiinuse lõpul. Sünnitusaegseid emaka lihaskesta tugevaid kontraktsioone koos neid abistava kõhupressiga nimetatakse väitusteks.

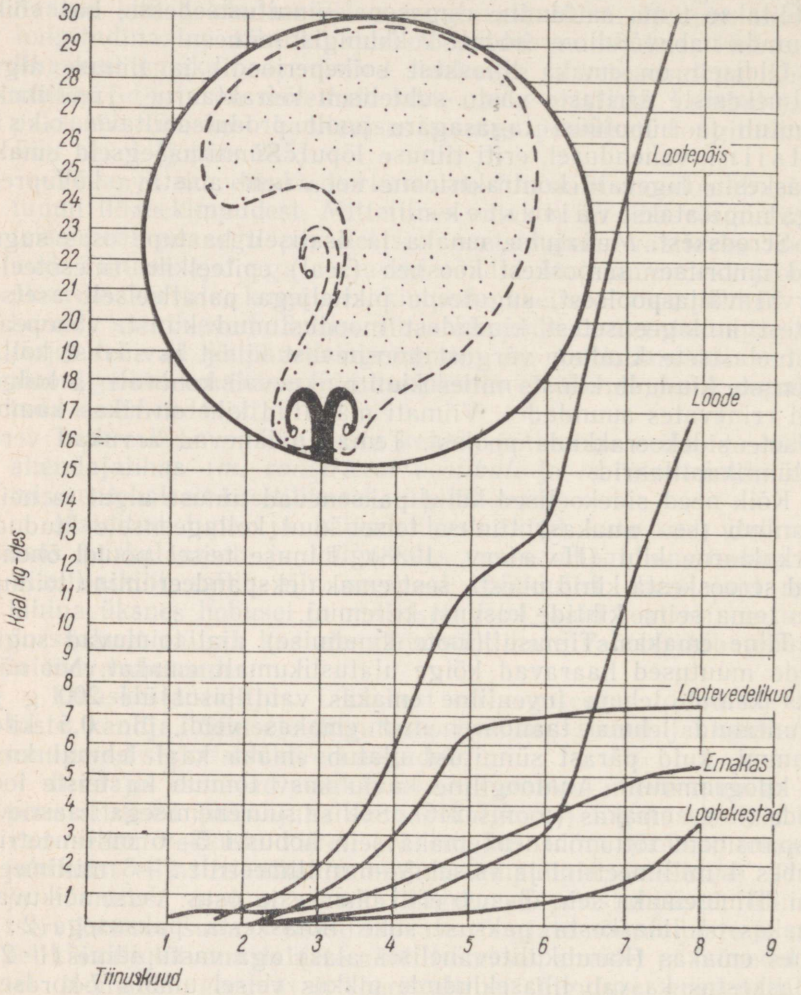
Serooskest. Munajuha, emaka ja osaliselt ka tupe osas suguteid ümbritsev serooskest koosneb (seal) epiteelkihi (mesoteeli) kõrval väljaspoolsest, suguteede pikiteljega paralleelselt asetsevatest kollageensetest kiududest moodustunud kihist, vahepealsest elastsete kiudude võrgust koosnevast kihist ja süvast kollageensete kiudude kihist, milles kiud paiknevad kohevalt ja kulgevad erinevates suundades. Viimati mainitud kiht on rikas kambiaalsete sidekoerakkude poolest. Temas paiknevad arvukad vereja lümfikapillaarid.

Kõik need sidekoelised kihid paksenevad tiinuse algul ja neile lisandub (sea emakas) tiinuse teisel kuul kollageensete kiudude tsirkulaarne kiht (Hvatov, 1938). Tiinuse teisel poolel õhenevad serooskesta kihid uuesti, sest emaka ekspandeerumine toimub siis tema seina kihtide kasvust kiiremini.

Tiine emakas. Tiinuse (loote kandmise) ajal toimuvad suguteede muutused haaravad kõige ulatuslikumalt emakat. Nii näiteks kaalub lehma juveniilne emakas vaid pisut üle 200 g ja sünnitanud lehma taandarenenud emakas veidi üle 0,5 kilogrammi, kuid pärast sünnitust ulatub emaka kaal lehmal kuni 10 kilogrammini. Analoogiline kaalu kasv toimub ka teiste loomade tiines emakas (joonis 246). Sellise suurenemisega kaasneva ekspansiooni tõttu õheneb emaka sein hobusel 5—6 millimeetrilt umbes 4 millimeetrini ja veisel 3—6 millimeetrilt 2—3 millimeetrini. Tiine emaka sein õheneb eriti lihaskesta osas. Veise soikuvas emakas on lihaskesta paksuse suhe limaskesta paksusega 2 : 1, tiines emakas (karunkulitevahelises alas) aga vastupidine (1 : 2). Lihaskestas kasvab lihasekiudude pikkus veisel umbes 7-kordselt (ulatudes 0,8 millimeetrini) ja diameeter kahekordselt; samuti kasvab ka lihasekiudude tuuma suurus (pikkus veisel kuni 20 mikronit). Tiinusaegne emaka lihaskest muutub ühtlasi mitmekesiste ärrituste suhtes refraktaarseks. Tema tugevad rütmilised (põllumajandusloomadel peristaltilised, inimesel aperistaltilised) kontraktsioonid (väitused) algavad alles sünnituse eel.

Limaskesta prooprias kasvab kollageensete fibrillide sisaldus ja serooskesta elastsete kiudude võrk tugevneb. Eriti märgatav

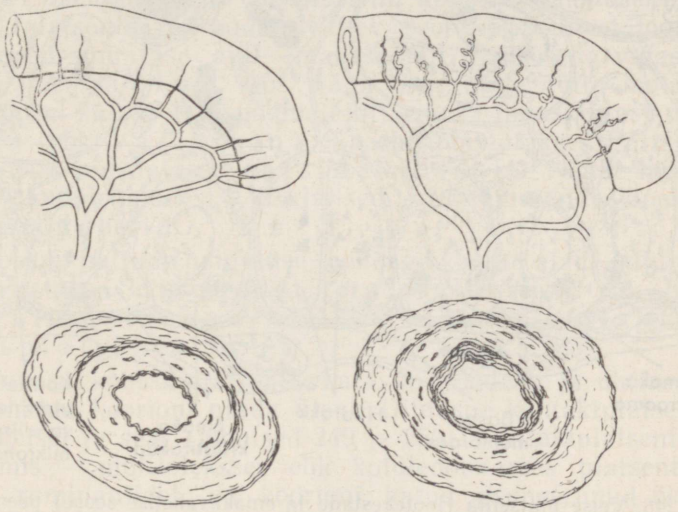
on elastsete kiudude kasv arterite intimas ja adventiitsias, milline tunnus võimaldab eristada tiine olnud looma juveniilsest (joonis 247). Rakuliste elementide osas väheneb tiinuse ajal histio-



Joonis 246. Tiinusaegsed kaalulised muutused lehma emakas. Sõõris on näidatud mittetiine (must) ja tiine (täpitatud) emaka suuruse vahekord.

tsüütide hulk ja suureneb samal ajal lümfotsüütide arv. Katte- ja näärmeepiteel püsivad kogu tiinuse kestel setserneerivatena ja endomeetrium seroosse infiltratsiooni tõttu mahlakana.

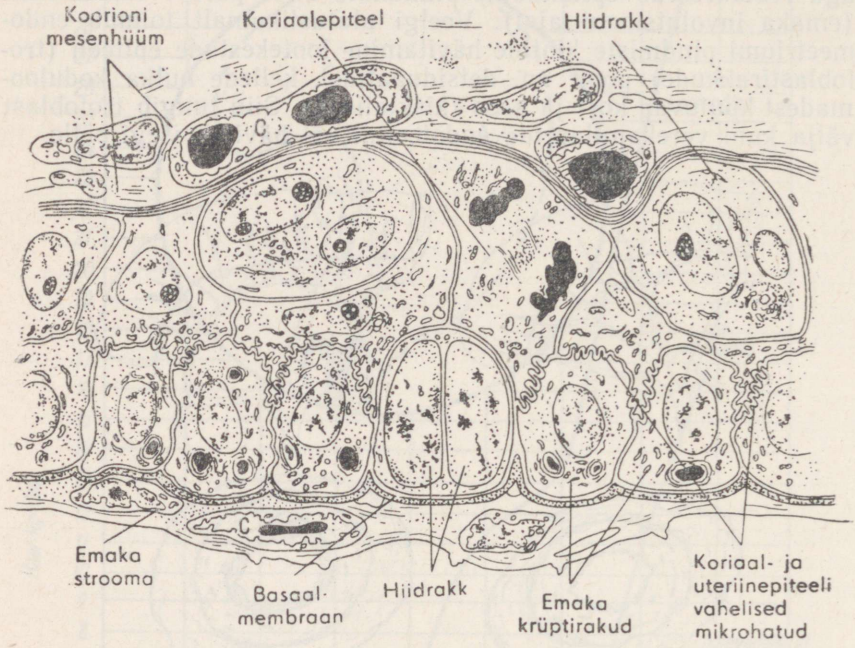
Välja arvatud lammas, püsib teistel põllumajandusloomadel emaka katteepiteel kogu tiinuse kestel (joonis 248 ja tahvel XXII). Lambal seevastu hävib ta idulase implantatsiooni ajal (tiinuse 3. ja 4. nädala vahel) kogu emaka ulatuses, kuid taastub karunkulitevahelisel alal umbes 10. tiinusnädalal uuesti. Karunkulites aga restaureerub epiteliaalne pinnakate alles pärast sünnitamist (emaka involutsiooni ajal). Veelgi ulatuslikumalt toimub endometriumi pindmiste kihtide hävitamine lootekestade epiteeli (trofoblastirakkude) poolt nn. detsiduaatidel, kellede hulka koduloomadest kuuluvad koer ja kass (kiskjalised). Siin tungib trofoblast välja kuni verekapillaaride endoteelini või hävitab isegi selle.



Joonis 247. Juveniilse sea emakasarv ja emaka veresoone ristlõige (vasakul) ning poeginud emise emakasarve veresooned ja nende ristlõige (paremal).
Poeginud emise emakasarv iseloomustub tema veresoonte tugeva väänilisusega ja elastse koe rohkusega veresoone seinas (eriti intimas).

Uteriinnäärmed kasvavad tiinuse ajal pikkuses (välja arvatud veisel) ja jämeduses ning samuti suureneb nende väänilisus. Lambal näiteks ulatub uteriinnäärmete pikkus tiinuse kolmanda nädala algul 5—6 millimeetrini, tiinuse lõpul aga kuni 20 millimeetrini. Samal ajal toimub diameetri kasv 0,1 millimeetrilt 1 millimeetrini ning erinevus näärmete pindmiste ja süvade osade jämeduse vahel (mis mäletsejalistel ja seal esineb selgesti mittetiines emakas) kaob. Arvestades samal ajal näärmete kõikides osades esinevaid mitoose, tuleb oletada, et näärmed kasvavad pea-

miselt rakkude arvu suurenemise näol. Sea puhul kirjeldatakse samal ajal ka uute harguste tekkimist näärmeis ja hobusel epiteeli sopistumist näärmevalendiku suunas. Osa näärmeist kulgeb emakaseina väljavenimise tõttu emaka sisepinnaga paralleelselt ja nende ristlõige on sel puhul lame.



Joonis 248. Veise platsenta (lootekestade ja emakavahelise seose) peenehitus. (Björkmani ja Bloomi järgi.)

Eriti ulatuslikult kasvavad tiinuse ajal ruminantide karunkulid, omandades lambal maksimaalse suuruse tiinuse 10. nädalaks. Pärast seda väheneb nende suurus mõnevõrra uuesti ja mõned neist isegi kaovad hoopis. Karunkulites asetsevaid süvendeid (krüpte) täidavad korduvalt hargnenud koorioni hatud. Viimaseid kattev epiteel (trofoblast) on kõige kõrgem koorioni hattude baasil (krüptidevaheliste septide harja kohal), kõige madalam hattudel ja vahepealne hattudevabal (membranoossel) koorionil. Ainu- või pseudokihilises trofoblastis leiduvad ruminantidel suured fagotsütoosivõimelised kahetuumalised (binukleaarsed) **hiidrakud** (joonis 248).

Lambal esinevad karunkulite pinnal krüptidevaheliste septide harjal ajutiselt väikesed endomeetriumi kapillaaristikust pärinevad verevalumid.

Emaka sünnitusjärgne taandareng ehk involutsioon kestab lehmal laudaperioodil 23—26 päeva ja karjamaaperioodil 17—19 päeva.

Platsenta. Loote toitumine, hingamine ja ekskretsioon (kui ka tema osaline varustumine hormonaalsete produktidega) toimub teda ümbritseva ja emaka limaskestaga kontaktis oleva välise lootekesta — koorioni — vahendusel, mis kontaktipinna suurendamise otstarbel on kaetud liigiti erinevate hattudega. Koorioni hatustik koos emaka limaskesta muutunud väliskihiga moodustab platsenta.

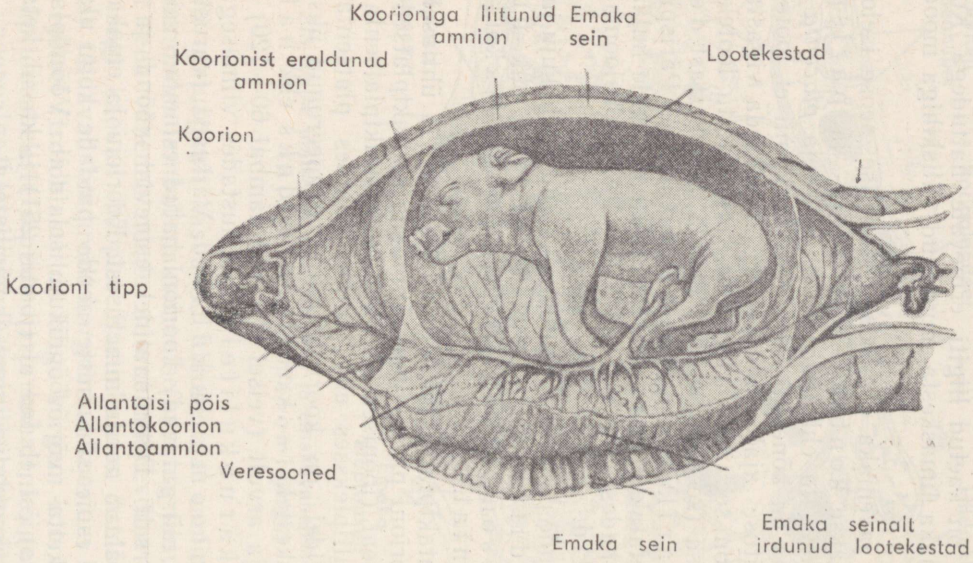
Lootekestade ja emaka limaskesta vahelise seose iseloomule vastavalt eristatakse kontakt- ehk pool- ja pärisplatsentat (*semiplacenta* ehk *placenta apposita* ja *placenta vera*). Kontaktplatsentas on kõne all olev seos nõrk, nii et lootekestad vabanevad sünnituse ajal emakaseinalt ilma seda vigastamata. Pärisplatsentas on see seos väga tihe, mille tõttu lootekestade eraldumisel ka osa (seespoolne kiht) emaka limaskestast detsiiduana ehk varikihina kaasa tõmmatakse. Pärisplatsentaga loomi nimetatakse detsiduaatideks. Nende hulka kuuluvad koduloomadest kiskjalised. Põllumajandusloomad on adetsiduaadid.

Koorioni hattude paigutuse, nendega kaetud alade kuju jm. alusel eristatakse difuusset, multipleksset ehk hulgihatikulist, tsonaarset ehk vöönd- ja diskus- ehk ketasplatsentat.

Difuusses kontaktplatsentas katavad tihedasti ja ühtlaselt paiknevad hatud koorioni pinda üleni. Difuusne kontaktplatsenta esineb hobusel ja seal (joonised 249 ja 250). Kontaktplatsenta teises alavormis — multipleksses ehk kotüledonaarses platsentas, mis esineb ruminantidel, on koorioni hatud grupeerunud üksteisest eraldunud põõsakesteks — kotüledoonideks ehk hatikuteks. Asendilt ja arvult (veisel 80—100, lambal 60—120) vastavad nad emaka karunkulitele, moodustades viimasega seostunult platsentoome ehk käbisid. Väikesed (varustamata silmaga vaevalt märgatavad) koorioni hatud esinevad veisel ka interkotüledonaarselt. Detsiduaatidel esinevad vöönd- ja ketasplatsenta kuju nähtub nende nimetusest. Koorioni ja emaka vaheline tihe seos ei esine siin mitte nende pindade kogu ulatuses, vaid piiratud, ketta- või vööndikujulisel alal. Vööndplatsenta (*placenta zonaria*) esineb koeral (joonis 251) ja kassil, ketasplatsenta (*placenta discoidalis*) inimesel, närilistel jt.

Lootekestadest (detsiduaatidel ka emaka varikihist) moodustuvad sünnituse ajal või sünnitusjärgselt eralduvad päramised (*secundinae*).

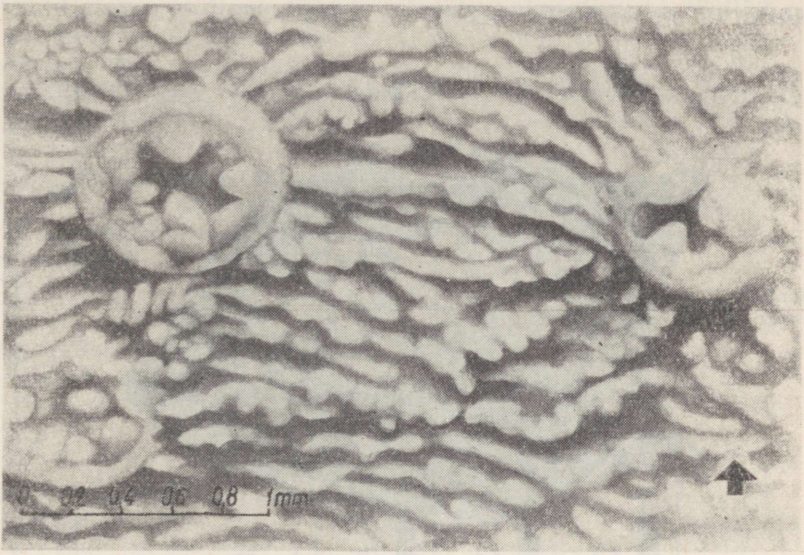
Vastavalt koekihtide arvule, mis jäävad püsima koorioni epiteeli ehk trofoblasti ja emaloome vere vahele, eristatakse 1) epi-



Joonis 249. Sea lootekestad. Emakas ja lootepõis on avatud pikilõikega, mistõttu on näha niihästi loote nabaväädikaudne seos lootekestadega kui ka viimaste omavaheline seos. Loode on siin igast küljest ümbritsetud ühestainsast põiest — koorioniga või allantoisiga seostunud amnionist. Kaheharuline allantois laiub vaid lootepõie otstel. (K r ö l l i n g i järgi.)

teliokoriaalset, 2) sündesmokoriaalset, 3) endoteliokoriaalset, 4) hemokoriaalset platsentat (tahvel XXII).

Epiteliokoriaalses platsentas (hobusel, seal ja veisel) on säilinud kõik emapoolsed platsenta või uuteruse koekihid, mistõttu koorioni epiteel on siin kontaktis emaka katteepiteeliga.



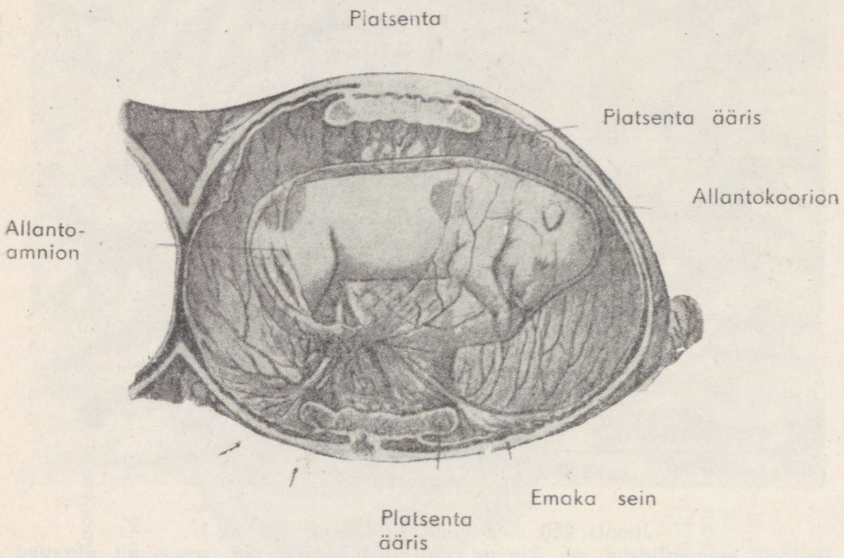
Joonis 250. Sea koorioni reljeef. (Orig.)
Reljeefi elementideks on kurrud, kurdude harjalt või iseseisvalt algavad hatud ja rõngasjad areoolid. Nool näitab lootepõie ja emakasarve pikitelje suunda.

Sündesmokoriaalses platsentas, mis on omane lambale, puudub uteriinepiteel (vähemalt osaliselt), mistõttu koorioni hatud asetsevad vastu uteriinstroomat (sidekude). Endoteliokoriaalses platsentas (kiskjalistel) on koorioni epiteel kontaktis emaka verekapillaaride endoteeliga; näriliste, putuktoiduliste ja primaatide (sealhulgas ka inimese) hemokoriaalses platsentas puudub ka uuteruse veresoonte endoteelkate ja koorioni epiteeli vastas asetseb vahetult ema veri.

Seega väheneb loote ja emalooma vere vahelise barjääri kihistuste arv kord-korralt koorioni epiteeli poolt tiinuse esimestel kuudel produtseeritava proteolüütilise ehk tsütolüütilise substantsi toimel. Maksimaalselt koosneb mainitud platsentabarjäär järgmistest koekihtidest: 1) emapoolne veresoonte endoteel, 2) emapoolseid veresooni ümbritsev uteriinstrooma, 3) emaka epiteel, 4) koo-

rioni epiteel, 5) koorioni sidekude ja 6) koorioni veresoonte endoteel (tahvel XXII).

Loetletud kihtidest jäävad koorionile kuuluvad peaaegu alati püsima, vaatamata platsentatsiooni vormile ja tiinusperioodile. Seevastu aga vähenevad platsentatsiooni täienedes barjääri uteriinse osa kihid sel teel, et koorioni epiteel tungib kord-korralt toiteallikale — emalooma verele — ikka lähemale, hävitades lõpuks ka emapoolsete veresoonte seinad.



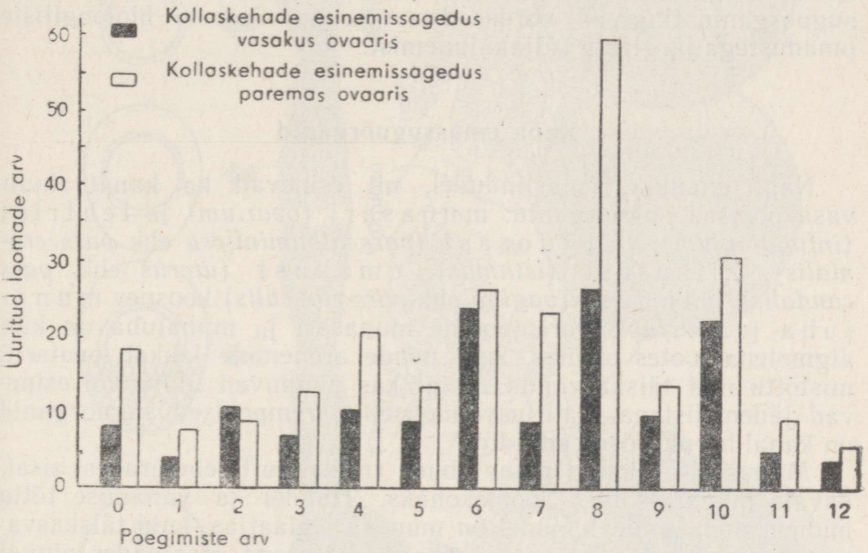
Joonis 251. Tiine koera emaka ampull koos loote, lootevedelike, lootekestade ja platsentaga. (Kröllingi järgi.)
Loode on siin (nagu hobuselgi) ümbritsetud kahest vedelikuga täitunud põiest — amnionivedelikku sisaldavast allantoamnionist ja allantoisivedelikuga täitunud allantokoorionist (joonisel pikuti poolitatud). Mustjaspruunide äärepalistustega platsenta ümbritseb loodet vööndikujuliselt (tsonaar- ehk vööndplatsenta).

Platsenta ühegi vormi puhul ei puutu loote ja ema veri kunagi otseselt kokku; ükski tilk ema verest ei satu loote vereringesse. Isegi hemokoriaalses platsentas jääb kummagi vahele kolmekihiline koriaalne barjäär, mille kaudu toimub toitainete, ainevahetusproduktide ja gaaside difusioon.

Suguteede innervatsioon. Suguteed on kõikide kestade osas innerveeritud niihästi aferentsete (müeliniseerunud) kui ka eferentsete (vegetatiivsete) kiudude poolt. Närvirakud munajuhas ja emakas tavaliselt puuduvad, kuid nad võivad esineda tupes ja

tupe-esikus. Aferentsete lõpmete kapseldunud vorme leidub ainult tupes (genitaalkehad), põõsjaid lõpmeid aga kõikjal. Aferentsed lõpmed reageerivad emakas mehaanilisele, termilisele ja keemilisele ärritusele (mehhano-, baro- ja kemoretseptorid); seejuures aga ei tarvitse tähendatud ärritusvormidest tekkiv erutuslaine paratamatult teadvusse jõuda.

Eferentne innervatsioon on emakas peamiselt sümpaatiline, kuid nagu järeldub spinaalnärvide sakraaljuurte läbilõikamisega kaasnevast emakasiseste närvikiudude osalisest degeneratsioonist, on siin kaastegev ka parasümpaatiline süsteem. Sümpaatilised kiud jõuavad emakasse hüpogastrilise põimiku kaudu.



Joonis 252. Tiinuskollaskehade esinemise sagedus veise paremas ja vasakus ovaaris. (K e e r d i andmete põhjal koostatud diagramm.)

Emassuguorganite morfoloogiline ja funktsionaalne asümmeetria. Veistel esinevad niihästi perioodilised kui ka tiinuskollaskehad ülekaalukalt (57—60%) parempoolses ovaaris (joonis 252). Sama kehtib ka parempoolse emakasarve tiinuse kohta. Munarakkude või loodete ülerännet esineb veisel üksnes erandlikult (umbes 0,2% tiinusjuhtudest). Veise parempoolse ovaari ja parempoolse emakasarve funktsionaalne üleolek vasakpoolsete organite suhtes avaldub kõikides vanuseastmetes. Parempoolse ovaari, munajuha ja emakasarve mõnevõrra suuremad mõõtmed vasakpoolsetega võrreldes on veisel tingitud mitte üksnes sama poole funktsionaalsest

üleolekust, vaid esinevad samal ajal ka kaasasündinud nähtusena.

Võrdselt veisega avaldub parempoolsete emassuguorganite funktsionaalne üleolek ka lambal.

Seal esineb emassuguorganite talitluslik diferents enamiku autorite andmete põhjal vasakpoolse ovaari kasuks. Kuid vaatamata kollaskehade arvu võimalikule erinevusele vastasovaarides on loodete arv vastaspoolsetes emakasarvedes ligikaudu võrdne.

Märal talitleb intensiivsemalt vasak ovaar, kuid tiinestumist täheldatakse umbes 25% võrra sagedamini paremas emakasarves.

Emassuguorganite funktsionaalse asümmeetria mehhanism on põllumajandusloomadel tänini selgitamata. Teatavale funktsionaalsele asümmeetriale vaatamata tuleb arvata, et mõlemapoolsed suguorganid tingivad võrdse kasvuga ja võrdsete bioloogiliste omadustega järglaste väljakujunemist.

Kana emassuguorganid

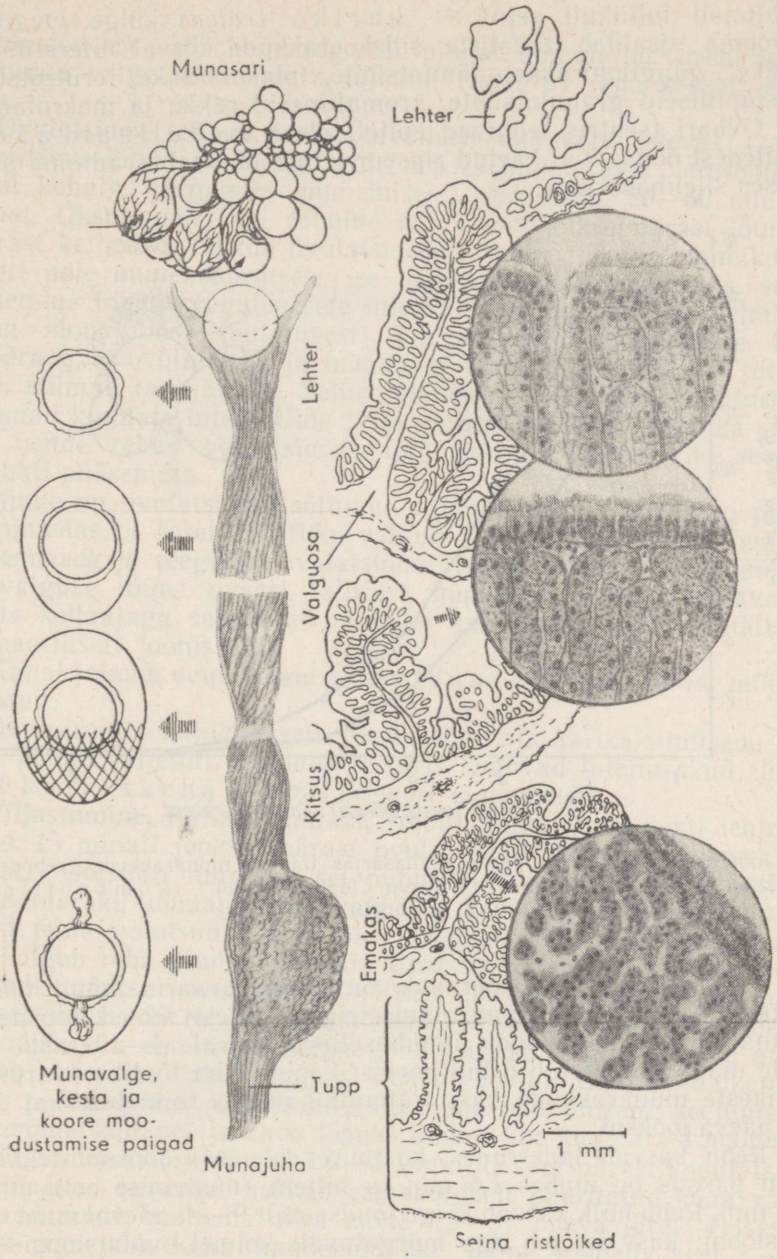
Nagu enamikul emaslindudel, nii esinevad ka kanal ainult vasakpoolsed suguorganid: munasari (*ovarium*) ja lehtrist (*infundibulum*), valguosast (*pars albuminifera* ehk *pars cranialis*), kitsusest (*isthmus*), emakast (*uterus* ehk *pars caudalis*) ja tupest (*vagina* ehk *pars cloacalis*) koosnev munajuha (*oviductus*). Parempoolne munasari ja munajuha on küll algmetena lootes olemas, kuid nende arenemine lakkab peatselt, mistõttu nad täiskasvanud linnul kas puuduvad üldse või esinevad jädemelistena. Talitlusvõimelised parempoolsed suguorganid on kanal harukordsed erandid.

Munasari on kanal munarebude (rikkalikult rebuterakesi sisaldavate munarakkude) loomekohaks. Tibudel ja vanaduse tõttu munemast lakanud kanadel on munasari plaatjas, kuid täiskasvanud ja munejal kanal on ta kobarja ehitusega, sisaldades pinnal ja sees erineva suurusega õhukesest, veresoontega varustatud kihnust ümbritsetud kerajaid rebusid (joonis 253).

Munarakkude arv ulatub munemist alustaval kanal kuni 3500-ni (leghornil keskmiselt 1100 ja roodailendil 1600 munarakku). Hiljem nende arv oletatavasti enam ei suurene. Kodupardil on munarakkude arv märgatavalt suurem (kuni 1500) kui metspardil (umbes 600). Oma lõplikku arengut alustavad munarakud ükshaaval.

Linnu ovaari pinda katab (mitoosidevaba) ühekihiline epiteel. Epiteeli all asetsevale valkjaskestale järgneb algul väikeste ja sügavamal suurte folliikulite kiht ning lõpuks organi keskel sidekoelise tuumana soonterikas vaskuloosstrooma.

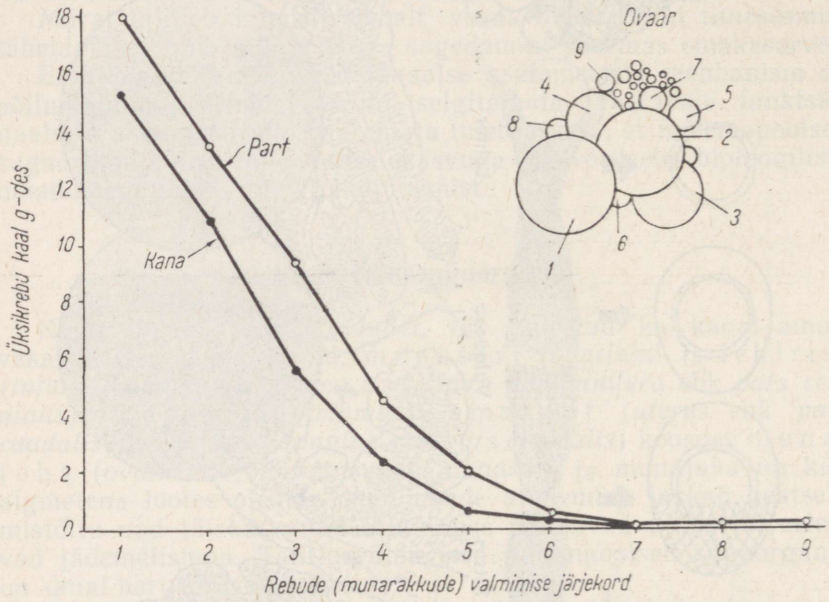
Folliikuliepiteel püsib lindudel kogu aeg ühekihilisena ja suurtes folliikulites lamedana. Ovulatsiooni puhul jääb folliikuliepiteel



Joonis 253. Kana munajuha anatoomilised allosad, nende ehitus ja osatähtsus muna moodustamisel. (Orig.)

tühjunud folliikuli seina — karika (*calyx*) külge. Ovariaalstrooma sisaldab tavaliste sidekoerakkude kõrval interstitsiaalrakke, ganglionirakke, lümfotsüüte, plasmarakke, erütrotsüüte, eosinofiilseid granulotsüüte, kromafiinseid rakke ja makrofaage.

Ovaari tsentris leiduvad epiteliaalsed medullaarväädid, milledest õõnsad on kaetud ripsepiteeliga ja sisaldavad oma naabruses silelihasekiude.



Joonis 254. Kana ja pardi munasarjas toimuv munarakkude (rebude) kaalu suurenemine nende kasvu lõpp-päevadel. (Romanoffide järgi.)

Väljaspool munemisperioode on kanal ovaaris ainult mikroskoopilised ja kuni 6 mm diameetriga valgest rebust koosnevad munad. Munemisperioodil ilmub selliste kõrvale 4—10 rebu, millede diameeter ulatub 6 millimeetrist 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 umbes 1,5 mm ja hiljem (munemise eel) umbes 0,7 mm. Rebu hulk kasvab kõige jõudsamalt 9.—4. päeval enne ovulatsiooni; kasv langeb aga märgatavalt kolmel ovulatsioonieelsel päeval (joonis 254).

Rebu ladestub pidevate kihtidena, välja arvatud blastodermi ehk idutähni piirkond, mis jääb rebukihist katmata.

Et blastoderm püsib kogu aeg rebu pinnal, siis ulatub varem moodustunud valge rebu ümara tulbana (*latebra*) rebu keskelt pinnale.

Ovulatsioon toimub kanal tavaliselt üks kord päevas (rebu ümbritseva kihnu rebenedes stigmaks nimetataval veresoontevabal kohal), järgnedes munemisele keskmiselt 30—60 minuti pärast. Üksnes siis, kui eelmine muna munetakse pärast lõunat (pärast kella 16), lükkub ovulatsioon järgneva päeva hommikule. Ometi pole munemisprotsess ise ovulatsiooni põhjustajaks, sest munemine toimub regulaarsete intervallidega ka siis, kui eelmine muna munajuhast (uuterusest) enneaegselt kõrvaldatakse. On tõepärane, et ovulatsioon ja munemine on ühe ja sama seni tundmata stiimuli tagajärjeks. Sellise oletusega seletuksidki nähtused, et kanad kindlate intervallide järel munemiskasti lähevad ka siis, kui nende rebud ovulatsiooni ajal satuvad kõhuõõnde, seega ovidukti pääsemata.

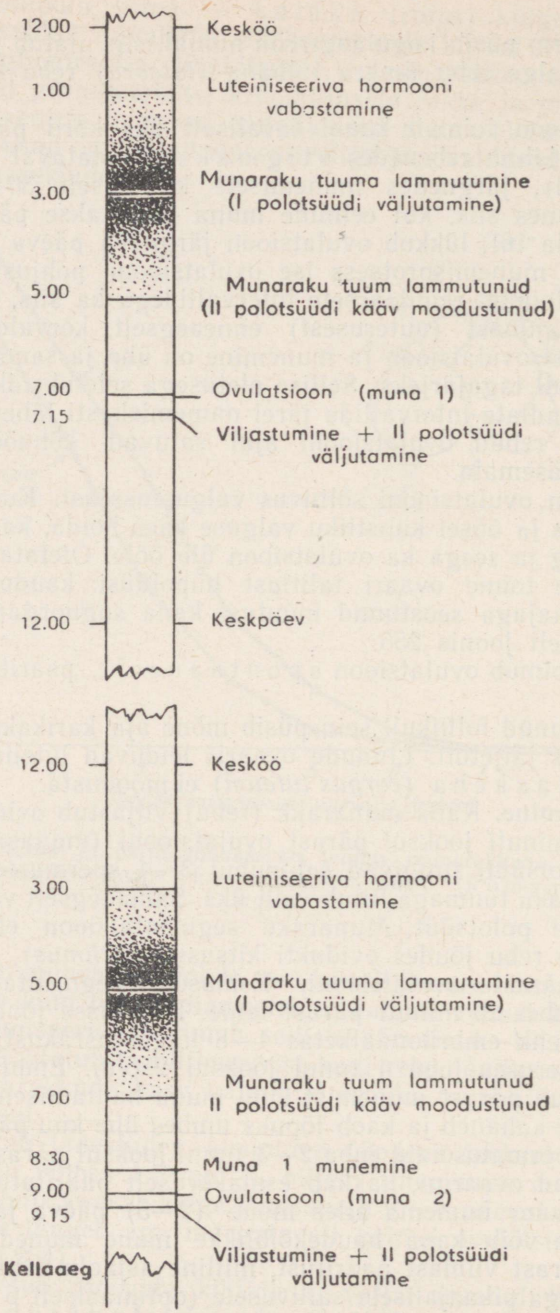
Ilmne on ovulatsiooni sõltuvus valgustusajast. Kui kanu päeval pimedas ja öösel kunstliku valguse käes hoida, kandub nende munemisaeg ja seega ka ovulatsioon üle ööle. Oletatavasti mõjutab valguse toime ovaari talitlust hüpofüüsi kaudu. Teatavaid kindla kellaajaga seostunud muutusi kana suguorganites näitab skemaatiliselt joonis 255.

Kanal toimub ovulatsioon spontaanselt, paaritusest mõjutamatult.

Ovuleerunud folliikuli sein püsib mõne aja karikakujulisena ja kaob lõpuks jäljetult. Lindude ovaaris leiduvad luteiinrakud tüüpilist kollaskeha (*corpus luteum*) ei moodusta.

Viljastumine. Kana munarakk (rebu) viljastub ovidukti lehtris umbes 15 minuti jooksul pärast ovulatsiooni (munasarjast vabanemist). Ootsüüti tungivad sel puhul 3—4 spermatosoidi, milledest munaraku tuumaga liitub vaid üks. Samaaegselt väljub munarakust teine polotsüüt. Munaraku segmentatsioon ehk lõigustumine algab rebu jõudes ovidukti kitsusse (*isthmus*), seega umb. 5 tundi pärast ovulatsiooni. Esmasele segmentatsioonivaole järgneb umbes 20 minuti pärast teine. Emakasse jõudes koosneb blastodisk ehk embrüonaalketas 4—8 lõigustusrakust; nende arv kasvab uuteruses juba 4 tunni jooksul 256-ni. Embrüonaalketta areng peetub pärast munemist kuni muna hautamiseni; seejuures ta eluvõime kahaneb ja kaob lõpuks umbes ühe kuu pärast hoopis.

Kuigi spermatosoidid juba 2—3 tunni jooksul pärast kopulatsiooni jõuavad ovaarini, hakkab esmakordselt paaritatud kana viljastunud mune munema alles mõne (2—5) päeva järel. Teisest küljest aga võib kana haudekõlblikke mune muneda veel 2—3 nädalat pärast viimast paaritust, milline asjaolu osutab seemnerakkude väga pikaajalisele säilivusele (optimaalselt 6 päeva, erakordselt kuni 26 päeva) kana munajuhas. Haudemunade hankimisel kanadelt, kes on kokku puutunud mitme kukega, tuleb seda



Joonis 255. Kana munaraku vabanemise (ovulatsiooni), küpsemise ja valminud muna munemise ajalised suhted. (M. W. Olseni järgi.)

asjaolu arvestada. Kuigi munad, mis kana muneb pärast kukest isoleerimist, on arenemisvõimelised, tekib neist ometi kord-korralt suurenev protsent väärarenenud looteid (Dharmarjan, 1950).

Linnu ovidukti sein koosneb (katteepiteelist ja proopriast moodustunud) pikikurrulisest limaskestast, kahekihilisest lihaskestast ja väljaspoolsest seerooskestast. Limaskesta kurde on kanal lehtris 100—200, valguosas ja kitsuses 15—24, emakas üle 100 ja tupes 30—45. Emaka limaskesta kurdude vaba serv on nürihambuline ja kontraheerunud organi sisepind näib seetõttu hatulisena.

Katteepiteel karakteriseerub organi kogu ulatuses rakkude ühekihilise paigutusega ning rips- ja sekretoorsete rakkude esinemisega. Lisaks nimetatuile leidub lehtri kurdude põhjas nn. glandulaarvagude rakke ja emakas peente sõmeratega täidetud granuleerunud rakke. Sekretsiooni teatavas faasis leidub emakas hulgaliselt ka selliseid ripsrakke, mis kannavad ilmseid sekretsiooni tunnuseid (supranukleaarse ala täitumise näol sekreeditilgakestega).

Proopria on valguosas, kitsuses ja emakas tihedasti täidetud hargnenud vääniliste tubulaarnäärmetega; mainimata ovidukti osades kui ka valguosa ja kitsuse vahelises (transparentses) ringvaos näärmed puuduvad. Katteepiteeli ja näärmete vahelisteks üleminekuastmeteks on lehtri glandulaarvaod. Ovidukti (eriti emakas paiknevate) näärmete väänded asetsevad niivõrd üksteise lähedal, et üksikuid näärmeid on lõigus raske eristada. Vastavalt asukohale nimetatakse munajuha näärmeid valguosa-, kitsuse- ja emakanäärmeteks. Nende sekretsiooniproduktiks on munavalge (tekib ovidukti kõikides osades peale tupe), munakest (tekib kitsuses) ja munakoor (valmib uuteruses). Valguosa- ja kitsusenäärmed on rakkude ilmelt väga sarnased ja nende rakud on täidetud suuruses varieeruvate atsidofiilsete terakestega. Emaka näärmerakkudes seevastu harilikkude värvimisviiside korral selge sõmerus puudub. Valguosanäärmed avanevad limaskesta pinnale otseselt, ilma viimakäiguta.

Näärmete nõre väljutamine toimub munarebu läbimisel mehaanilise rõhu tagajärjel. Näärmed eritavad oma sekreedi ja moodustavad seega välimuselt normaalse muna ka operatiivsel teel normaalse ovulatsiooni ajal ovidukti asetatud ümara võõrkeha (kummipalli) ümber. Munajuha näärmed arenevad katteepiteelist östrogeenide toimel, kuid nõret hakkavad nad valmistama progesterooni või androgeeni vahendusel.

Ovidukti alaosade erinevused katteepiteeli ja näärmete osas ähmastuvad või kaovad munemisperioodide vaheajal, samuti haudumise ja sulgimise ajal. Nendel aegadel väheneb ka ovaari ja ovidukti kaal kuni kümnekordselt.

Prooprias leidub kõikjal lümfi- ja plasmarakkude koondisi. Ganglionirakke esineb üksnes vagiinas. Suuremad veresoo-

ned paiknevad mukoosa ja lihaskesta vahel ning serooskesta all.

Kaudaalses suunas paksenevas lihaskestas on lihasekiudude kimbud isekeskis tihedasti anastomoseerunud. Alates valguosast koosneb lihaskest seesmisest tsirkulaarsest ja välisest longitudinaalsest või spiraalsest kihist. Emakas on tugevamini arenenud väline (longitudinaalne) ja tupes tsirkulaarne lihaskiht. Väline lihaskiht on seoses ovidukti dorsaalse ja ventraalse sidemega.

Ovidukti talitlus. Munajuha ülesandeks on ovaarist lahkunud rebu katmine toite- ja kaitsevahenditega: munavalgega, kahekordse kiudkestaga ja (lubi-) koorega. Rebukest tekib juba ovaaris.

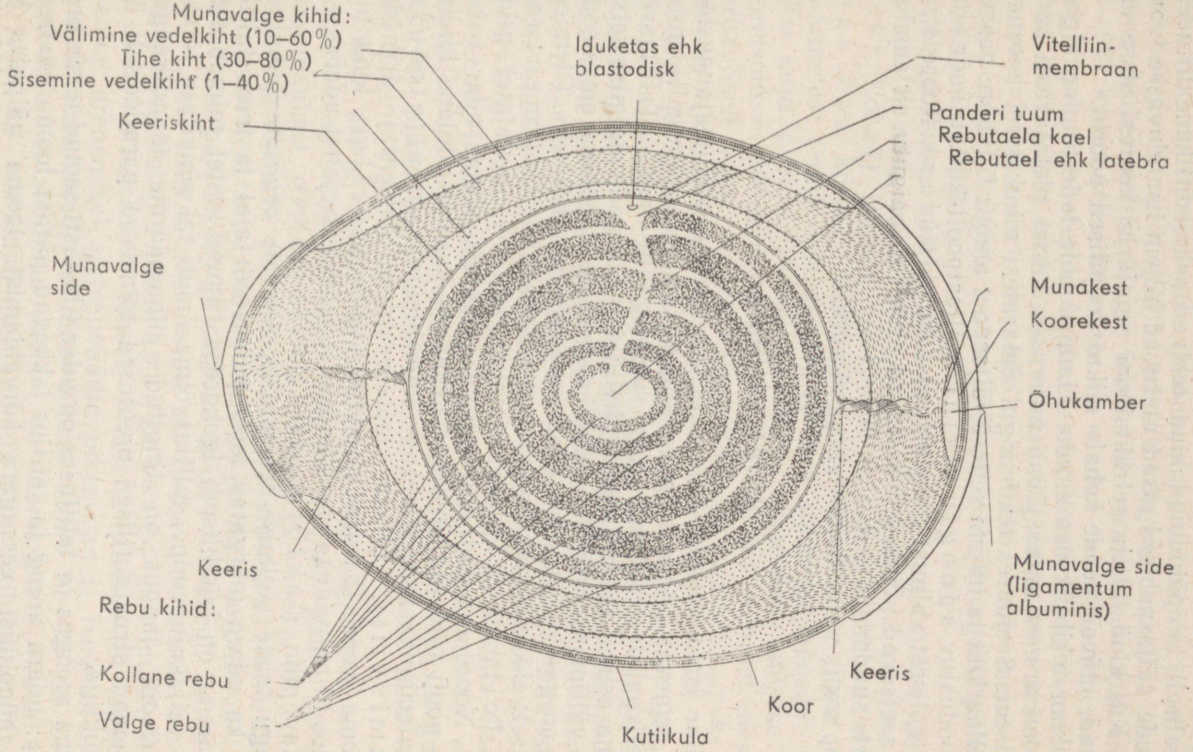
Umbes 15 minutit pärast ovulatsiooni jõuab rebu lehtrisse, läbides viimase 20—30 minuti jooksul. Valguosas peatub muna keskmiselt 3 tundi, kitsuses umbes 1 tunni, emakas varieerub tema viibimise aeg, kestes tavaliselt 20—24 tundi. Kogu rändeaeg läbi ovidukti kestab kanal keskmiselt 24—26 tundi (joonis 253). Emakast satub muna munemise ajal vagiina ja kloaagi invagineerumise tõttu vahetult välja.

Munavalges eristatakse rebu vastas asetsevat želatinoosset keeriskihti, seda ümbritsevat seesmist vedelat munavalge kihti (5—10 ml), järgmist tiheda ehk viskoosse munavalge kihti (umb. 20 ml) ja lõpuks välist vedelat munavalge kihti (joonis 256).

Keeris- ja seesmine vedelkiht tekivad oletatavasti lehtris eritunud sekreedist. Teineteisest eralduvad nad aga alles emakas toimuva roteerumise (ümber pikitelje pöörlemise) ajal. Sel puhul vabanevad mutsiinkiud ümbritsevad rebu ja ulatuvad vastassuunaliselt keerdunud vääte — keeriseid (*chalazae*) — moodustades sügavale munavalgesse. Keeriste vastassuunaline väändumine seletub asjaoluga, et emakas toimuvast valgu roteerumisest rebu keeriste kinnituskohtadega osa ei võta — blastoderm ehk idutähn püsib oma väiksema erikaalu tõttu alati munarebus üleval, tõkestades rebul ümbrusega kaasa liikumast.

Munavalge proteiini sisaldav osa tekib peaaegu eranditult valguosa näärmeis. Valguosa katteepiteeli karikrakud lisandavad munavalgele glükoproteiide. Uuteruses suureneb munavalge kogus omakorda ligi kahekordselt, kuid selline kasv ei kaasne nimetamisväärse proteiinihulga lisandumisega. Vedelik, mis emakas munale lisandub, on peamiselt anorgaaniliste soolade, eeskätt kaaliumja naatriumkarbonaatide lahus. Kunstlikku uteriinvedelikku asetatud kestmuna omandab pundudes kahekordse normaalsuuruse. Seega emakas munavalge väline kiht vedeldub.

Munakestade loomepaigaks on kitsus. Liikudes üle valguosa ja istmuse piiri, kattub muna kohe kahekordse kiudja kestaga. Arenevat muna kõnesoleval piiril tabades näeme tema valguosa-



Joonis 256. Kanamuna ehitus. (Romanoffide järgi.)

poolset otsa paljana ja istmusepoolset otsa õrnast kestast kaetuna. Keratiinitaolisest substantsist moodustunud, isekeskis mitmesuunaliselt läbipõimunud kiud tekivad sekreeditilkade liitudes ja kiudude väljaspoolsed otsad ulatuvad hiljem lisanduvasse lubikoorde. Kui kiud hiljem retraktsiooni tagajärjel koorest sisse on tõmbunud, jäävad nende kohale mikroskoopilised poorid.

Lubikoor tekib üksnes emakas. Lubisoolade ladestumine algab niipea, kui arenev muna jõuab uuterusse, kestes oletatavasti kuni munemiseni. Seejuures tekib algul ümaratest nibukestest koosnev mammillaarkiht ja hiljem sellest väljaspool umbes $^2/_3$ koore paksusest moodustuv spongioos kiht. Väljastpoolt kattub koor kollageenitaolisest valgust moodustuvast kutiikulast. Koore sisepinnal asetsevad nibukesed vastavad arvult ja paigutuselt emakanäärmete suudmeile.

Tupp muna valmistamisest osa ei võta.

UDAR (*UBER*)

Üldine iseloomustus. Udaraks nimetatakse põllumajandusloomadel esinevat piimanäärmete kogumikku, mis geneesilt kuulub nahaderivaatide, talitluselt aga suguorganite hulka. Talitlusvõimelisena esineb ta vaid emasindiviididel. Loomade sigimise seisukohalt vältimatu organina võiksime udarat nimetada emaslooma lisasuguorganiks ehk sekundaarseks emassugunäärmeks. Üleminek uteriinselt ehk emakasiseselt toitumiselt tavalisele alimentaarsele toitumisviisile toimub kõikidel imetajatel piima kaudu. Noore indiviidi toitumise seisukohalt jätkab udar varem emaka poolt täidetud ülesannet. Emakas kasutab idulane toiduks algul uteriinnäärmete nõret — «uteriinpiima» (histiotroofne toitumisviis), hiljem, lootekestade (platsenta) arenedes, emaloома verd (hemotroofne toitumisviis), kuid imikuperioodil on toiduks veres leiduvast lähtematerjalist udaras valmistatav piim (laktotroofne toitumine).

Nagu teiste sigimise teenistuses seisvate organite puhul, nii algab ka udara märgatav kasv puberteedi ajal ja tema talitlus ning areng on tsüklilised: igakordse tiinuse kestel toimub tema lõplik väljakujunemine, talitlusvõime ilmub tal sünnituse järel ja laktatsiooni langus on tingitud piimanäärme taandarengust. Väiksemad struktuurilised muutused toimuvad paralleelselt östraaltsükliga.

Oma arengus ja talitluses on udar tihedasti seotud teiste organitega: udara areng ja talitlus lakkavad pärast looma kastreerimist, hüpofüüsi eessagara kõrvaldamist, looma nälgides jne. Samuti lakkab udara talitlus lüpsmise või imemise ärajäämisel. Omakorda mõjutab udara talitlus ja eriti tema ärritus teiste (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. Veise udar võib moodustada maksimaalselt 7—8% looma kehakaalust ja ta suudab laktatsiooniperioodi kestel piima produtseerida koguses, mis ületab looma kehakaalu 5—6-kordselt. Piima tootmiseks suudab organism toitu ära kasutada hoopis efektiivsemalt kui liha tootmiseks. Udar muudab toidu valgust piima valguks umbes 17% ja toidu energiast piima energiaks umbes 30%.

Nagu teistes näärmelistes organites, nii eristatakse ka udaras väliskatte ning udarat sagarateks (*lobi*) ja sagarikkudeks (*lobuli*) jaotava sidekoelise strooma ehk interstitsiaalkoe kõrval näärmelist parenhüümi. Kuid teistest näärmetest erineb lehmaudar: 1) oma näärme-lõpposade spetsiifilise kuju poolest, 2) viimasüsteemi sinusoidse ehituse poolest (sinusoidsed laiendid vahelduvad suuremates viimajuhades sfinkteritaoliselt toimivate ahenenud aladega; ulatuslikumaks laiendiks on viimasüsteemi lõpul asetsev korrapäratu ruum — udaratsistern) ja 3) asjaoluga, et sekretoorsed lõpposad ei esine mitte üksnes viimasüsteemi lõpphargustega seostunult (nagu näiteks süljenäärmetes), vaid näärme-lõpposad saadavad viimasüsteemi kogu selle ulatuses, avanedes väikeste viimakäikude kaudu ka otseselt suurematesse juhadesse ja udaratsisterni. Piimanäärme rikkus elastse koe ja kontraktiilsete elementide (korvrakud, silelihasekiud) poolest võimaldab tal (nagu isaslooma lisasugunäärmetelgi) kohaneda mitte üksnes nõre väljutamiseks, vaid ka (lüpsmise või imemise vaheaegadel ühtlase intensiivsusega moodustuva) piima deponeerimiseks ilma udarasisese rõhu märgatava tõusuta (joonis 259).

Udara areng. Piimanäärmete esmasteks algmeteks on (1,5—2 cm pikkuse veise-) idulase keha ventraalsel pinnal paiknevad epidermaalsed piimajooned (parem ja vasak). Hiljem ilmuvad nende asemele piimajoone kogu ulatuses piimanäsakesed; viimastest taandarenevad lehmal ja märal eespoolsed (rinna- ja kõhuosas paiknevad) ja säilivad üksnes kubemepiirkonna näsakesed. Edasi tekivad näsakestest all asetsevasse koesse kasvavad epiteliaalsed kolbjad piimapungakesed ja viimaste ümbruses vohav mesenhüüm tõuseb nisadena naabrusest kõrgemale. Jätkuval arenemisel epiteeliväädid pikenevad ja hargnevad ning osaliselt õõnestuvad. Tsisterni õõnsus ilmub 20—25 cm pikkusel veiselootel. Vastsündinud vasikal on udaratsisterni kõrval arenenud juba ka suuremad piimajuhad. Kuni puberteedini kasvab veise udar peamiselt rasvkoe arvel, mille tagajärjel noorlooma udar moodustub rasvkoest koos selles saarekestena esinevate näärmesagarikkudega. Näärme-lõpposad ehk alveoolid hakkavad

arenema puberteedi ajal, lõplikult aga kujunevad nad välja alles noorlooma esmakordse tiinuse kestel (joonis 257).

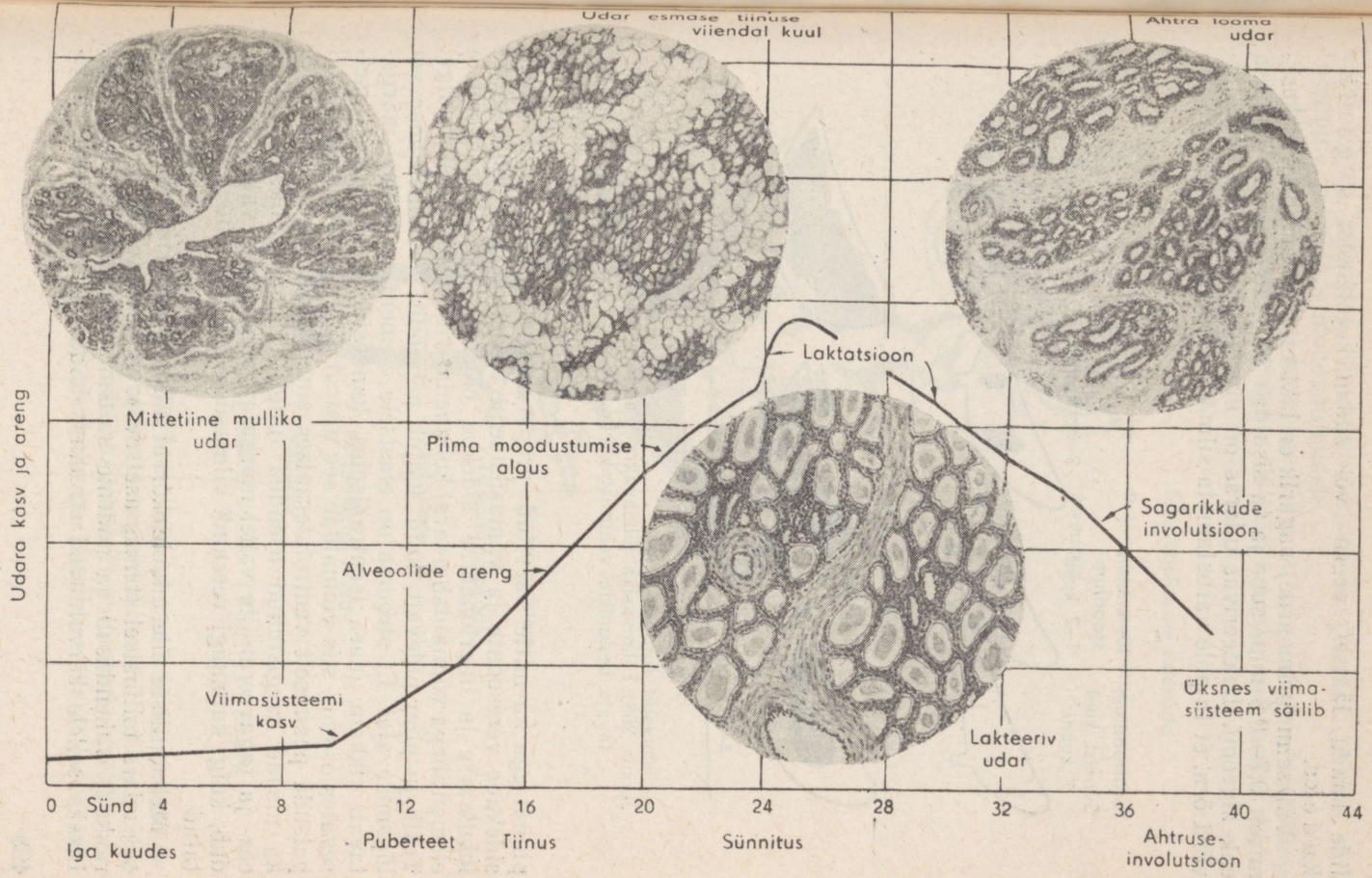
Viiendast tiinuskuust alates on lehma udaras rasvkude peaaegu kadunud ja interstitsiaalne sidekude esineb vaid õhukeste kihtidena. Näärme-epiteel, mis oli enne kahereline, on muutunud ühekihiliseks ja näärmevalendikud täituvad homogeense sekreediga. Sagarikkude areng seisab tiinuse ajal peamiselt selles, et alveoolide arv kasvab. Näärme-lõpposade üldine kuju on aga juba juveniilses udaras välja kujunenud. Tiinuse ajal areneb udara näärmekude enne udara märgatavat suurenemist (tiinuse teisel poolel).

Õhval on udar morfoloogiliselt välja kujunenud umbes seitsmendal tiinuskuul ja siis algab rakkudes aegamööda sekreedi moodustumine.

Udara näärmekoe makroskoopilist arengut on võimalik jälgida palpatsiooniga (joonis 258). Sel teel teostatud süstemaatilised uurimised on näidanud, et vasikaeas (4. või 5. kuul) konstateeritav udara arenguaste on positiivselt seotud sama looma hilisema piimatootlikkusega ja võirasva produktsiooniga. Mainitud kriteeriumi peetakse tulevase piimajõudluse hindamisel usaldatavamaks kui vasika kehakaalu arvestamist.

Arvestades asjaolu, et udar on fülogeneesi kestel välja kujunenud naha päsmasnäärmeist, püüdsid Leningradi histoloog A. V. Nemilov ja tema eeskujul mitmed teised autorid siduda udara arengut kõrvalesta sisepinnal leiduvate päsmasnäärmete arvu (tiheduse) ja arenguga. Et udara suurus ja laktatsioonivõime tõepoolest sageli kaasnevad kõrvalesta päsmasnäärmete suurema arvu ja väänilisusega ja et viimased näitajad looma kasvades vähe (mitteoluliselt) muutuvad, siis püüti vasika kõrvalesta mikropildi põhjal järeldada sama looma prospektiivset udara arengut või laktatsioonivõimet. Sellised uurimised on viimasel ajal vaibunud, sest selgus, et sageli võib ka suure laktatsioonivõimega loomadel näärmete arv ja areng kõrvalestas olla üsna väike, mispärast näärmete iseloomu uurimine pole kindlaks kriteeriumiks loomade valikul piimaloomadeks nende nooreas.

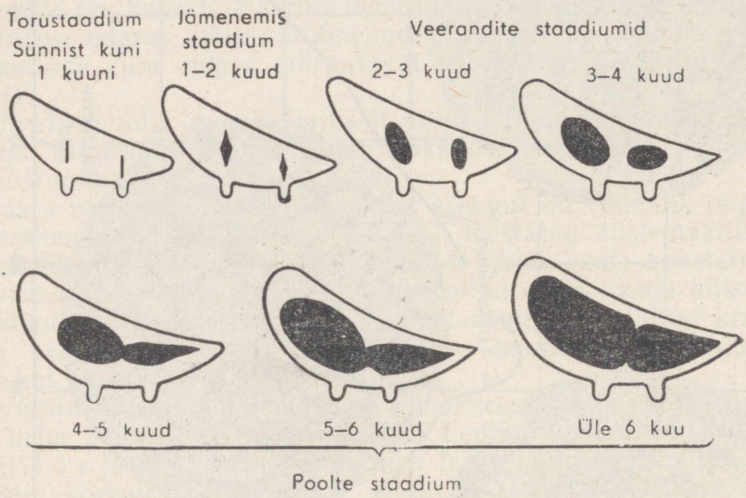
Udara väliskate ja strooma. Lehma udar kinnitub vaagnaliidusele ja kõhu ventraalsele seinale kandeaparaadi abil, mis moodustub valgejoonelt algavast kahelehelisest elastsest kandesidemest (*ligamentum suspensorium uberis*), pindmisest ja süvast udarafastsiast ning udara tsentraalseid osi siduvaist fibrooselastsetest lehtedest. Kõhuseinalt algav udara pindmine fastsia läheb ilma kindla piirita üle udara sidekoeliseks kihnuks. Kandeaparaadi mainitud osadest ja udarakihnust väljuvad sidekoelised lehed ehk lamellid tungivad ülalt udara koesse, jaotades selle lehekujulisteks sagarateks. Viimastest nisapoolsed katavad soomusjalt udara baasi pool asetsevaid. Näärmesagarad jagunevad omakorda õrnemate vaheseinte ja sekundaarsete lamel-



Joonis 257. Lehma piimanäärme (udara) kasvu ja arengu muutused. (Kõver Turneri järgi.)

lide kaudu läätse-, neeru- või südamekujulisteks *sagarik-kudeks*.

Väikseim (primaarne) sagarik on lakteerivas lehmaudaras keskmiselt 0,7—0,8 mm³ suur ja ta sisaldab 150—250 näärme-lõpposa ehk alveooli. Lakteerivas udaras on interlobulaarne sidekude niivõrd õrn, et ta pole varustamata silmaga eristatav ei organi lõike-



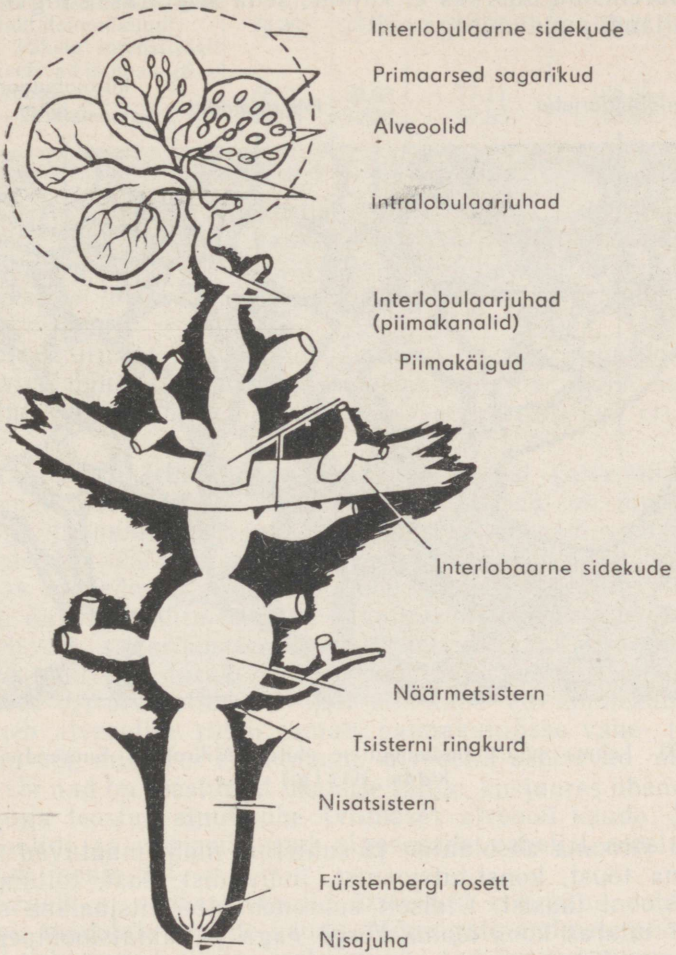
Joonis 258. Lehmvasika piimanäärme arengustaadiumid ühes vastavate keskmiste vanusastmetega. (*Swetti* jt. järgi.)

pinnal ega ka mitte värvitud preparaadis. Rikkalikumalt esineb sidekude veresoonte ja viimasüsteemi teedel (joonis 260). Interlobulaarse ja interlobaarse sidekoe elastsus koos lihasekoeliste elementidega võimaldab udaral kohaneda erineva täitumiskraadiga. Tekib ju piim pidevalt, kuid väljub periooditi — imetamise või lüpsmise ajal. Et strooma on elastsete elementide poolest märgatavalt rikkam udara tsentraalsetes, kandesideme naabruses asetsevates osades, siis võimaldab see udaral piimaga täitumise korral paisuda peamiselt ventrolateraalses suunas. Muuseas nähtub see ka nisade hargistunud asendist tungil täitunud udaras. Udara ees- ja tagaveerandite vahel märgatav sidekoeline vahesein puudub, kuigi kummagi veerandi viimasüsteemid on teineteisest lahutatud.

Mehaaniliste ülesannete kõrval täidab udara strooma olulist osa udara toitumisel (temas asetsevate veresoonte kui ka sidekoerakkude vahendusel) ja näärme kaitsmisel infektsioonide vastu. Lisaks sellele kõrvaldavad stroomas leiduvad makrofaagid hävi-

nud koeosi ja aitavad interstitsiaalkoe kasvu puhul kaasa selle põhiaine ja kiudude moodustumisele.

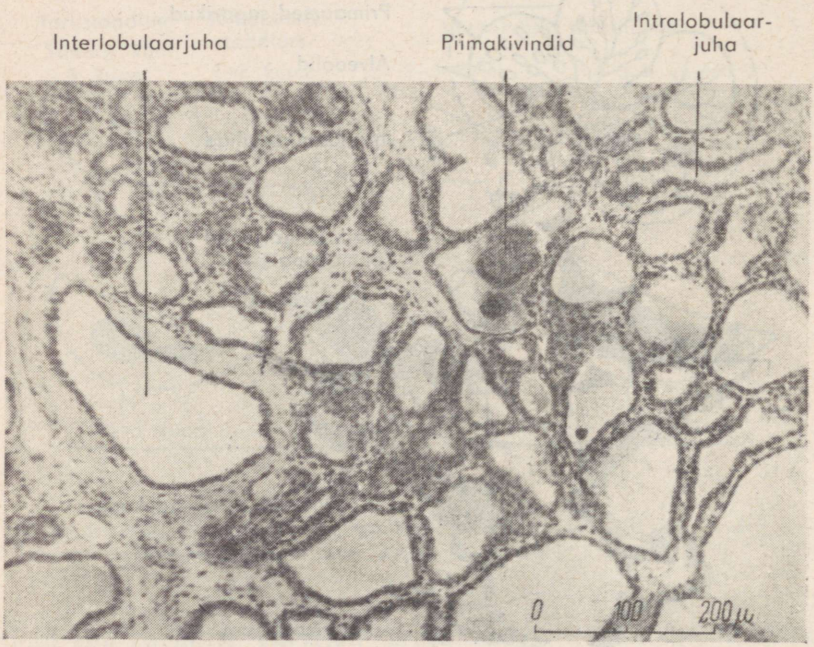
Udara sidekoelistel komponentidel on väga oluline osatähtsus ka udara näärmekoe arengus. Väljaarenemata näärmekoe viima-



Joonis 259. Lehma udara ehituse skeem. (T u r n e r i järgi.)

süsteemi ümbritseb tihe rakurikas sidekude ja viimast rasvkude, millel on analoogiline sagaraline ja sagarikuline ehitus nagu väljaarenenud udaralgi. Rasvkude kasvab eriti puberteedi ajal. Tiinuse ajal püsib udara kollageeni hulk konstantsena, kuid rasva hulk

väheneb. Arenev näärmekude kasvab rasvkoe asemele ja võtab üle viimase verevarustuse. Sidekoe osatähtsust udara arengus tõendab ka asjaolu, et koekultuuris udara viimasüsteemi rakud epiteliaalseid torukesi moodustavad üksnes fibroblastide manulusel. Et isasloomadel piimanäärmealgmed isegi hormonaalse mõjutamise korral väljaarenenud udaraks ei kujune, seda seletatakse ingvinaalse rasvapadjandi puudumisega neil.



Joonis 260. Lehma udara histoloogiline ehitus. Mikrofoto. Suurendus 120 korda. (Orig.)

Udara strooma absoluutne ja suhteline maht muutuvad sõltuvalt looma tõust, konstitutsioonist, indiviidist, east, toitumusest ja laktatsiooni faasist. Üldiselt suureneb interstitsiaalkoe suhteline maht udaras koos looma kõrge eaga ja laktatsiooniperioodi lähenemisega lõpule.

Udara struktuuri ja kaalu muutusi (tagiili tõugu lehmadel) ühenduses organi puhke- või erinevate talitluslikkude seisunditega näitavad järgmisel leheküljel tabelis toodud andmed (Arzumanjan, 1952).

Tabelist nähtub, et laktatsiooni algul omab udar kõige suuremat kaalu, näärmekoe kõige suuremat hulka ($^3/_4$ udara mahust) ja alveoolide kõige suuremat diameetrit, kuid kõige väiksemat

Loomarühmad	Näärmekude %	Sidekude %	Alveoolide diameeter μ-tes	Sidekoeliste vaheseinte paksus μ-tes	Udara kaal kg
I — intensiivselt lakteerivad loomad (kuni 5. laktatsioonikuuni)	76,30	23,65	100,35	110,21	11,75
II — vähem intensiivselt lakteerivad loomad (6.—9. kuuni)	68,72	30,63	77,11	120,35	7,90
III — kinnislehmad	44,08	40,20	67,83	128,00	6,12

sidekoesisaldust ja sidekoeliste septide kõige väiksemat paksust. Sidekoe suhteline hulk hakkab kasvama laktatsiooni teisel poolel, mõningatel tõugudel alles 11. laktatsioonikuust alates. Rasvkude lakteerivas udaras puudub, kuid kinnislehmadel leidub seda erineval määral.

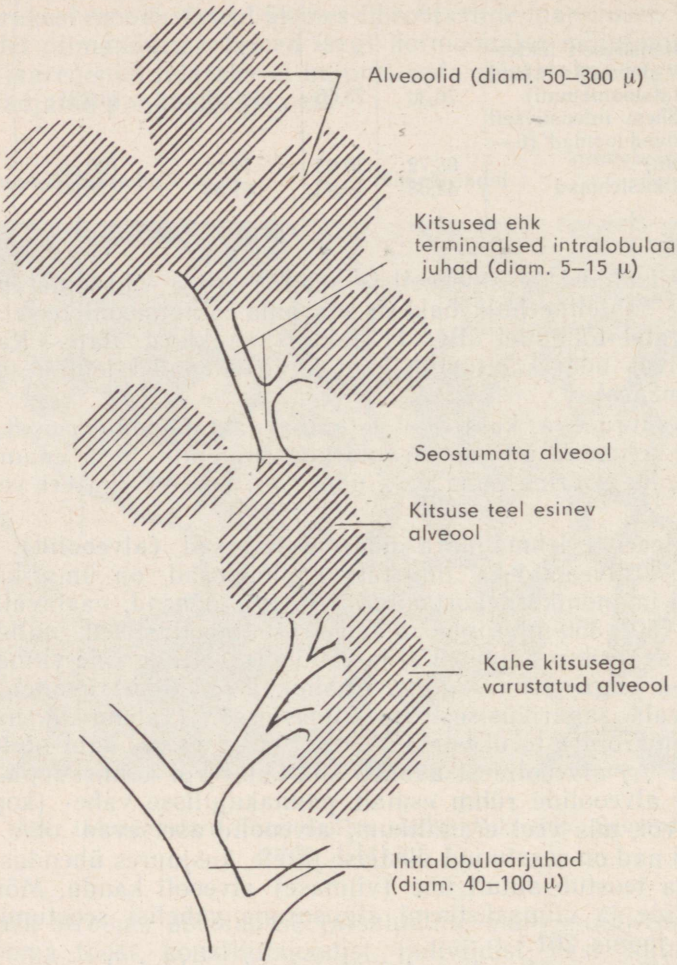
Eri suurusega, kuid ühel ja samal laktatsiooniperioodi astmel olevate lehmade udaras on sidekoe suhteline hulk enam-vähem võrdne, ka ei erine tema hulk udara eri pooltes ega eri veerandites.

Lakteeriva lehmaudara näärme-lõpposad (alveoolid). Piimanäärmete alveoolideks nimetatavad lõpposad on ümar-kandilise kujuga ja mõnikord kortsunud seintega õõnsad, vastavalt täitumusele 50—350-mikronise diameetriga moodustised, millede arv ainsas sagarikus kõigub 150 ja 250 vahel. Nende side viimasüsteemiga on väga mitmesugune. Enamik alveoolidest avaneb igaüks iseseisvalt sagarikusisestesse kitsastesse (valendiku diameeter 5—15 mikronit) torukestesse — kitsustesse, kuid oluline osa (umbes $^1/_4$) alveoolidest avaneb siia kahe- või kolmekaupa. Sageli avaneb alveoolide rühm esmalt paunakujulisse vahe- (kogumis-) ruumi või, mis veel erandlikum, alveoolid asetsevad otse kitsuse teel või nad on reastunud üksteise järele, kusjuures ühendus viimakäiguga teostub ainult ühe (viimase) alveooli kaudu. Mõningaid alveoolide ja viimasüsteemi algusosade vahelisi seostumisvorme näitab joonis 261.

Sageli on naaberalveoolid üksteisest eraldatud vaid osaliselt, hoopis madalate septide kaudu. Mõningate andmete põhjal on sellised vaheseinad ajutise iseloomuga: nad kaovad udara täitumisel ja ilmuvad tühjunud udaras uuesti. Vastavalt sellele varieerub ka alveoolide arv ühes ja samas sagarikus.

Püüdes täiskasvanud holmogori ja jaroslavli ristanditel selgitada udara näärme-lõpposade arvu ja suuruse muutumist (kasvu) tiinuse ja laktatsiooni eri aegadel 1) udara absoluutse mahutavuse, 2) alveoolide lõigus leiduvate epiteelirakkude arvu ja 3) epiteelirakkudes esinevate mitooside suhtelise arvu kaudu, leidis A. D.

Altman (1945), et udara absoluutne mahutavus (määrati piimahulga kaudu, mis saadi lehma lüpstes ajal, mil sekretsiooni piidurduse tõttu laktoos hakkas ilmuma uriinis) osutus enam-vähem üht-



Joonis 261. Alveoolide seos viimasüsteemiga lehma piimanäärmeis. (Skeem koostatud Weberi, Kitchelli ja Sautteri andmetel.)

laseks kahe esimese laktatsioonikuu kestel. Sellest järeldab autor, et tähendatud ajal ei toimu alveoolide märgatavat suurenemist, aga ka mitte nende arvu kasvu. Epiteelirakkude keskmine arv alveoolide mikrolõigus võrdus kahel viimasel tiinuskuul 13,4-ga,

sünnituspäeval aga 19,1-ga, millest järeldub alveoolide märgatav suurenemine tiinuse lõpul. Mitooside sagedus on kõige suurem (mittelüpsvatel loomadel) tiinuse lõppkuul (1 mitoos iga 576 epiteeliraku kohta). Teistel uuritud faasidel (tiinuse alguskuud ja laktatsiooniperioodi eri ajad) oli mitooside sagedus erakordselt väike (1 mitoos 16 000—70 000 raku kohta). Kui oletada, et mitoos kestab keskmiselt kaks tundi, kuluks epiteelirakkude arvu kahekordistumiseks udara näärme-lõpposades tiinuse lõpul aega 48 päeva, mida Altmani arvates peaks arvestama kinnisperioodi pikkuse määramisel. Arvestades mitooside liigselt väikest arvu laktatsiooniperioodi ajal, arvab Altman, et väljalangenud rakud asenduvad tähendatud ajal uutega ka amitoosi teel.

Veise ja teiste põllumajandusloomade udara alveoolide valendikus, näärmerakkudes, aga ka interstitsiaalkoes esinevad ümmargused, ovaalsed või korrapäratu kujuga ja sageli kontsentrilise või kihistunud ehitusega, 30—250-mikronise diameetriga kehakesed — p i i m a k i v i n d i d (*corpora amylacea*), mis on tekkinud sekreedi tihenemise teel (joonis 260). Noortena (väikestena) värvuvad nad aluseliste, hiljem happeliste värvidega. Rikkalikumalt leidub piimakivindeid kinnisperioodil, kõvanisalistel ja vanematel loomadel. Kasvades hävitavad piimakivindid alveooli seina, sattudes sel puhul ümbritsevasse sidekoesse, kus nad kapselduvad või kus neid hävitavad makrofaagid. Oletatakse, et nende hulgaline esinemine osutab ainevahetushäiretele (hüpovitaminoosidele).

Lakteeriva udara näärme-lõpposad moodustuvad lamedate või madalakuubikuliste epiteelirakkude ainsast kihist ja rakkude ainsast liigist. Rakkude kõrgus ja jämedus muutuvad mõnevõrra vastavalt sekretsioonifaasile ja sellele, kuivõrd alveoolid on piimaga täitunud. Piimaga täitudes suurenevad lõpposad, mille tagajärjel epiteelirakkudest moodustuv kude jaotub ulatuslikumale pindalale, millega paratamatult kaasneb rakkude kõrguse vähenemine, nende läbimõõdu suurenemine ja seega ka nende tuumade eemaldumine. Lõpposade tühjudes, mis toimub lüpsmise puhul, nende sein kortsub, rakkude kõrgus suureneb ja hiljem, kui rakkude apikaalsesse ossa koguneb sekreeti, kasvab nende kõrgus veelgi. Piimaga täitunud udaras on rakud keskmiselt 4,5 mikronit kõrged ja tuumad paiknevad üksteisest 11,5-mikronisel distantsil. Nendes paikades, kus rakud on märgatavalt madaldunud (2,5 mikronit), asetsevad ka tuumad üksteisest kaugemal (keskmiselt 21,4 mikronit).

Näärmerakkude valendikupoolne pind on kaetud tsütoplasmaliste mikrohattudega, millede pikkus on (valgel hiirel) 800—1300 millimikronit ja diameeter 80—110 millimikronit. Et mikrohatud esinevad mujal resorptiivse talitlusega kohanenud rakkudel, siis oletatakse, et piimanäärmetele on sekretoorse talitluse kõrval omane ka imendamisvõime.

Näärmerakud on lakteerivas udaras rikkad ergastoplasma poolest, mis ulatub raku baasilt kuni tipuni. Ergastoplasma koosneb

raku pikiteljega paralleelselt orienteerunud granuleerunud membraanikompleksidest (endoplasmaatilisest retiikulumist), mis tingivad rakkude basaalset jutilisust ja tsütoplasma basofiilset tinktsiooni. Kaksikmembraanide vahel asetsevad rakkude kõikides osades mitokondrid ning erineva suuruse, arvu ja paigutusega rasvatilgakesed. Ergastoplasma membraanid ümbritsevad rasvatilgakesi mõnikord kontsentriliselt. Rasvatilgad võivad esineda ka Golgi tsoonis, kuid mitte selle õõnsustes. Raku keskel paiknev tuum on ümbritsetud kaksikkontuuridega ja mulke sisaldava tuumamembraani poolt.

Golgi aparaat paikneb õõnsuste süsteemina raku tipul või ümber tuuma ekvaatori. Agranulaarsed lamellid piiravad erineva suurusega lamedaid või torujaid ruume. Seejuures on osa Golgi tsooni ruumidest paisunud ulatuslikeks (200—500-millimikronise diameetriga) põiekesteks. Vastavalt õõnsuste kujule kõneldakse Golgi tsooni ehk Golgi kompleksi vesikulaarsetest ja lamellaarsetest osadest. Golgi kompleksi valendikud on kord optiliselt tühjad, teinekord aga sisaldavad nad peenesõmeralist sadet. Põisjad õõnsused sisaldavad lakteerival loomal erineval hulgal valgusõmeraid.

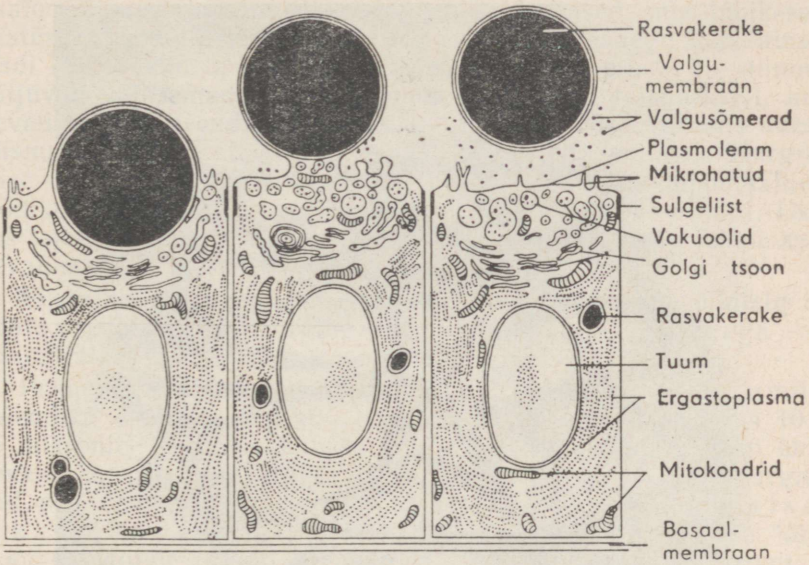
Sekretsiooniproduktidest on näärmerakkudes morfoloogiliselt iseloomustatavad vaid rasvakerakesed (diameetriga 1—6 mikronit) ja 150—3000-millimikronise diameetriga valgusõmerad. Rasvakerakesi katab (raku sees ja näärmevalendikus) 5—10 millimikronit paks fermente sisaldav valgu- (haptogeen-) membraan. See väldib rasvakerakeste konflueerumist piimas ja ta purustatakse või valmistamisel mehaaniliselt.

Peetakse tõepäraseks, et piimavalkude süntees algab ergastoplasmas, kuid et teatav sünteesiaste toimub ka Golgi tsooni vakuoolides, kus valk sõmeratena nähtavaks muutub. Kuidas valgusõmerad näärmevalendikku pääsevad, ei ole teada.

Ka piimarasv ilmub esmaselt väikeste tilgakeste näol tihedas ruumilises seoses ergastoplasmaga. Seejuures pole selgitatud, kas ja millisel määral ergastoplasma või tema membraanide pinnal leiduvad mikrosoomid rasva moodustamisest otseselt osa võtavad. Lakteeriva roti piimanäärmete mitokondrite- ja mikrosoomidevaba homogenisaat on ka ise suuteline rasvhappeid sünteesima. Rasvatilgakesed suurenevad konflueerumise ja apositsionaalse kasvu teel ning liiguvad raku tipu suunas. Rasvakerakesed lahkuvad rakust laktatsiooni ajal ükshaaval sel viisil, et nad algul raku pinnalt välja kummuvad ja hiljem rakuga vaid tsütoplasmaniidikese varal ühendusse jäävad. Kui viimane on katkenud, jäävad rasvakerakesed ümbritsetuks ainult ülalmainitud valgumembraanist (joonis 262). Rasvakerakeste lahkumisel näärmeraku tipp oma plasmolemmi ei kaota ja mingit raku vaba pinna haava seejuures ei teki. Hiirtel teostatud elektronoptilised uurimised eitavad raku tipu äranöördumist (dekapitatsiooni) sekreedi väljumise korral

või sekreedi väljapääsemist mingisuguste kujutletavate raku pinna avauste kaudu (B a r g m a n n, 1960).

Lehma udara alveoolide epiteelirakkudes toimuvat sekretsioonimoodust pole tänaseni veel suudetud lõplikult selgitada. Tavaliselt iseloomustatakse siin piimanäärmete sekretsiooni apokriinsena; samas kirjeldatakse aga ka merokriinset sekretsiooni ja



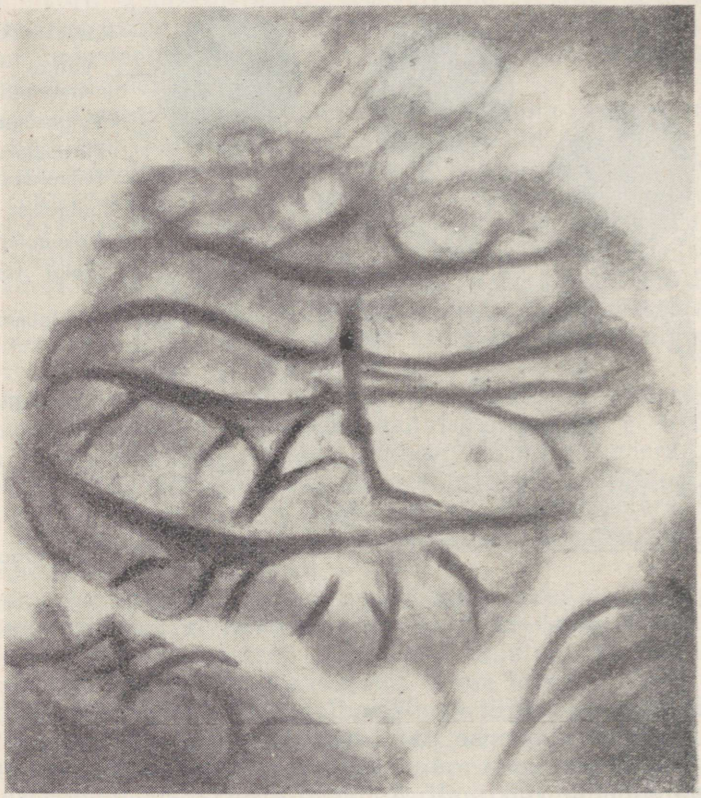
Joonis 262. Valge roti piimanäärmeis toimuva rasvakerakeste ja valguosakeste sekretsiooni skeem. (B a r g m a n n i ja K n o o p i järgi.)

isegi holokriinse sekretsioonimooduse osalist esinemist. Holokriinse sekretsiooni esinemise vastu näib kõnelevat tuumaainete (desoksüribonukleiinhappe) mitteoluline esinemine piimas kui ka udaraparenhüümi mikropilt. Apokriinse sekretsioonimooduse tõendina esitatakse rasvatilgakesi sisaldavate tsütoplasmaosakeste esinemist alveoolide valendikus, kuid teiselt poolt peetakse selliseid tsütoplasmaosi mitte rakkudest dekapitatsiooni teel eraldunud moodustisteks, vaid mikrotoomi noa varal äralõigatud rakutippudeks.

Epiteelirakkude ja basaalmembraani vahel paiknevad käävjad tuumaga varustatud kiudjate moodustistena isekeskis osaliselt anastomoseeruvad kontraktsioonivõimelised müoepiteelirakud (joonis 263).

Sagarikusiseses viimasüsteemis esinevad müoepiteelirakud alati longitudinaalselt; longitudinaalne on nende suund ka suuremates alveoolides. Irregulaarselt asetsevad nad ainult alveooli

tipul ja väiksemates alveoolides. Nende, epiteelist arenenud, kuid talitluslikult silelihasekiududega sarnanevate elementide toonus suureneb (nad kontraheeruvad) hüpofüüsi tagasagara poolt produtseeritud hormooni oksütotsiini toimel, milline asjaolu aitab kaasa siserõhu tõusule ja piima väljutamisele udarast lüps-



Joonis 263. Kitse piimanäärme alveooli ümbritsevad korvrakud (tumedamad hargnenud paeljad moodustised) kontraheerununa. (Folley' järgi.)

mise või imemise ajal. Väljastpoolt ümbritsevad piimanäärmete lõpposi verekapillaaride kõrval elastsetest kiududest koosnev võrk ja interstitsiaalkude õhukeste lamellide näol.

Interlobulaarses sidekoes leiduvad ka üksikud silelihasekiud, kuid nende arv on liiga väike piima väljarõhumiseks udarast.

Udara viimasüsteem. Udara viimasüsteem moodustub: 1) intralobulaarselt (lõpposade vahel) paiknevast viimasüsteemist, 2) interlobulaarsetest piimakanalitest, 3) udaras pindmi-

selt 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 259). Udarasisese viimasüsteemi teel asetsevad ampullaarsed laiendid ja ahenenud osad. Vastavalt udara parenhüümi lehtjale ehitusele on analoogiline ehitus ka viimasüsteemil. Hargused, mis lühikesest peatüvest (piimajuhast) väljuvad, asetsevad peaaegu kõik ainsal veidi kummunud tasapinnal. Teise paralleeltasapinda üle minnes väljuvad väiksemad harud suuremaist peaaegu täisnurkselt, kulgevad sellises asendis 2—3 mm ulatuses ja pöörduvad siis uuesti täisnurkselt üles, et hargneda uues paralleeltasapinnas. Hargnemise moodus on mitmekesine (dihhotoomne, monopodiaalne); mõnikord väljuvad ühest ampullaarsest laiendist 4—5 haru. Üksnes tsisterni naabruses asetsevate näärmesagarikkude juhad avanevad otseselt tsisterni.

Piimajuhad on tühjadena pilujad, kusjuures nende pikitelg on udara ristlõikes paralleelne udara lehekujulise sagaraga või udara välispinnaga.

Primaarsagarikku sisenev intralobulaarjuha (mille valendiku diameeter on 40—100 mikronit ja epiteeli paksus 10—15 mikronit) jaguneb kaheks või kolmeks, mõnikord isegi kuni kuueks haruks; need kulgevad erineva distantsi võrra ja hargnevad siis omakorda alveoolidega seostuvateks terminaalseteks juhadeks ehk kitsusteks. Kitsuste valendiku läbimõõt on ainult 10—15 (mõnikord isegi vaid 5—6) mikronit ja nende epiteelirakkude kõrgus umbes 6 mikronit.

Lõpposade üleminekul kitsusteks epiteelirakud madalduvad, kuid karakteerset ehituslikku erinevust lõpposade ja intralobulaarse viimasüsteemi rakkude vahel ei ole, seda enam, et laktatsiooni haripunktil ka viimasüsteem võib osa võtta piima moodustamisest. Viimakäikude suurenedes (piimakanalites) muutub epiteel kõrgeprismaliseks ja lõpuks piimajuhades kui ka tsisternis kahekihiliseks silindriliseks. Väiksemate viimakäikude müoepiteliaalsed rakud asenduvad piimakanalites silelihasekiudude longitudinaalse kihiga, millele hiljem lisandub väljastpoolt veel tsirkulaarne lihaskiht.

Piimajuhad avanevad nisa baasil tsisterni kitsaste kaelaosade kaudu, mis võivad täitunud udaras toimida piima väljavoolu tõkestavate klappidena. Tüüpilisi sfinktereid ei leidu ruminantide udara viimasüsteemis mujal kui üksnes nisa tipul. Lisaks mainitud koelistele elementidele sisaldab tsisterni nisaosa sein ka väikesi piimanäärmete sagarikke. Vastavalt viimaste arengu määrale muutub tsisterni suurus ehk mahutavus: tsistern osutub kõige suuremaks taandarenenud udaras ja kõige väiksemaks laktatsiooni kõrgseisus. Sageli on udaratsisterni näärme ja nisaosa piiril limaskesta

ringkurd. Üksikutel juhtudel võib selline ringkurd kujuneda piima väljavoolu tõkestavaks.

Nisa. Nisa sein koosneb väljaspoolsest *nahast*, seespoolsest (tsisterni ja nisakanalit piiravast) *limaskestast* ja lehmal nimetatute vahel paiknevast *intermediaarkestast* (joonis 264).

Lehma ja sea nisad on karvatud ning nahanäärmed neis puuduvad. Nisa epidermis on lehmal paksem (koosneb 35—40 reast rakkudest) kui teistel (mittelüpstavatel) koduloomadel ja sisaldab mõnikord sarvkihi all sõmerkihi kõrval ka läikekihti. Epidermise suur paksus on pideva mehaanilise ärrituse (lüpsmise) tagajärjeks.

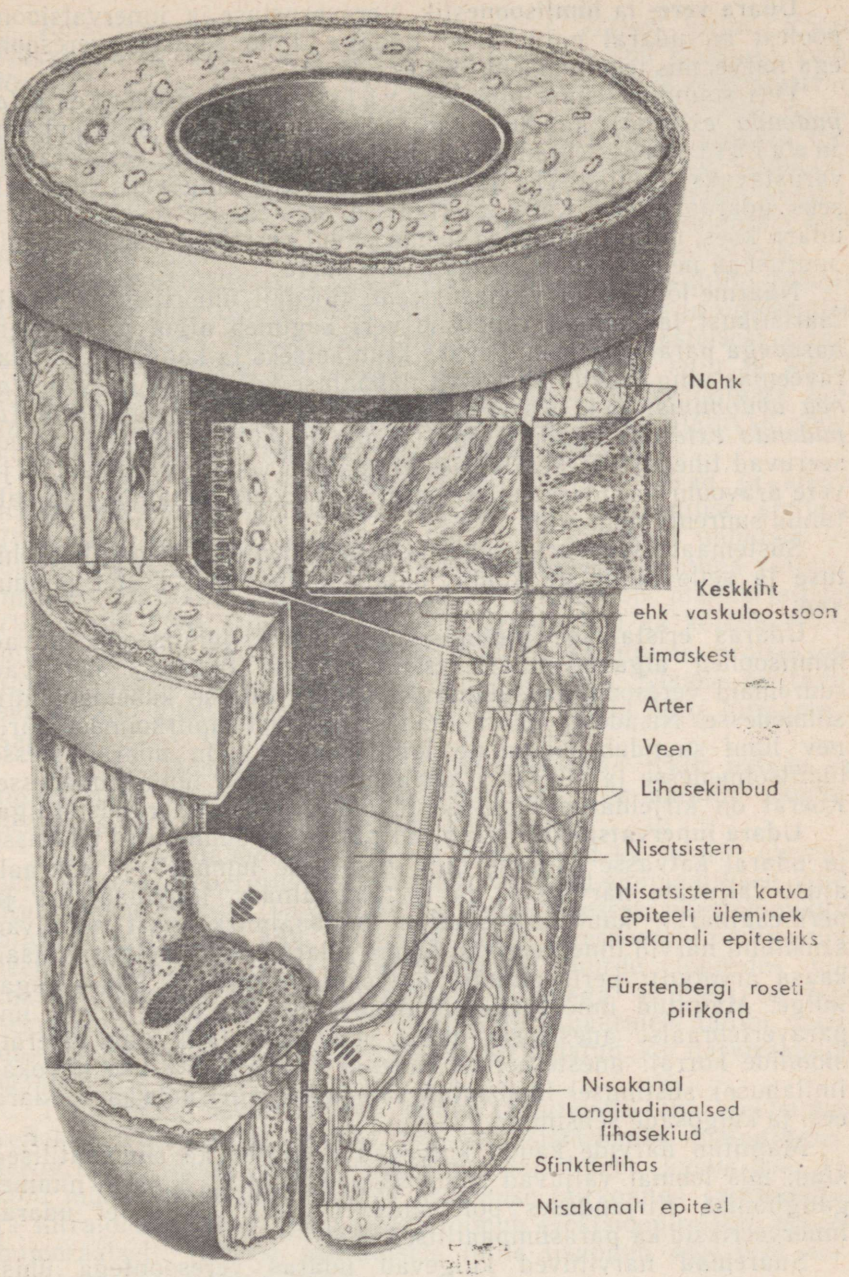
Mära ja lamba nisade nahk on õrnalt karvastunud ja sisaldab rasunäärmeid. Lisaks nimetatuile on mära nisakanali suudmes 2—3 tugevat *mammaarkarva* koos rasunäärmetega.

Nisa limaskest erineb mõnevõrra tsisterni ja nisakanali osas. Tsisternaalse limaskesta epiteel on kahekihiline silindriline (lehmal kurdude harjal mõnikord ka mitmekihiline), nisakanali epiteel aga mitmekihiline ja lame. Üleminek epiteeli ühelt liigilt teise toimub nisakanali ja tsisterni piiril, märal ja emisel aegamööda, mäletsejalistel aga järsku. Nisakanali epiteel kinnitub tugevale papillaarkehale. Tsisternaalse limaskesta lümfotsüütiderikkas prooprias võivad esineda aktsessoorsed piimanäärmed.

Veresoonte- ja lihaskoerikas intermediaarkest ehk vaskuloostsoon eraldub nahast välimise ja limaskestast sisemise fibrooskihi kaudu. Lihasekiudude kimbud paiknevad intermediaarkihis kolmesuunaliselt: longitudinaalsed kimbud paiknevad kõige väljaspoolsemalt, tsirkulaarsed limaskesta piiril ja radiaalsed vahepeal. Lehmal võivad longitudinaalkimbud ka puududa. Nisakanali ja tsisterni piiril moodustab limaskest 4—8 longitudinaalset primaarkurdu, milledest igaüks on kaetud 3—16 sekundaarkurruga. Siinne kurrustik on tuntud *Fürstenbergi rosetina*.

Nisa tipul moodustub lehmal ja kitsel tsirkulaarsetest ning longitudinaalsetest lihasekiududest ja elastsete kiudude võrgust *nisakanali sfinkter*. Teistel põllumajandusloomadel moodustub analoogiline sulgur üksnes elastsete kiudude rõngast. Paljukanalilises nisas (märal, emisel ja koeral) on igal kanalil iseseisev sfinkter, kuid peale selle haaratakse siin nisa tipp veel üldsfinkterist. Kõvade nisadega lehmadel on nisakanalil kas väga tugev (paks) sein, üleärrituv sfinkterlihas, tugev (elastse koe rikas) sfinkter või aktsessoorsete näärmete poolt osaliselt suletud tsistern.

Nisasfinkteri kõrval toimivad kanalit sulgevana ka Fürstenbergi rosett ja deskvameerunud epiteelirakud nisakanalis. Viimased aitavad ühtlasi kaasa selleks, et udara viimasüsteemi ei pääseks välismaailmast mikroobe.



Joonis 264. Lehma nisa skemaatiline ehitus. (T u r n e r i s t; täiendatud mikroehituse joonistega.)
Nooled osutavad tsisternaalepiteeli üleminekule nisakanali epiteeliks.

Udara vere- ja lümfisoonestik. Verevarustuse ja innervatsiooni poolest on udaral palju ühist nahaga. Pole selliseid veresooni ega närve, mis teenindaksid üksnes udarat.

Veri suundub lehma udarasse välise häbemearteri (*a. pudenda externa*) kaudu; udara sees nimetatakse seda mammaararteriks. Mammaararter jaguneb udara eesveerandit varustavaks kraniaalseks ja tagaveerandisse kulgevaks kaudaalseks udaraarteriks. Kõik arteriaalsed sooned asetsevad sügaval udara koes, mille tõttu elusa looma puhul on raske määrata nende suurust ja nende kaudu voolava vere hulka.

Näärme-lõpposi ja viimasüsteemi tihedalt ümbritsevast kapillaaristikust läbikäinud venoosne veri koguneb algul udaraarteri harudega paralleelselt kulgevaks kraniaalseks ja kaudaalseks udaraveeniks ning lahkub siis osalt nahaaluse kõhuveeni (*v. subcutanea abdominis*, «piimasoone»), osalt välise häbemeveeni (*v. pudenda externa*) kaudu. Udara veenid nagu arteridki anastomoseeruvad tihedasti isekeskis. See võimaldab verega varustumist ja vere äravoolu ka udara sellest osast, mis looma lamamisel on sattunud suurema rõhu alla.

Süstemaatilised uurimised udara veresoonte histoloogilise ehituse ja selle muutuste kohta laktatsiooniperioodi kestel puuduvad.

Udaras eristatakse pindmisi ja süvasid lümfisooni. Süvad lümfisooned algavad udara tsentraalsetest osadest, saadavad suuremaid veresooni ja suunduvad siis süvadesse kubeme lümfisõlmedesse. Nisadest, udara nahast ja fastsiapiirkonnast pärinev lümf suundub pindmiste lümfisoonte kaudu udaraülistesse lümfisõlmedesse ja siit edasi süvadesse kubeme lümfisõlmedesse. Koeral on kirjeldatud lümfisoonte otsest seost udaratsisterniga.

Udara innervatsioon. Aferentsed närvikiud suunduvad udarasse ja udarat katvasse nahasse ning nisadesse lumbaal- ja sakraalajust väljuvate närvide (I ja II lumbaalnärv, ingvinaalnärv ja perineaalnärv) kaudu, kusjuures lumbaalpiirkonnast väljuvad sensiiblid närvid innerveerivad lehma udara ees- ja külgosi (nisad kaasa arvatud); perineaalnärv seevastu innerveerib udara tagakülge. Mainitud innervatsioonimoodust arvestatakse udara nn. paravertebraalse anesteesia puhul, mis on vajalik udaraoperatsioonide korral: anesteseeriva vahendi (näiteks 3%-lise novokaiinilahuse) süstimisel lümbaalnärvide juurte piirkonda kaob udara ees- ja külgosade sensiiblus.

Mainitud närvide kaudu kulgevad udarasse ka sümpaatilised kiud, mis lehmal väljuvad sümpaatikuse tüve 2., 3. ja 4. nimmeganglionist. Kirjanduses pole andmeid selle kohta, et udarat innerveeriksid ka parasümpaatilised kiud.

Suuremad närvitüved kulgevad udaras veresoontega ühist teed; samal ajal ümbritseb nende hargustest moodustunud põimik veresooni väljastpoolt.

Retseptoorsed lõpmed esinevad udaras kolmel kujul. Kõige rikkalikumalt leidub siin näärme-lõpposade vahel põõsjaid vabu lõpmeid, mida peetakse mehhanoretseptoriteks (signaliseerivad oletatavasti alveoolide täitumust). Teise rühma kuuluvad sagarikevahelises sidekoes paiknevad sellised mittevabad kihnuta lõpmed (kemoretseptorid), millede piirkonnas asetsevad spetsiaalrakud. Kolmanda rühma moodustavad suuri viimajuhasid ümbritsevas sidekoes asetsevad (Krause kolbide tüüpi) kapseldunud lõpmed, mida samuti peetakse mehhano- (baro-) retseptoriteks.

Eriti rikkalikult on kapseldunud ja vabade sensiiblite lõpmetega varustatud nisade nahk. Siin leidub kooriumi ja epidermise piiril hulgaliselt inkapsuleerunud kehakesi, mis üksteisest erinevad kihnu läbivate närvikiudude hulga, lõpmete kuju ja kihnu moodustavate sidekoelamellide arvu poolest. Kapseldumata lõpmed esinevad samas päsmastunult. Epidermises ulatuvad varikoosselt jämenenud närvilõpmed kuni sõmerkihini.

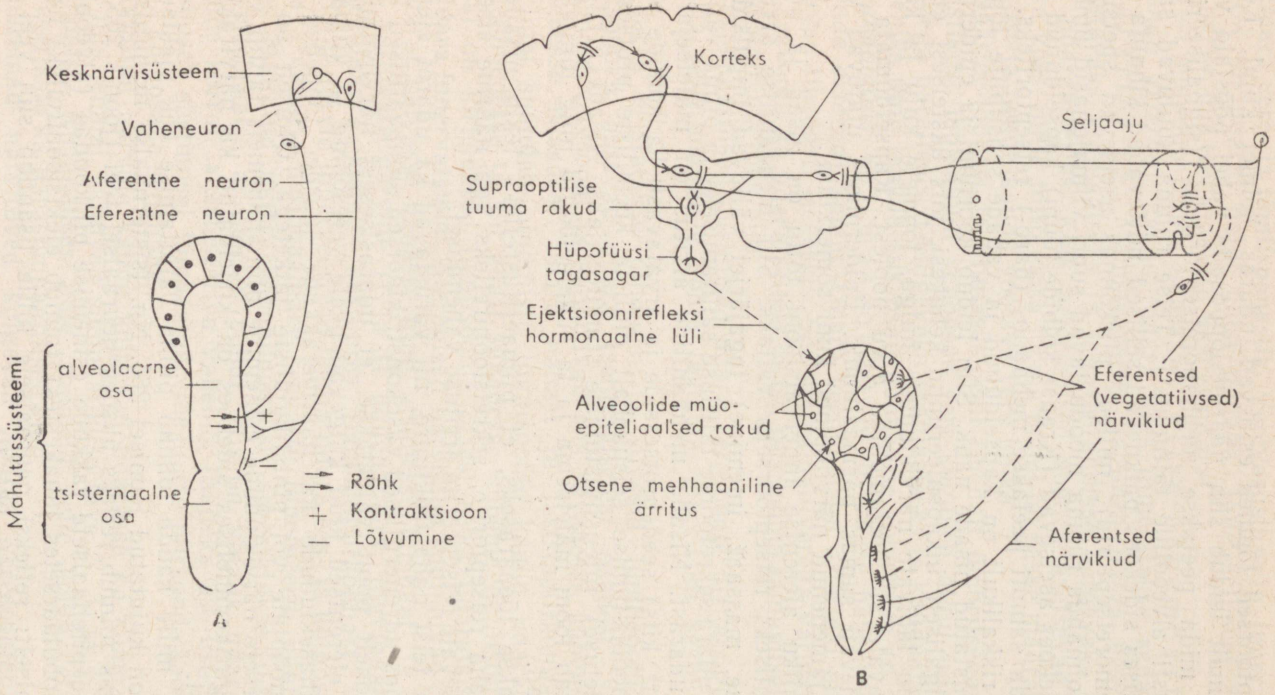
Rikkaliku aferentse innervatsiooni tõttu on nisad ja udara nahk oluliseks retseptoorseks väljaks. Siit mehaanilise ärrituse (lüpsmine, massaaž, imemine) tagajärjel väljuvad impulsid on olulised udara sekretoorse talitluse säilitamiseks ja piima väljutamiseks udarast. Nisade mehaaniline ärritus on mäletsejalistel (lehm, utt, kits) seedeprotsesside ja arvatavasti ka kõikide teiste piima moodustumise seisukohalt oluliste keemiliste protsesside (ainevahetuse) intensiivistumise stimuleerijaks. Nisade ärritamisel hakkab loom mäletsema ja ta südamelöögid ning hingamine sagenevad.

Peetakse tõepäraseks, et piimaeritusrefleks tekib nisade ja udara naha retseptorite, sekretsioonirefleks aga näärme sisemuses asetsevate retseptorite ärrituse vahendusel.

Nagu teisi nahastruktuure, nii varustavad ka udarat eferentselt üksnes adrenergilised vasokonstriktoorsed sümpaatilised kiud. Kuid mõnelt poolt väidetakse, et udarasisesest närvipõimikust algavad eferentsed kiud kulgevad peale veresoonte ja viimasüsteemi lihasekiudude ka näärmerakkude juurde, lõppedes viimastel nööpjate või pintslikujuliste jätketega. Üldiselt on aga sekretoorsete närvikiudude esinemine piimanäärmeis tänini vaieldav. Sagarikevahelises sidekoes on kirjeldatud ka närvirakkude esinemist.

Teed, mille kaudu toimub piima väljutamise ehk ejektsiooni refleks, on kujutatud joonisel 265. Nn. tsisternaalse mahutussüsteemi osas toimub refleks üksnes neuraalsel teel (joonis 265, *A*), kuid müoepiteliaalsete rakkude esinemise piirkonnas (alveoolides ja intralobulaarsetes juhakestes) toimub ejektsioonirefleks neurohumoraalselt: refleksi neuraalsele lülile lisandub siin veel hormonaalne lüli (joonis 265, *B*).

Vaatleme lühidalt neurohumoraalse ejektsioonirefleksi teed. Nisadest ja udarast lüpsmise algul väljuvad impulsid suunduvad



Joonis 265. Piima tsisterni kogunemise (*A*) ja piima ejektsiooni reflektoorse mehhanismi (*B*) skeemid. (M. G. Z a k s a jt. järgi.)

aferentsete närvikiudude kaudu seljaajusse; siit võib osa impulsse kollateraalide vahendusel eferentseid (vegetatiivseid) teid mööda udara lihaskoele tagasi kanduda, teine osa impulsse aga suundub mööda seljaaju dorsaalseid vääte piklikku ajusse ja sealt vaheaju supraoptilise tuuma närvirakkudele või ka ajukoorde. Supraoptilisest tuumast algab refleksikaare eferentne tee. See moodustub

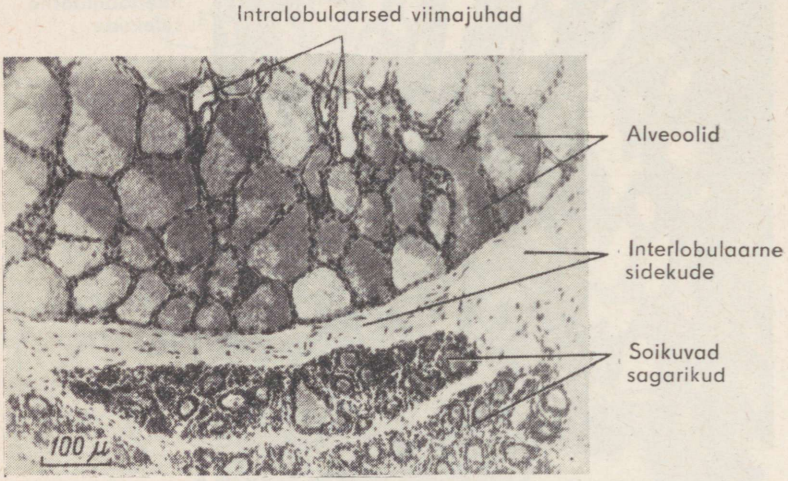


Joonis 266. Soikuva lehmaudara histoloogiline ehitus. Suurendus 75 korda. (Orig.)

esmalt supraoptikohüpofüsaarsest närvikiudude kimbust, mis suundub hüpofüüsi tagasagarasse ja kannab siia hüpotaalamuse tuumade rakkudes moodustunud neurosekreedi (joonis 69). Viimane sisaldab udara müoepiteliaalsete elementide kontraktsiooni põhjustavat hormooni oksütotsiini, mis hüpofüüsi tagasagarast verre pääseb ja sel teel udarasse jõudes refleksikaare viimase lüli moodustab. Ajukoorde suunduv impulss võimaldab ajutiste sidestuste loomist teiste ärritustega (tingeliste reflekside moodustumise näol).

Udara involutsioon. Udarasiseseid struktuurilisi muutusi, mille tagajärjel udara suurus ja sekretsioonivõime vähenevad, nimetatakse involutsiooniks ehk taandarenguks.

Involutsioon, mis avaldub näärme-lõpposade suuruse vähenemises, nende muutumises kandiliseks ja nende osalises kaos, algab igakordse laktatsiooniperioodi lõppedes ja kestab järgneva tiinestumiseni. Selle tagajärjel suureneb uuesti interstitsiaalkoe osatähtsus parenhüümkoe arvel (joonis 266). Involutsioon ei haara kogu udarat korraga, vaid sagarikkude viisi. Mida rohkem sagarikke kaotab oma sekretsioonivõime, seda väiksemaks muutub udara laktatsioonivõime. Udarat, milles kõik sagarikud oleksid täielikult välja kujunenud ja sekretsioonivõimelised, oletatavasti ei esine.



Joonis 267. Lehma udara lakteeriv sagarik (ülal) ja soikuvad sagarikud (all). Mikrofoto. Suurendus 90 korda. (Orig.)

Seega pole sekretsiooni langus põhjustatud mitte kogu udara ühetaolisest talitluse langusest, vaid sellest, et teatavates sagarikkudes juba varakult sekretsioon lakkab, samal ajal kui see teistes muutumatult edasi kestab (joonis 267). Soikuvate sagarikkude arvu suurenedes langeb aegamööda ka piima hulk. Sagarikud taandarenevad osalt alveoolide arvu kahanedes, osalt nende suuruse vähenemise ja alveoolide kokkulangemise tagajärjel. Seejuures esmakordselt lüpsnuil läheneb udara pilt juveniilsele seisundile: mahuliselt domineerib rasvkude, näärmeepiteel muutub kaherealiseks silindriliseks. Sellist udarat võib juveniilsest eristada vaid siis, kui lõigus leidub tabatuna osa taandarenemata sagarikust. Teise ja mõnikord ka kolmanda laktatsiooni järel leidub taandarenevas udaras rasvkude ainult saarekestena, kuid vanematel loomadel esinevad parenhüümisaarekesed taandarene-

vas udaras sidekoelisest interstitsiaalkoest piiratuna. Interlobulaarne interstitsiaalkude on harilikult rakurikas, eriti noorematel loomadel. Vanemate loomade taandarenenud udaras meenutavad üksikud sagarikud suurte valendikkude tõttu emfüseemilist kopsu. On võimalik, et sellised sagarikud pole enam suutelised muutuma talitlusvõimeliseks (irreversiibel involutsioon).

Hoopis väiksemad on involutsiooniprotsessid sel puhul, kui loom taastiinestub juba laktatsiooni alguskuudel. Involutsioon asendub siin laktatsiooniperioodi lõpul (tiinuse 8. ja 9. kuul) uue arengulainega, mille kestel suureneb alveoolide ja neis esinevate mitooside arv.

Üks ja sama sagarik on tavaliselt ühtlaselt ühesuguses arenguastmes, kuid kahest naabersagarikust võib üks esineda täielikult väljakujunenuna, teine aga hoopis taandarenenuna.

Kirjeldatud udara arengu ja involutsiooni regulatsioonis on närvisüsteemi kõrval kaastegevad hüpofüüsi eessagara ja munasarjade või platsenta poolt produtseeritud hormoonid. Östrogeenid ja progesteroon stimuleerivad piimanäärme arengut nii emaskui ka isasloomadel, isegi gonaadide puudumise korral (kastreeritud loomadel). Seksuaalhormoonidest näib östrogeen (folliikulihormoon) tingivat eeskätt viimasüsteemi ja progesteroon näärmekoe (lõpposade) moodustumist. Veisel (samuti kitsel ja meriseal) piisab alveoolide moodustumiseks ja laktatsiooniks ka östrogeenist üksinda, kuid seejuures tuleb arvestada, et ruminantidel on progesterooni moodustajaiks ka suprarenaalnäärmed, mis östrogeeni toime selgitamisel jäävad kõrvaldamata. Üldiselt on kollaskeha hormoon udara lõplikuks ettevalmistajaks, kuid östrooni toime eelnemiseta on ta udara suhtes inaktiivne. Lisaks neile on mammogeenne toime ka hüpofüüsi eessagara hormoonidel, eriti prolaktiinil. Prolaktiin ehk luteotroopne hormoon stimuleerib progesterooni moodustumist kollaskehas, kuid seejuures intensiivistab ka ovariaalsete steroidhormoonide toimet alveoolide moodustamisel. Hüpofüüsi kõrvaldamise korral toimivad ovariaalhormoonid udara arengusse nõrgalt.

Ovariaal- ja hüpofüsaarsete hormoonide poolt ettevalmistatud udar pole ometi veel laktatsioonivõimeline. Peamiseks laktatsiooni algatajaks ja säilitajaks on hüpofüüsi eessagara hormoon p r o l a k t i i n, mis oma toimet avaldab vaid ovariaal- (steroid-) hormoonide poolt ettevalmistatud udarasse. Teistel hüpofüüsi eessagara hormoonidel prolaktiini laktogeenset toimet ei ole. Hüpofüüsi ekstirpeerimise korral lõpeb laktatsioon otsekohe. Prolaktiini ulatuslikumat eritumist tõkestab tiinuse ajal kollaskeha hormoon või koriaalsed östrogeenid. Kui aga steroidhormoonide allikad (munasarjad või platsenta) kõrvaldatakse (ovarioektoomia, abort, sünnitus), alles siis võib alata piima sekretsioon. Östrogeenid, mida naiste puhul rakendatakse galaktopoeesi tõhus-

tamiseks, vähendavad suuremates doosides rakendatuna lehmadel piimaandi.

Küsimus udara ehituse ja laktatsioonivõime vahekorrast. Senini teostatud hulgalised udara mikroskoopilised uurimised pole võimaldanud avastada kindlat suhet lehma udara mikroskoopilise ehituse ja lehma laktatsioonivõime vahel. Tähendatud küsimuse selgitamisel on eeskätt püütud arvestada parenhüüm- (näärme-) koe ja strooma mahulist vahekorda, parenhüümkoe rohkust kui ka näärme-lõpposade suurust (alveoolide diameetrit). Kuid et need parameetrid udara eri osades ja udara talitluse eri faasides suuresti muutuvad, siis on saadud andmed väga ebaühtlased ja mõnikord vasturääkivad. Nii moodustab akad. J. F. Liskuni 1912. a. andmeil punasel stepitõul parenhüümkude udarast 80%, hallil ukraina tõul 38% ja jaroslavli tõul 90%, kuid hiljem E. Lissitski laboratooriumis toimetatud uurimiste põhjal oli udara parenhüümi mahuprotsent punasel karjal vaid 44 ja hallil ukraina karjal seevastu 73. Analoogiline on lugu alveoolide diameetrisse puutuvate andmetega. Levinuma arvamuse kohaselt karakteriseerub suure produktsioonivõimega udar parenhüümkoe suhtelise rohkusega, kuid siin on ebaõigesti arvestamata jäetud sidekoelise strooma mitmekülgne talitlus, mis ei puutu mitte üksnes tema kui toese ülesandesse ja abiksolekusse udara motoorikas, vaid ka troofilisse talitlusse ja kaitsefunktsioonisse nakkuste suhtes. Seepärast ei saagi kõrge talitlusvõimega udaralt nõuda ühekülgset parenhüümkoe arengut, vaid rikkaliku parenhüümkoe arenguga peab kaasnema ka strooma mahu kasv. Milline aga peab olema nimetatud piimanäärme koostisosade optimaalne vahekord kõrge jõudluse korral, selle kohta andmed puuduvad. Kindel on praegu vaid see, et kõrge piimaand kaasneb udara kogumahu suurenemisega ja et suur udar saab oma laktatsioonivõimet maksimaalselt avaldada ainult siis, kui piisavalt arenenud ja kõrge talitlusvõimega on ka teised organisüsteemid, eeskätt seedeorganid, süda, kopsud ja neurohormonaalse regulatsiooni süsteem.

Udara sekreet: piim ja kolostrum. Piim on imiku toit ja sisaldab sellisena loomale kõiki vajalikke aineid: lehmapiimas on valku (kaseiini, laktalbumiini ja laktoglobuliini näol kokku umbes 3%), väikeste (diameeter 2—5 mikronit) kuulikeste kujul esinevat rasva (3,2—4,5%), karbohüdraate piimasuhkru (laktoosi) näol (umbes 4,8%), mineraalaineid ja vitamiine. Vett leidub lehmapiimas keskmiselt 87%. Märgatavalt kontsentreeritum on sünnitusjärgselt erituv udara sekreet — kolostrum ehk ternespiim. Valgusisaldus ulatub siin algul üle 10%; ka rasva ja mineraalaineid on kolostraalpiimas rohkem. Ungulaatide järglased saavad nakkusi vältivaid immuunglobuliine üksnes kolostraalpiimast, nende hulk suureneb tiinetel loomadel juba laktatsiooniperioodi lõpul, kuid eriti intensiivne imuunglobuliinide üleminek verest kolostraalpiimasse algab sünnituse eel. Primaatidel see-

vastu toimub järglaste varustumine immuunkehadega tõepäraselt juba enne sündi (vere kaudu), mispärast neil immuunglobuliinide kontsentreerumist kolostrumis ei esine.

Imiku seisukohalt leidub piimas mittepiisavalt üksnes rauа-, vase- ja teiste metallide soolasid. Nende suhtes on vastsündinul küll endal teatav varu, kuid põrsastele osutub intrauteriinsest east pärinev rauа- ja vasedepoo enamasti mittepiisavaks, mille tõttu neil kolmandal imemisnädalal esinevad sageli aneemia tunnused koos sellest tuleneva arengu pidurdumisega ja resistentsuse vähenemisega nakkuste suhtes. Seda asjaolu välditakse rauа- ja vasesoolade manustamisega põrsastele.

Lehmapiimal ja sellest toodetavatel produktidel on peamine tähtsus inimtoiduna. Üheliitrises koguses vastab ta valgusisalduselt umbes viiele kanamunale ja energiasisalduselt (umbes 650—700 kcal) 8 kanamunale või 300 g-le loomalihale või 1 kg-le kartulitele. Piima energiast kuulub ligikaudu pool rasvale ja teine pool piima rasvavabale osale. Või kaudu kasutatakse seega ära vaid pool piima energiast koos rasvas lahustuvate A- ja D-vitamiinidega. Ülejäänud pool piima energiaväärtusest jääb aga kooritud piima; samuti jäävad siia bioloogiliselt kõrgeväärtuslik valk, piimasuhkur, mineraalained ja vees lahustuvad vitamiinid.

Loetletud koostisosade kõrval leidub piimas ka rakulisi elemente (leukotsüüte ja epiteelirakke), eriti kolostrumis, kus nad rasvatilgakestega täidetult kannavad kolostraalkehakeste nimetust. Kolostraalkehakesed on rikkad nakkusvastaste γ-globuliinide poolest. Väike on piimas desoksüribonukleiinhappesisaldus, mis osutab holokriinse sekretsiooni (tuumade) puudumisele.

Udara talitlus. Udara talitlus seisab piima moodustamises (sekretoorne talitlus) ning selle deponeerimises ja pausilises väljutamises ehk ejektsioonis (motoorne talitlus).

Sekretoorse talitluse kandjaks on näärme-lõpposade ja osalt väiksemate viimakäikude epiteel. Lähteaineid piima moodustamiseks saavad epiteelirakud alveoole ümbritsevast verekapillaaristikust. Võrreldes verega sisaldab lehmapiim rohkem suhkrut 80—90 korda, rasva kuni 20 korda, kaltsiumi 14 korda, kaaliumi 7 korda jne. Vähem aga on piimas verega võrreldes valkaineid (2 korda), kloriide (4 korda) ja naatriumi (8 korda). Mitmed piima koostisosad, nagu kaseiin, piimasuhkur ehk laktoos ja mõningad lihtsamad rasvhapped, puuduvad veres hoopis. Vajaliku sünteetilise, kondenseeriva ja filtreerimistööga tuleb ühte ja sama liiki näärmerakk toime oma rikkaliku fermendisüsteemi varal. Ühe liitri piima moodustamiseks vajab udar laktatsiooni kõrgseisu ajal umbes 500-liitrise verekoguse läbivoolamist oma kapillaaristikust (piimaanni langedes vajalik verekogus suureneb), ja toidu selle osa netoenergiast, mis ületab elatuseks vajaliku taseme, suudab lehm piimaks ümber muuta keskmiselt 60%; seega vajab lehm ühe liitri piima moodustamiseks, mille energia-

väärtus on 600—700 kilokalorit, umbes 1100 kilokalorile vastavat produktiivtoidu hulka. Et piima iga liitri moodustumisel vabaneb umbes 400 kilokalorit soojust, siis on mõistetav, miks kõrgetoodangulised lehmad vajavad oma kehatemperatuuri konstantsuse säilitamiseks suhteliselt madala temperatuuriga ruume. On nad ju soojuse produtseerimise poolest võrreldavad rasket kehalist tööd tegeva inimesega. Hapnikutarve ühe liitri piima moodustumiseks kõigub 110—185 liitri piirides, erinedes märgatavalt ka võrdse produktsiooni korral indiviiditi. Esitatud andmetest järeldub esiteks, et udar oma talitluses tihedalt sõltub teiste (vereringe-, hingamis-, seede-) organite arengust ja nende talitlusvõimest, ning teiseks, et udara talitluse taseme määrajaks pole mitte üksnes tema näärmekoe rohkus, vaid ka indiviiditi erinev ainevahetuse tase, nagu see selgub hapniku erinevast kulutusest.

Näärmerakud vajavad optimaalseks talitluseks teatavat udarasisest rõhku, mis normaalselt tekib lüpsivaheaegadel; kui nisakateetri kaudu pidevalt lasta piima udarast välja voolata, on tema kogus päeva jooksul märgatavalt (umbes 2 korda) väiksem kui tavalise lüpsmise korral. Samuti on näärmerakkude talitluse seisukohalt vajalik udara süstemaatiline ärritus lüpsmise või imemise näol.

Näärmerakkude talitluses on konstateeritav teatav tsüklilisus, mis avaldub nende piima moodustamise võime väheses languses väga pikkade (üle 8—10-tunniliste) lüpsivaheaegade korral ja samal ajal tekkinud piima vaesumises orgaaniliste ainete poolest. Seda nähtust seletatakse ühest küljest udarasisese rõhu tõusmisega sellisele tasemele (üle 30 mm Hg), mis ületab vererõhku kapillaaristikus ja seetõttu suleb osaliselt toitainete juurdevoolu tee. Teiselt poolt on püütud näärmerakkude sekretsioonivõime langust seletada lüpsmiskaudse ärrituse neurotroofilise toime pideva nõrgenemisega lüpsivaheaegadel.

P i i m a d e p o n e e r i m i s e seisukohalt on oluline udara selline ehituslik ja talitluslik omapära, mille kaudu välditakse udarasisese rõhu liigne (piimasekretsiooni tõkestav) tõus. Seda võimaldab ühelt poolt elastse koe rohkus udaras ja teiselt poolt kontraktiilsete elementide (närvisüsteemi kaudu reguleeritav) toonuse langus piima kogunemise ajal. Need asjaolud tagavad elusa looma udara suuremat (f ü s i o l o o g i l i s t) m a h u t a v u s t, kui seda näitab sama udara surmajärgne täitmine vedelikuga (a n a t o o m i l i n e m a h u t a v u s).

P i i m a v ä l j u t a m i s e l e ehk e j e k t s i o o n i l e aitab udar ise aktiivselt kaasa müoepiteelirakkude ja silelihasekiudude kontraktsiooni varal, kusjuures silelihasekiudude järsk toonuse kasv teostub puhtneutraalse refleksikaare vahendusel, müoepiteelirakkude kontraktsioon aga refleksikaare kaudu, mille lõpposa moodustub humoraalsest lülist — hüpofüüsi tagasagara poolt produtseeritud oksütotsiinist (joonis 69). See ejektsioonirefleks on

lühikese (7—10-minutilise) kestusega ja nõuab seepärast udara võimalikult põhjaliku tühjakslüpsmise otstarbel kiiret lüpsi. Looma ärritumine kui ka adrenaliini süstimine pidurdab udara tühjumise refleksi ja sel puhul lehm «ei anna piima kätte». Tegelikult ei pea lehm sel puhul piima aktiivselt udaras kinni (nagu seda võiks järeldada eeltoodud väljendist), vaid tema udaral puudub sel puhul võimalus aktiivselt kaasa aidata piima väljutamisele käsnjast udarakoest.

Lüpsieelne udarasisene rõhk on 25—35 mm Hg. Ejektsiooni ajal, mis järgneb keskmiselt 40 sekundit pärast sõõrutamise algust, tõuseb tsisternaalne rõhk 40—60 mm Hg. Vasika suus tekib imemise ajal 80—100 mm Hg rõhk, mis on piisav nisasfinkteri avamiseks. Vasikas teeb imemise ajal 80—120 imemis-neelamisliigutust. Käsilüpsi ajal tõuseb tsisternaalne rõhk kuni 400—800 mm Hg. Kogu udaras leiduvast piimast jääb lüpsi ajal residuaal- ehk jääkpiimana kõrvaldamata 10—25%; selle rasvasisaldus ulatub 30%-ni. Residuaalpiim kõrvaldub järgmise lüpsiga.

Piima rasvasisaldus tõuseb kord-korralt lehma lüpstes, sest et rasvakuulikesed nende aglutineerumise ja kõrge pindpinevuse tõttu alveoolidest ja viimasüsteemist raskesti lahkuvad. Seal sellist nähtust ei esine, sest siin on rasvakuulikesed aglutineerumatud. Ka ei tõuse seapiimas rasv piima pinnale.

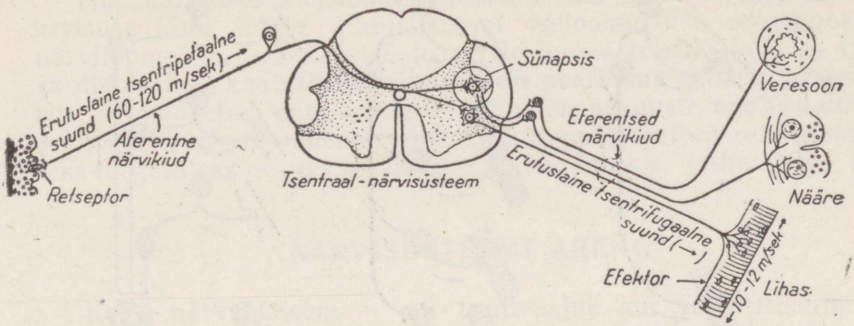
NÄRVISÜSTEEM

ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Närvisüsteem reguleerib ja ühtlustab organitevahelist talitlust ning kohandab seda samal ajal sise- ja väliskeskkonna alati toimuvate muutustega. 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 võimé 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 keerukateks muutuvate väliskeskkonnaga tasakaalustumise nähtuste ahel». See elu põhilise seaduse realiseerumine teostubki kõrgematel loomadel närvisüsteemi vahendusel. Väide, et kõik organismisisesed protsessid kulgevad närvisüsteemi reguleerival toimel, on tuntud pavlovliku nervismi 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 nõukogude 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. Terviklikus organismis on tema suund igas närvikius sünapside kaudu determineeritud: nn. aferentsetes, sensiiblites ehk tsentripetaalsetes närvikiududes kulgeb impulss kesknärvisüsteemi või närvi- (refleksi-) tsentrumi suunas ja eferentsete ehk tsentrifugaalsete kiudude kaudu tsentrumist lõpporganitesse. Selline ärrituse vastuvõtt ehk retseptsioon,

s. o. mehaanilise, termilise, valgus- jne. energia muutumine närvienergiaks, närviprotsessiks ehk impulsiks, selle juhtimine kesknärvisüsteemi ja siit ümberkujundatuna lõpporganisse toimub teed mööda, mida nimetatakse refleksikaareks. Refleks — organismi vastus ärritusele, mis toimub närvisüsteemi vahendusel — kulgeb refleksikaart mööda.



Joonis 268. Refleksikaare skeem.

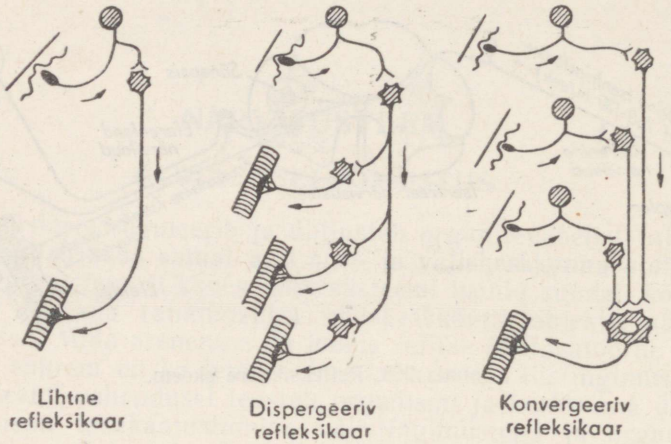
Refleksikaares eristatakse järgmist viit alaosa: 1) ärritust erutuseks ümbermuutvat retseptorit, 2) impulssi tsentrumisse suunavat aferentset juhteteed, 3) erutuslainet analüüsivat ja seda ümbermuutvat, tavaliselt kesknärvisüsteemis asetsevat refleksitsentrumit, 4) ümbertöötatud impulssi lõpporganisse (lihasesse, näärmesse ja teistesse organitesse) suunavat eferentset juhteteed ja 5) lõpporganit ehk efektorit (joonis 268).

Refleksikaar koosneb vähemalt kahest neuronist (elementaarne ehk lihtrefleksikaar; joonis 269). Üksik neuron närvisüsteemis talitlusliku üksusena ei esine. Kõrgematel selgrootutel ja selgroogsetel ilmub aferentse ja efektoorse neuroni vahele üks või mitu side- (inter-) neuronit, mispuhul kõneldakse liitrefleksist. Interneuronid võimaldavad ühest punktist pärinevat ärritust edasi anda kas divergeerivalt paljudele efektoritele või, vastupidi, paljudelt ärrituspunktidelt konvergeerivalt ainsale efektorile.

Neuraalse regulatsiooni kõrval esineb nn. humoraalne regulatsioon, mis allub närvisüsteemi kontrollile. Need mõlemad regulatsioonisüsteemid on tihedalt teineteisega seotud. Pealegi talitleb osa närvirakke ka sekretoorselt (neurosekretsioon) ja osa inkretsiooniorganeid on neuraalse päritoluga (hüpofüüsi tagasagar, epifüüs ja adrenaliini valmistavad endokriinsed rakud suprarenaalnäärme säsist ning paraganglionidest).

Ka interneuronaalsetes sünapsides toimub erutuse ülekanne keemilisel teel — atsetüülkoliini, noradrenaliini, adrenaliini jt. kaudu.

Eferentsed impulsid sõltuvad alati aferentsetest impulssidest ja on mõistetav, et kõikidesse organitesse suunduvad eferentsed impulsid saavad otstarbekalt organite talitlust reguleerida ainult siis, kui samadest organitest ja keha pinnalt alaliselt saabub



Joonis 269. Refleksikaare liike. (Gerebzoffi järgi.)

aferentsete teede kaudu tsentrumites teadetena analüüsitavaid impulsse. Siit on selge, miks refleksikaare retseptoorseid algusosi (retseptoreid) ei leidu 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.

Lõpmed seostuvad tsentrumitega juhteteede kaudu; viimased on perifeerses närvisüsteemis koondunud suhteliselt ühetaolise struktuuriga närvideks ning kesknärvisüsteemis kimpudeks (*fasculi*) ja traktideks ehk kulglateks. Närvilõpmete morfoloogiline mitmekesisus tavaliselt vastavate närvikiudude ehituses ei kajastu.

Refleksi- ehk närvitsentrumite asukohaks on kesknärvisüsteemi hallaine. Siin teostub saabunud teadete analüüs ning süntees ja seejärel impulsi ülekandumine eferentsele teele. Viimaseaegsed uurimised näitavad, et kesknärvisüsteemi kõrval võivad teatavate (organisiseste) reflekside tsentrumid esineda ka perifeerselt (vegetatiivsetes ganglionides). Kuigi enamik siseorganite retseptoreid oma impulsi suunab sensiiblite tserebrospinaalnär-

vide kaudu kesknärvisüsteemi, võib osa rakke (nn. Dogeli II tüübi rakud seedekanalis jm.) oma aferentse impulsi paikse ganglioni kaudu üle kanda eferentsele teele. Vastandina tavalistele (vertikaalsetele, üle kesknärvisüsteemi kulgevatele) refleksidele nimetatakse viimaseid (organisiseseid) reflekse ekstramedullaarseteks ehk horisontaalseteks reflekside ks.

Histoloogilises kirjelduses nõuavad oma struktuurilise mitmekesisuse tõttu kõige ulatuslikumat iseloomustust retseptoorsed närvilõpmed ja kesknärvisüsteem. Seejuures toimub kehtiva tava ja didaktiliste kaalutluste kohaselt eri peatükina selliste retseptorite iseloomustus, mis, asetsedes peas, on peamiste analüsaatorite perifeersete algusosadena kujunenud komplitseeritud retseptoorseteks organiteks — organretseptoriteks (silm, kõrv jt.).

NÄRVISÜSTEEMI ARENG

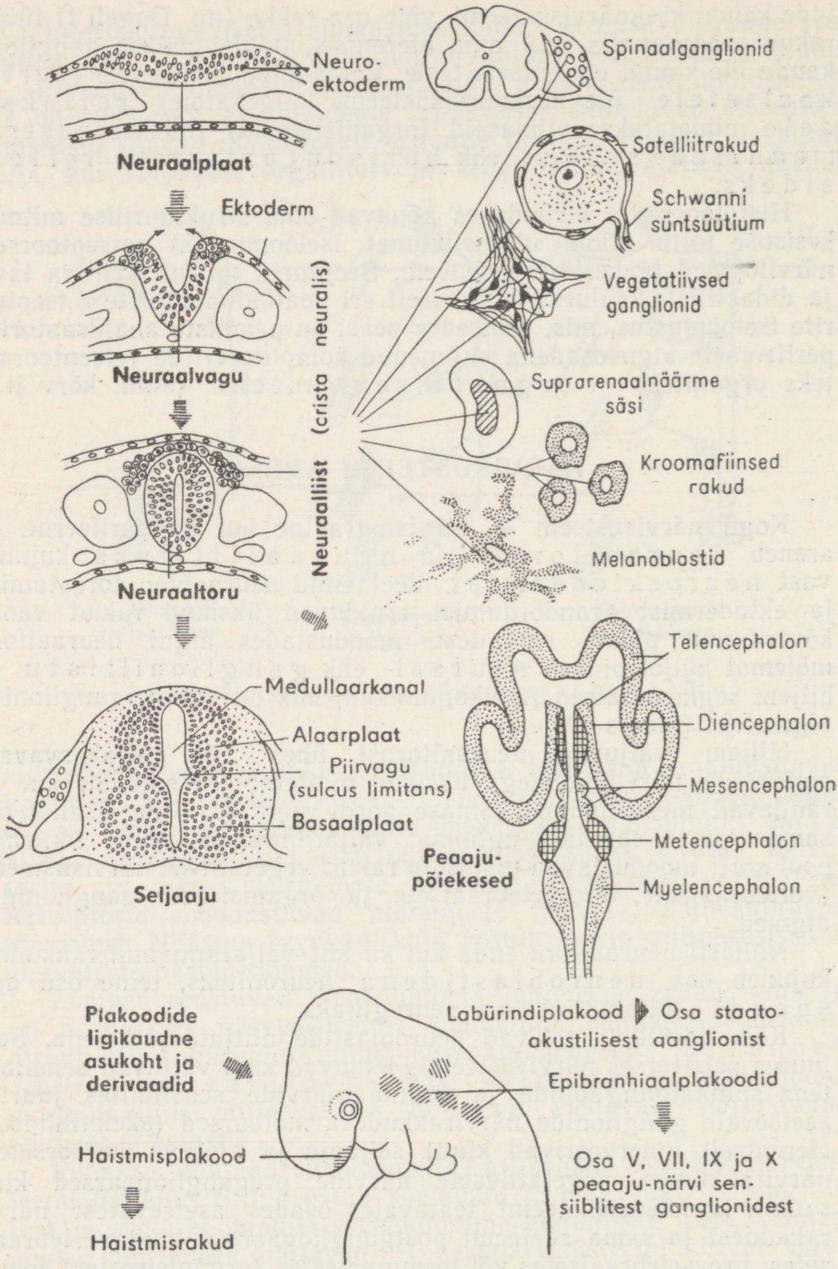
Kogu närvisüsteem — nii tsentraalne kui ka perifeerne — areneb neuraaltoruks ja neuraalliistuks kujunevast neuroektodermist. Veel enne neuraalvao torustumist ja ektodermist äranöördumist eralduvad üksikud rakud vaoks kõverdunud plaadi servadest, moodustades algul neuraaltoru mõlemal küljel pideva neuraal- ehk ganglioniliistu ja hiljem segmentaalsed rakukogumikud, mis on spinaalganglionide algmeteks (joonis 270).

Hiljem väljuvad neuraaltorust ühes siit väljakasvavate motoorsete närvikiududega üksikud indiferentsed epiteelirakud ja rändavad mesenhüümis esmase aordi suunas. Neile lisanduvad samasugused spinaalganglionist väljaränanud rakud. Mõlemal pool aorti moodustavad mainitud rakud vegetatiivse närvisüsteemi (vertebraalsete, prevertebraalsete ja organisiseste ganglionide) algmed.

Niihästi neuraaltoru enda kui ka siit väljaränanud rakkudest kujuneb osa neuroblastidena neuroniteks, teine osa aga spongioblastidena neurogliiaks.

Kõik närvikiud tekivad neuroblastide niitjate jätketena. Seejuures perifeerses närvisüsteemis leiduvad kiud väljuvad sensiiblitena spinaalganglionide ja kraniaalnärvide sensiiblites juurtes asetsevate ganglionide närvirakkudest, motoorsed (skeletilihaseid eferentselt innerveerivad kiud) seljaaju ja ajutüve motoorsetest närvirakkudest, vegetatiivsete närvide preganglionaarsed kiud samuti kesknärvisüsteemi teatavates osades asetsevatest närvirakkudest ja sama süsteemi postganglionaarsed kiud vertebraalsetes, prevertebraalsetes või terminaalsetes (organisisestes) ganglionides leiduvatest närvirakkudest.

Arenevas neuraaltorus jäävad selle põhi ja lagi õhukeseks,



Joonis 270. Närvisüsteemi embrüonaalsed algmed ja nende derivaadid (mitmesuguste allikate põhjal koostatud skeem).

külgseinad aga paksenevad. Samal ajal kujuneb neuraaltoru keskel asetsev neuraalkanal külgedelt kokkusurutud pilujaks ruumiks. Neuraalkanali kummalegi küljele tekib longitudinaalne piirvagu (*sulcus limitans*), mis eraldab neuraaltorus tsentraalse rakumassi kaheks osaks: dorsolateraalseks a l a a r p l a a d i k s ja ventrolateraalseks b a s a a l p l a a d i k s. Basaalplaadi neuroblastidest arenevad motoorsed ja assotsiatiivsed neuronid, alaarplaadi rakkudest aga üksnes sideneuronid. Piirvao naabruses paiknevatest basaalplaadi neuroblastidest kujunevad tsentroganglionaarsed (vegetatiivsed) sideneuronid; nende neuriit on kontaktis kesknärvisüsteemist väljaspool vegetatiivsete efektoorsete neuronitega.

Piirvagu ulatub seljaajust vaheajuni, kus ta kaob. Basaalplaat, mis seljaajus ja peaajus kuni keskajuni moodustab motoorseid ja sideneuroneid, annab vaheajus üksnes sideneuroneid. Kuid enamik keskajust ja kogu lõppaju on ainult alaarplaadi derivaadiks, sisaldades seega üksnes sideneuroneid. Basaalplaat kaob peaajus koos metameersuse ehk segmentaarsuse kaoga. *Diencephalon* ja *telencephalon* on peaaju suprasegmentaarsed osad.

Neuraaltoru diferentseerub algul torujaks seljaajuks ja põisjaks peaajuks. Seejärel jaguneb ajupõieke kolmeks osaks: e e s a j u k s (*prosencephalon*), k e s k a j u k s (*mesencephalon*) ja r o m b a j u k s (*rhombencephalon*). Edasi jagunevad esimene ja teine põieke vahepealsete nöördunud alade kaudu kumbki veel kaheks alaosaks, mille tagajärjel lootelises peaajus on eristatavad järgmised viis osa: 1) l õ p p a j u (*telencephalon*), 2) v a h e a j u (*diencephalon*), 3) k e s k a j u (*mesencephalon*), 4) t a g a a j u (*metencephalon*) ja 5) p i k l i k a j u (*myelencephalon*).

Närvisüsteemi embrüonaalsete algmete derivaate väljakujunenud kesknärvisüsteemis näitab tabel järgmisel leheküljel.

RETSEPTORID

Retseptoritest üldiselt. Iga retseptor on kohanenud vaid teatava, tema suhtes a d e k v a a t s e k s nimetatava ä r r i t u s e g a — silm valgusega, kõrv heliga, maitsmis- ja haistmisorganid keemiliste ärritustega jne. Adekvaatse ärritusliigi alusel jaotatakse retseptorid foto-, fono-, kemo-, mehano-, baro-, termo- jt. retseptoriteks ning vastavalt psüühilisele efektile, mis nende ärritamisel tekib vastavas analüsaatoris, valgus-, heli-, tasakaalu-, haistmis-, maitsmis-, puute-, valu- ja temperatuuriretseptoriteks. Mitteadekvaatsed energialiigid võivad ärrititena retseptoritesse toimida ainult suhteliselt suure tugevuse korral. Nii kasutataksegi elektrienergiat, mis pole adekvaatseks ärritiks ühelegi looma kehas esinevale retseptoriliigile, üldise ärritina füsioloogilises eksperimendis. Seega on retseptorite karakteerseks ülesandeks madaldada

Neuraaltoru alajaotused ja viimaste derivaadid väljaarenenud kesknärvisüsteemis (Gerebzoffi järgi)

Seljaaju			Basaalplaat	Alaarplaat	Neuraalkanal
			Ventraalsed ja lateraalsed sambad	Dorsaalsed sambad	Seljaaju tsentraalkanal
Peaaju	Rombaju ehk rombentseefalon	Piklik aju ehk müelentseefalon	XII, XI, X, IX, VII ja VI peaajunärvi motoorsed juured ja XI, X, IX ning VII ajunärvi tsentroganglionaarsed (vegetatiivsed) tuumad	Piklik aju	IV ajuvatsake
		Tagaaju ehk metentseefalon	V ja IV peaajunärvi motoorsed juured	Ajusild ja väikeaju	
	Keskaju ehk mesentseefalon	Keskaju ehk mesentseefalon	III peaajunärvi motoorne ja tsentroganglionaarne (vegetatiivne) tuum	Keskaju ja mediaalne genikulaatkeha	Aju veejuha
	Eesaju ehk prosentseefalon	Vaheaju ehk dientseefalon	Sub- ja hüpotaalamuse tagumine osa Hüpofüüsi tagasagar	Peamine osa taalamusest, epifüüs, optikusnärvid ja reetina	III ajuvatsake
		Lõppaju ehk telentseefalon	—	Rinentseefalon, *corpus striatum* ja ajukoor	Lateraalvatsakesed ja III vatsakese eesosa

refleksikaare ärrituskünnist ühtede (adekvaatsete) ärrituste suhtes ja tõsta seda kõigi teiste ärritusliikide suhtes.

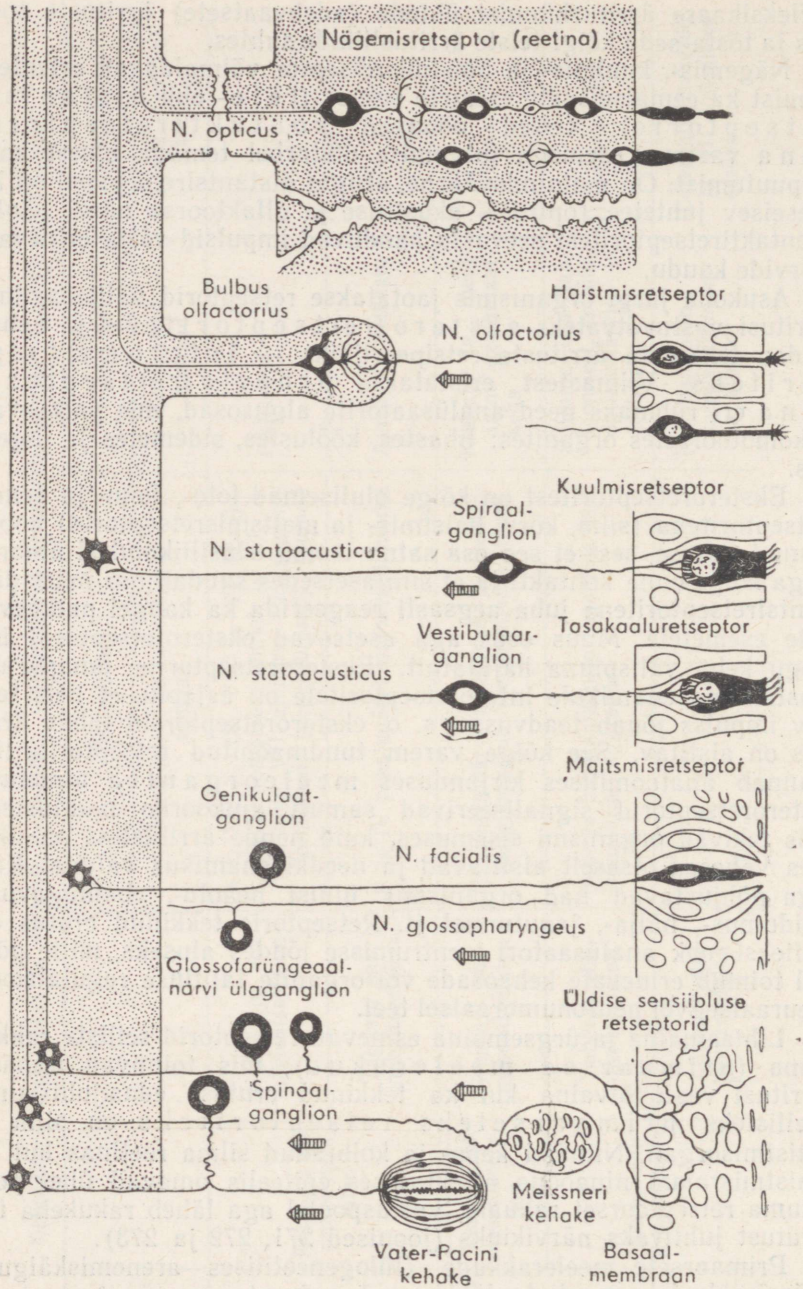
Nägemis-, kuulmis- ja haistmisretseptor võimaldavad orienteerumist ka eemalseisvate esemete suhtes (tele- ehk distantsiretseptorid); teised nõuavad kontaktiretseptoritena vastava esemega tutvumise otstarbel temaga otsest kokkupuutumist. On mainimisväärne, et igal distantsiretseptoril on ka iseseisev juhtetee (optilise, akustilise ja olfaktoorse närvi näol). Kontaktiretseptoritest seevastu kanduvad impulsid välja erinevate närvide kaudu.

Asukoha järgi organismis jaotatakse retseptorid välismaailma ärritusi vastuvõtvateks ekstero(re)tseptoriteks ja kehas endas tekkivate ärrituste retsipeerijaiks — intero(re)tseptoriteks. Viimastest eristatakse proprio(re)tseptoritena eri rühmaks need analüsaatorite algusosad, mis paiknevad lokomotoorsetes organites: lihastes, kõõlustes, sidemetes ja liigestes.

Eksteroretseptoritest on kõige olulisemad foto-, fono- ja kemoretseptoritena (silm, kõrv, haistmis- ja maitsmisretseptorid) koondunud 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 teadvusse, s. o. eksteroretseptoreid tabav ärritus on aistitav. See kõige varem tundmaõpitud retseptorite liik kannab anatoomilises kirjanduses meeleorganite nimetust. Interoretseptorid signaliseerivad samuti ajukoorde muutustest, mis tekivad organismi sisemuses, kuid nende ärritustest on üksnes vähesed otseselt aistitavad ja needki enamikus valuna. Küll aga põhjustavad nad organismis üldist heaolu-, ebamugavus-, roidumus-, nälja-, janutunnet jt. Retseptoris tekkinud erutus on refleksi- ehk analüsaatori tsentrumisse jõudes aluseks, mille põhjal toimub erinevate kehaosade või organite talitluse regulatsioon neuraalsel või neurohumoraalsel teel.

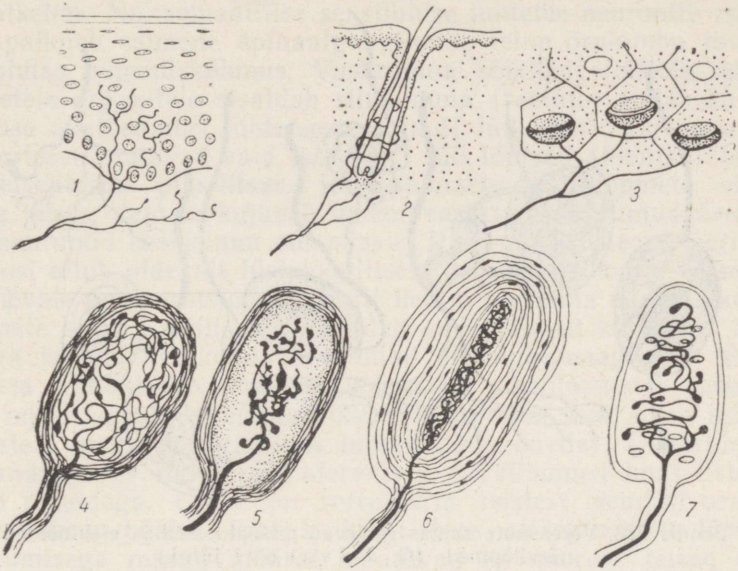
Lihtsamaina ja ürgsemaina esinevad retseptorid selliste rakkudena (primaarsed meelerakud), mis toimivad niihästi ärritust vastuvõtvaina kui ka tekkinud erutuse edasijuhtijaina. Sellisteks primaarseteks retseptoriteks on silm ja haistmisorgan. Niihästi kepp- ja kolbrakud silma reetinas kui ka haistmisrakud ninaõõne olfaktoorses epiteelis omavad ühel pool tuuma retseptoorset rakuala, vastaspoolel aga läheb rakukeha üle erutust juhtivaks närvikiuks (joonised 271, 272 ja 273).

Primaarsete meelerakkude (fülogeneetilises arenemiskäigus) närvirakkudeks muutudes läheb nende retseptoorne (ärritust närviimpulsiks ümbermuutev) talitlus üle närviraku dendriitide lõpme-



Joonis 271. Retseptorite liike ja nende seostumisvorme kesknärvisüsteemiga.

tele. Viimased paiknevad *vabade närvilõpmetena* koeelementide vahel, rakkude või mitterakuliste struktuuride 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



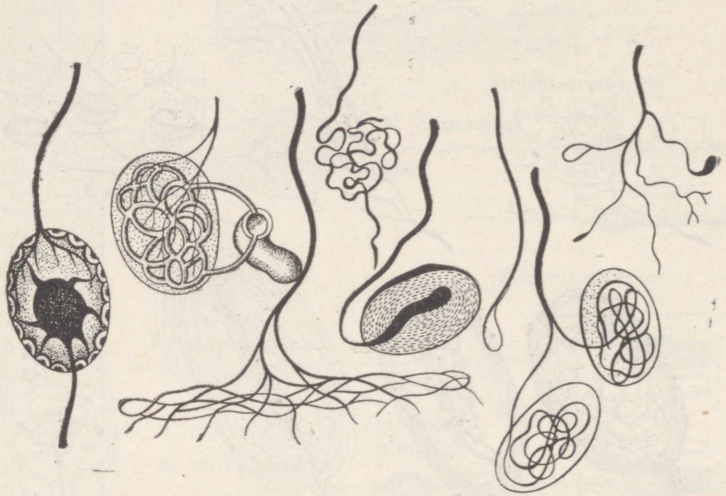
Joonis 272. Katmata nahas leiduvaid eksterotseptorite vorme. *1* — epidermise- ja kooriumisisesed vabad lõpmed; *2* — karvajuurt ümbritsevad lõpmed; *3* — Merkeli diskid; *4* — Krause kolb; *5* — Golgi-Mazzoni kehake; *6* — Vater-Pacini kehake; *7* — Meissneri kehake.

vastuvõtmise ja erutuse juhtimise ülesannet täidavad kaks erinevat rakku. Siin nimetatakse retseptoorset rakku *sekundaarseks* ehk *spetsiaalseks meelerakuks* (*spetsiaalrakuks*) ja temaga tihedalt seostuvat (kontaktis olevat) aferentse närvikiu lõpet *mittevabaks närvilõpmeks*. Niisugused retseptorid esinevad peaaegu üksnes vertebraatidel ning on esindatud kuulmis- ja maitsmisorgani ja mitmesuguste kapseldunud närvilõpmete, ka Grandry, Merkeli ja teiste kehakeste näol.

Spetsiaalseid meelerakke võib retseptoreis esineda kas üks (Merkeli diskid), kaks (Dogeli ja Grandry kehakesed) või mitu. Seejuures spetsiaalsed rakud asetsevad kas epiteelis või sidekoes. Viimasel juhul on nad koos närvilõpmetega ümbritsetud sidekoelisest kihnust. Sellises kihnus esinevad spetsiaalrakud kas süm-

plastina (Vater-Pacini, Herbsti, Golgi-Mazzoni ja Krause kehakesed) või üksteise peal asetsevate rakukihtidena (Meissneri kehakesed).

Retseptorite spetsiaalrakud tekivad närvisüsteemiga ühisest algmest, olles glioosse päritoluga Schwanni rakkude derivaatideks.



Joonis 273. Veresoonte seinas esinevad retseptoorsed ja efektoorsed närvilõpmed. (G. J. Ivanovi järgi.)

Geneetilise printsiibi alusel eristab Vinnikov (1949) 1) võrdlevas anatoomias primaarsete meelerakkudena tuntud neuroblastilisi retseptoreid (selgroogsete fotoretseptorid ja haistmisrakud), millede algmed tekivad neuraaltorust ja milledest haistmisorgan vaid sekundaarselt satub ektodermi keskele, 2) retseptoreid, millede algmed ilmuvad alles pärast neuraaltoru kujunemist ja sellest väljaspool ektodermi paksendite — plakoodide näol ja 3) fülogeneetiliselt noorimaid, üksnes lindudel ja imetajatel esinevaid ganglionaarseid retseptoreid (kapseldumata ja kapseldunud kehade — Vater-Pacini, Golgi, Kargeri jt. — spetsiaalrakud), milledel koos perifeerse gliiaga on ganglionaarne päritolu. Samas eitab Vinnikov vabade närvilõpmete esinemist ja nende retseptsioonivõimet. Ta oletab, et närvilõpmed, mida senini on kirjeldatud vabadena, seostuvad väga erinevate rakkudega (somaatiliste retseptoritega).

Enamasti paiknevad retseptoorsed moodustised organismis hajutatult, üksikult, kuid nn. organretseptorites (nägemis-, kuulmis-, tasakaalu-, maitsmis- ja haistmisretseptorites) on retsep-

toorsed elemendid (rakud) tihedasti üksteise vastu või lähedusse koondunud.

Väidetakse, et kõik retseptorid seostuvad analüsaatori tsentraalse osaga kolmelülilise (kolmeneuronilise) juhtetee kaudu. Nii näiteks moodustub fotoretseptoorse (kepp- ja kolb-) raku juhtetee esiteks bipolaarsest rakust, teiseks ganglioossest rakust ja kolmandaks neuronist, mille tsentraalne osa (närvirakk) asetseb genikulaatkehas. Nn. somaatilise sensiibluse juhtetee neuronite rakkudest paikneb esimene spinaalganglionis, teine õrnkimbu tuumas ja kolmas nägemiskühmus. Vastandina kõikidele teistele retseptoorsetele organitele sisaldab silmamuna (reetina) endas ka osa valguse analüsaatori juhteteest (I ja II lüli näoi). Teistesse retseptoritesse ulatuvad vaid juhtetee I lüli lõpmed (joonis 271).

Retseptorite plastilisus. Retseptoorsete närvilõpmete ehitus ei ole püsiv, vaid ta kujuneb ümber vastavalt muutunud ärrituse või muutunud keskkonna omapärale. Rida närvisüsteemi perifeerseid osi allub pidevalt füsioloogilisele degeneratsioonile ja sellele järgnevale regeneratsioonile. Eriti kehtib see naha närvide kohta. Viimaste suur plastilisus võimaldab neil pidevalt kohaneda ümbritseva koelise keskkonna muutunud elutingimustega. Nii kirjeldatakse ulatuslikke muutusi kõhunaha närvilõpmetes raseduse ajal, mille tagajärjel muutub oluliselt ka naha reaktsioon mitmesugustele ärritustele (näiteks tuberkuliiniproovile). Ovaarides ja piimanäärmetes muutuvad aferentsed närvilõpmed koos östraaltsükli faasidega. Üldse on retseptorid teistest neuroni osadest kõige vähem püsiva ilmega, kuigi koos retseptoorsete lõpmete muutumisega mingil määral muutuvad ka neuroni teised osad (Pletškova, 1952).

Närvilõpmete ehitust määravad tegurid. Närvilõpmete ehituse määravad nende fülogeneetiline kujunemistee (pärilikkus), neid ümbritsev keskkond, neid tabava ärrituse omapära ja tugevus ning nende tähtsus vastava liigi bioloogias üldse.

Üksikasjus on närvilõpmete kujuline mitmekesisus väga suur, kuid koeliste elementidega sünaptilises kontaktis olevad lõppvõrgud, -öösid või nööbikesed on seejuures võrdlemisi sarnased. Nii on sageli võimatu mikroskoopiliselt eristada lõppööosi, mis on näiteks kontaktis epiteelirakuga, sellest, mis esineb silelihaskoes, südamelihases või sidekoes. Näib, et rakud ja intertsellulaarne aine avaldavad lõpmete kujule väiksemat mõju kui neid moodustava elusaine (valguline) koostis.

Närvikiudude arv, milledega teatav retseptor seostub, kajastab vastavast retseptorist väljuva signalisatsiooni tähtsust organismi seisukohalt. Nii seostuvad hea haistmisvõimega (makrosmaatilistel) loomadel haistmisrakkudest väljuvad kiud haistmispäsmakestes võimalikult paljude aferentsete närvikiududega. Silma tsentraalses alas on peaaegu iga valgusretseptor varustatud eri aferentse närvikiuga, samal ajal kui reetina perifeersetes alades

(kus nägemisteravus langeb) üks närvikiud kannab impulsse mitmelt fotoretseptorilt. Inimese käe, eriti sõrmede nahas leiduvad vastandina loomadele ja isegi antropoidsetele ahvidele mitmeaksonilised kapseldunud retseptorid (Vater-Pacini kehakesed). Viimane asjaolu seletub inimese käe suure tundlikkusega, mis on võrreldamatult suurem kui ahvi käel (Otelin, 1953). Retseptori paljuaksonilisus kajastab tema ulatuslikumat esindust ajukoores ja ühenduses sellega ka vastava retseptori suuremat tähtsust ajukoore analüsatoorses talitluses.

Eksteroretseptorid

Organismisse toimivate välisärrituste vastuvõtuks kohanenud eksteroretseptorid ehk eksterotseptorid asetsevad keha pinnal — nahas ja spetsiaalsete organretseptoritena peas. Nagu öeldud, suudab osa viimastest tele- ehk distantsiretseptoritena erutuda (informatsiooni hankida) valguskiirte, õhulainetuse (heli) või lõhnade (gaasilises olekus esinevate ainete) vahendusel ka sellistest esemetest ja sündmustest, mis loomaga otseses kontaktis ei ole või mis toimuvad temast hoopis kaugel. Maitsmisretseptor koos naharetseptoriga on nagu kõik mainimata retseptoridki kontaktiretseptorid — nende vahendusel suudab organism välisesemete omadusi (suurust, kuju, pinnavormi, kõvadust, maitset, temperatuuri, rõhku jne.) analüüsida ainult otsese kokkupuute korral. Lisame samas, et eksteroretseptorite kõrval ka osa proprioretseptoreid on tasakaaluretseptoritena kujunenud organretseptoriteks, asetsedes samuti peas.

Siinkohal iseloomustame eksteroretseptoritest üksnes nahas paiknevaid. Organretseptoreid käsitletakse eri peatükis.

Nahka tabavad ärritused on eristatavad puute-, külma-, soja- ja valuaistinguna. Retseptorite mikroskoopiliselt eristatavate liikide arv on aga sellest märgatavalt suurem; pealegi on erinevate närvilõpmete tüüpvormid omavahel siin (nagu organismi teisteski osades) seotud väga arvukate vahevormidega.

Nahaepiteelis (epidermises) leidub osa retseptoreid vabade närvilõpmetena; vabad on närvilõpmed ka karvajuurt ümbritsevatena; veel leidub epidermises Merkeli ketastena ehk diskidena tuntud lõpmeid, kus iga spetsiaalrakku haarab altpoolt napakujuliselt lõppvõrguke. Naha sidekoelises kihis, pärisnahas ehk kooriumis esinevad kapseldunud lõpmed Vater-Pacini kehakeste, Krause lõppkolbide, Meissneri kehakeste, Ruffini lõpporganite ja Golgi-Mazzoni kehakeste näol. Kihnu paksuse ja kihnu kihtide (lamellide) arvu ning iseloomu poolest erinevad nad tüüpilistel juhtudel üksteisest, kusjuures kõige suuremad on arvukatest lamel-

lidest moodustuva kihnuga varustatud Vater-Pacini kehakesed ning kõige väiksemad ja kõige õrnema kihnuga Krause lõppkolvid. Kihnu sisemus moodustub Meissneri kehakestel mitmes reas üksteise peal paiknevatest glioosse päritoluga spetsiaalrakkudest ja teistel (sisekolbi moodustavast) struktuuritust tsütoplasmamassist, milles vaevalt nähtuvad ümarad tuumad. Mainitud kehakestesse tungiv närvikiud kaotab kihnu läbides oma müeliinkatte ja lõpeb sisekolvis või spetsiaalrakkude vahel mitmekujuliselt hargnedes. Sageli varustuvad kirjeldatavad kehakesed veel teise, peenema, tavaliselt müeliinitu närvikiuga, mis kihnu sees hargnedes peakiu lõpmeid ümber haarab.

Naharetseptoreid aistinguliikidega seostades on püütud väita, et vabade lõpmete kaudu vastuvõetav ärritus põhjustab ajukoorde jõudes valuaistingut, Krause lõppkolbide ärritus külmatunnet, Golgi-Mazzoni ja Ruffini kehakeste ärritus soojaaistingut ning Merkeli kettakeste, Meissneri kehade ja karvanääpsu lõpmete ärritus puuteaistingut. Tõepoolest aga on küsimus selles osas veel lahendamata. Topograafiliselt on eri aistingud esindatud naha pinnal üksteisest lahusseisvate (puute-, valu-, külma- ja sooja-) punktidena. Kui teravatipulise esemega (karvaotsaga) nahka puudutada, tekib teatava punktitaolise ala ärritamisel puuteaisting, naaberpunkti puudutamisel aga hoopis valu- või temperatuuriaisting. Kuid naha histoloogilises lõigus ei kajastu närvilõpmete punktikujuline esinemine, vaid ühes ja samas paigas võivad üheaegselt (erinevas sügavuses) leiduda väga mitmekesised ja mitme närvikiu juurde kuuluvad lõpmed. Naha närvilõpmete histoloogilist pilti arvestades tuleb järeldada, et naha igalaadse ärrituse korral stimuleeritakse mitut aferentset närvilõpet. Nende kaudu kulgevast liitimpulsist diferentseeritakse ajukoores vastav aisting.

Vistseroretseptorid

Vistseroretseptorite mitmekesisuse ja ehituse spetsiifilisuse määravad kaks sensiibli lõppaparaadi komponenti: aferentse närvikiu aksoni terminaalide ulatus, väänilisus, jämedus ja tihedus ühest küljest ja perifeerse gliia ehk spetsiaalrakkude esinemine või puudumine kui ka spetsiaalrakkude keemilised omadused teisest küljest. Nende tunnuste mitmesugused kombinatsioonid määravadki vistseroretseptorite histofüsioloogilise mitmekesisuse.

Üldiselt on peale peensoole kõikide siseorganite sensiibelne tserebrospinaalne innervatsioon väga rikkalik ja nende retseptorid väga mitmekesised.

Siseorganitele on karakteersed eeskätt vabad närvilõpmed. Neid esineb kõikides siseorganites, aga ka serooskestades, ajukestades, sünoviaalkestades ja veresoontes. Mittevabad närvilõp-

med, eriti nende kapseldunud vormid, mõningates siseorganites, näiteks peensooles, hoopis puuduvad (J. K. Pletškova, 1960).

Peensoole vabad lõpmed sarnanevad kõige rohkem teiste organite mehanoretseptoritega. Et aga füsioloogiline eksperiment tõestab niihästi mehano-, kemo- kui ka osmoretseptorite esinemist peensooles, siis tuleb oletada, et ühesuguse ehitusega lõpmed võivad üksteisest funktsionaalselt erineda. Paljudes teistes organites (südames, kopsudes, suurtes veresoontes jm.) aga esinevad vastavale organile spetsiifilised lõpmed. Mõningad aferentsed närvikiud lõpevad siseorganites mitmes erinevas koelises komponendis, eeskätt sidekoes ja veresoone pinnal, moodustades sel puhul polüvalentseid ehk soon-koeretseptoreid.

Enamik vistseroretseptoreid kuulub nendele aferentsetele närvikiududele, mis kesknärvisüsteemist väljuvad vaagusnärvi ja spinaalnärvide kaudu (tahvel XXIV). Üldiselt on siseorganite innervatsioon plurisegmentaarne — organit innerveerivad sensiiblid kiud väljuvad seljaaju mitmest naabersegmendist. Osa vistseroretseptoreist kuulub ka Dogeli II tüüpi närvirakkudele.

Proprioretseptorid

Lihastes, kõõlustes, liigestes ja tasakaaluorganis asetsevad interoretseptorid kannavad proprioretseptorite ehk propriotseptorite nimetust. Nendest pärinevate impulsside varal määrab ajukoor keha asendi, keha ja jäsemete üksikosade omavahelise paigutuse, lihaste pingeseisundi puhke- ja kontraktsiooni ajal jne. Üksnes sellistest «informatsiooniallikatest» saadud teadete alusel toimub eferentsete impulsside suunamine lokomotoorse süsteemi eri osadesse.

Skeletilihastes esinevad aferentsed närvilõpmed väga mitmesugusel kujul, alates lihtsate põõsakujudega ja lõpetades keerukate lihas- või kõõluskäävidega. Lihtsa lõpme korral jaguneb lihasekiudude juurde jõudnud ja müeliinkatte kaotanud närvikiud vähesteks varikoosseteks harudeks, mis üksikuid lihasekiude ümber haaravad. Lihaskäävides on üks või mitu peent lihasekiudu ümbritsetud tihe-sidekoelisest käävjast kihnust. Käävisisene ruum on täidetud väheste lihasekiudude ja neid ümbritseva närvivõrgu kõrval koevedelikuga. Kõõluste kohal kannavad analoogilise ehitusega retseptoorsed lõpmed kõõluskäävide nimetust. Sageli asetseb kääv lihase- ja kõõlusekiudude vahelisel üleminekualal (joonis 21).

Tasakaaluretseptorit iseloomustame koos fonoretseptoriga (kõrvaga).

Nõukogude neurohistoloogide uurimised on selgitanud, et närvikiud, aferentsed ja eferentsed närvilõpmed, tserebrospinaalsed ja vegetatiivsed ganglionid ja oletatavasti ka kesknärvisüsteem omavad ise samuti aferentset innervatsiooni, mille tagajärjel närvikoe enda talitlus samuti allub kesknärvisüsteemi (ajukoore) kontrollile. Nii nagu veresoontel on toitvad soonte sooned, nii on ka närvidel ja ganglionidel oma spetsiaalsed närvide närvid (*nervi nervorum*).

Vegetatiivsetes ganglionides esinevad retseptorid kapseldumata või kapseldunud päsmakeste näol või põõsjate struktuuride kujul neuronite vahel, olles samal ajal seoses ka ümbritseva gliia ja sidekoega. Neuronitevaheliste retseptorite kõrval esinevad säsistunud kiududele kuuluvad ja närviraku kihnuga ogade või nööbikeste varal seostuvad (perikapsulaarsed) lõpmed. Selliste ganglionisiseste retseptoorsete seadiste oletatav ülesanne seisab selles, et nad kesknärvisüsteemile edasi annavad need füüsikalis-keemilised nihked, mis toimuvad neuroni naabruses, ja neuronitevaheliste sünapside seisundi ning neuronite kaudu kulgeva ärrituslaine iseloomu.

Paljudel neuroretseptoritel on polüvalentne iseloom, s. o. ühe ja sama neuroni lõpmed võivad leiduda mitte ainult närviraku kihnul või neuronite vahel, vaid ka naabruses asetsevas sidekoes ja veresoonel. Sellist närvirakkude ja veresoonte vahelist seost polüvalentsete retseptorite kaudu arvab akad. Bõkov esinevat ka kesknärvisüsteemis, sidudes seda närvide toitumise regulatsiooniga. Teatavas paigas tekkinud närviimpulss pole mitte üksnes ärritiks teistele neuronitele, vaid samal ajal korraldab ta ärritavate neuronite troofikat, nende varustamist toidu ja hapnikuga, nende ainete üleminekut verekapillaaridest koeruumidesse ja nende omastamist närvirakkude poolt, aga ka närvirakkudesisest ainevahetust.

EFERENTSED LÕPMED

Efektoritesse ehk lõpporganitesse suunduvad impulsid kulgevad osalt tserebrospinaalnärvide motoorsetes kiududes, osalt vegetatiivsete kiudude kaudu. Motoorsed kiud lõpevad skeletilihastes, kuid organite ülejäänud ehituslikud elemendid on kontaktis vegetatiivsete närvikiudude (eferentsete) lõpmetega. Üksikasjalikumalt on eferentsetest lõpmetest uuritud neid, mis on kontaktis vööt-, sile- ja südame lihasekiududega ning näärmetega.

Vöötlihasekiududel esinevad eferentsed närvilõpmed motoorsete lõpp-plaatidena. Motoorsed lõpp-plaadid on motoorsete närvikiudude lõpmed vöötlihasekiududel.

Pikkadel lihasekiududel võib motoorseid lõpp-plaate olla mitu ja ainus motoorne närvikiud võib oma harude kaudu ühenduses seista väga paljude (kuni 150) vöötlihasekiududega, moodustades koos viimastega nn. *neuromotoorse ühiku*. Skeletilihastes on motoorsete närvilõpmetega varustatud iga individuaalne kiud ja üksnes neist väljub lihasekiu kontraktsiooniks vajalik impulss. Erutuslaine ühest vöötkiust teise üle ei kandu. Teistsugune on selles osas lugu sile- ja südame lihasekiududega, mis on omavahel osaliselt või eranditult anastomooside varal seostunud; siin eferentseid närvilõpmeid eranditult kõikidel kiududel ei esine.

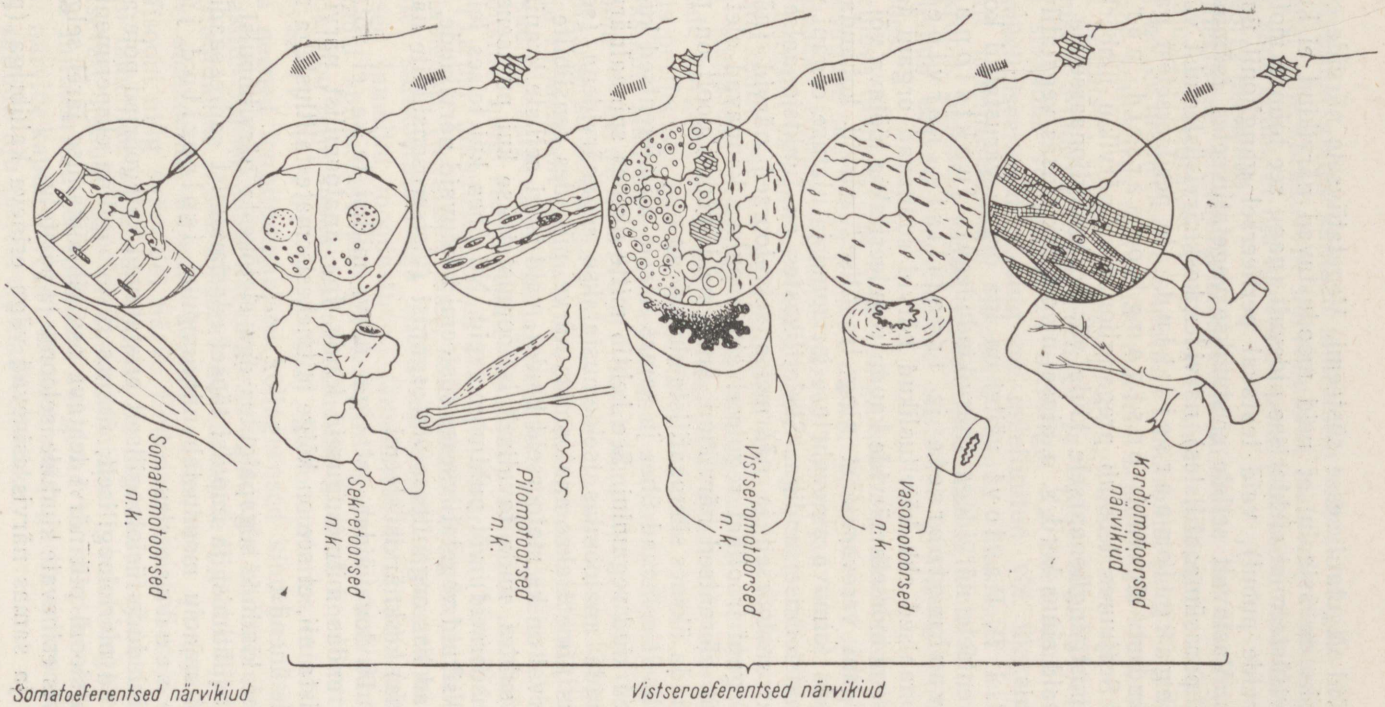
Sile- ja südame lihaskude innerveerivad postganglionaarsed vegetatiivsed kiud moodustavad lihaskestas või müokardis närvipõimiku ja alles sellest väljuvad üksikud varikoossed harud, mis paksenenult lõpevad kas ainsal kiul või kiudude rühmal. Analoogiline pilt esineb ka sekretoorsete kiudude lõpmetes.

Sümpaatiliste ja parasümpaatiliste kiudude lõpmed pole morfoloogiliselt üksteisest eristatavad.

Üldse on vegetatiivse innervatsiooni alal erutuse juhitavus difuusne. Siin kasutab närvisüsteem suurel määral oma toime levitamiseks humoraalseid faktoreid (mediaatoreid). Viimased moodustuvad neurosekretoorsel teel närvirakkudes, sünapsides ja perifeersetes närvilõpmetes. Teatavasti on suprarenaalnäärme säsis närvirakud muutunud hoopis «keemilisteks neuroniteks»: nad on kaotanud jätked ja erutuse juhtimise võime ning on spetsialiseerunud adrenaliini valmistamisele. Mediaatorite toime tõttu langeb eferentsetel närvilõpmetel ära vajadus astuda kontakti iga üksiku innerveeritava ala või organi rakulise elemendiga. Otsese ja stabiilse kontakti puudumist närvide ja innerveeritavate kudede vahel oletatakse eriti sellistes organites, millede maht alaliselt muutub (süda, seedetrakt, emakas, kusepõis jt.).

NÄRVID

Närvideks nimetatakse närvikiudude paeljaid koondisi perifeerses närvisüsteemis. Närvid seovad kesknärvisüsteemi niihästi retseptoritega kui ka lõpporganitega (efektoritega), kandes esimesel juhul *aferentsete ehk sensiiblite* (organretseptoritest väljumise korral sageli ka *sensoorseteks* nimetatavate) ja närviimpulssi perifeerselt suunavatena *eferentsete närvide* nimetust. Vastavalt lõpporgani iseloomule eristatakse eferentsete närvide (närvikiudude) hulgas skeletilihaseid innerveerivaid *motoorseid*, veresoonte seinas lõppevaid *vasomotoorseid*, siseorganite lihaskesta varustavaid *vistseromotoorseid* ja näärmerakkudele eferentseid impulsse viivaid *sekretoorseid närve* (joonis 274). Välja arvatud skeletilihaseid innerveerivad motoorsed närvid, kuuluvad teised eferent-



Joonis 274. Eferentsete närvikiudude liigitus innerveerivate organite järgi. (Orig.)

sed närvid vegetatiivsesse süsteemi. Vegetatiivsete närvide omapärasuseks on asjaolu, et neid moodustavad närvikiud ei kulge kesknärvisüsteemist efektorisse pidevalt (nagu see toimub motoorsete närvide puhul), vaid teataval perifeersel ganglionil ümber lülitudes. Vastavalt sellele eristatakse vegetatiivsetes (sümpaatilistes ja parasümpaatilistes) närvides kesknärvisüsteemist väljunud *preganglionaarseid kiude* ja perifeersetest ganglionirakkudest algavaid *postganglionaarseid närvikiude*. Seejuures teostub preganglionaarse närvikiu ümberlülitumine postganglionaarsele kiule või postganglionaarsetele kiududele vaid ainus kord, s. o. ainsal nivool ehk ainsas vegetatiivses ganglionis.

Akad. I. P. *Pavlovi* väitel on iga organ varustatud 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 ning troofilised närvid kohandavad organismis toimuva ainevahetuse iseloomu ja ulatuse organi vastava funktsiooniseisundiga. Skeletilihastes 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 esinevad ühes ja samas närvis nii aferentsed kui ka eferentsed kiud segamini. See kehtib mitte üksnes spinaalnärvide kohta, mida anatoomias iseloomustatakse seganärvidena (seganärvideks nimetatakse anatoomias närve, milledes sensiiblite kiudude kõrval on ka motoorseid kiude), vaid isegi selliste kraniaalnärvide suhtes, mida tavaliselt iseloomustatakse kui puhtsensiibleid (sensoorseid) või puhtmotoorseid. Nii ühes kui teises leidub ikkagi üksikuid vegetatiivsesse süsteemi kuuluvaid närvikiude, mis suunduvad kas organitesse või organist (vistserosensiiblite närvikiududena) kesknärvisüsteemi.

I. P. Pavlov väidab, et «iga närv, millist te ka ei võtaks, sisaldab endas mitmesuguseid kiude. Iga anatoomilist närvi on vaja mõista nii, et see on kõige mitmekesisemate talitlustega närvikiudude ühend».

Selline kiudude segapaigutus aga ei tõkesta närviimpulsi erisuunalist juhtimist ja impulsi täpset edasiandmist «adressaadile». Mainitud asjaolu moodustab närviimpulsi *isoleeritud juhtivuse seaduse* sisu.

Närvikiudude füsioloogiliselt eristatavad kategooriad pole alati eristatavad morfoloogiliselt; üksnes füsioloogiline eksperiment ja degeneratsiooni pilt närvi teatava osa läbilõikamise järel selgitavad närvis esinevate kiudude iseloomu ja päritolu.

Ühes ja samas närvis esinevad väga erineva kaliibriga (paa-

rist mikronist alates kuni 20 mikronini) närvikiud. Ka närvikiu diameeter pole karakteerne närvikiudude teatavale füsioloogilisele liigile, seda enam, et iga närvikiud tema perifeerse otsa läheduses mõnevõrra peeneneb.

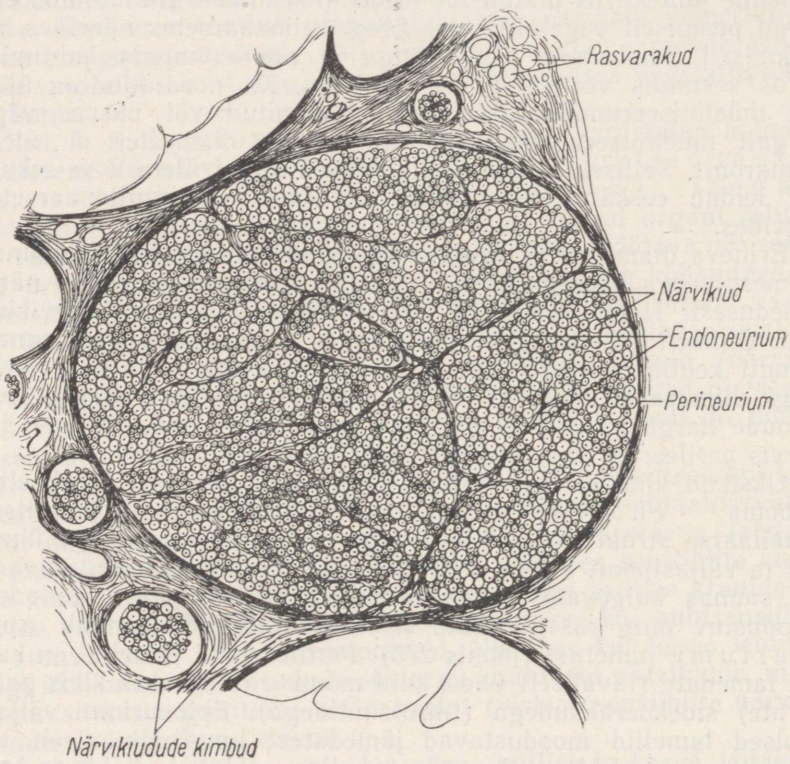
Juhtekiiruse, elektrofüsioloogiliste tunnuste kui ka kiu jämeduse alusel eristatakse A-, B- ja C-kiude. A-kiud on müeliniseerunud, nende diameeter võib ulatuda 1 mikronist kuni 20 mikronini ja nende juhtekiirus ulatub 100 meetrini sekundis. B-kiud, mis esinevad peamiselt vegetatiivsetes preganglionaarsetes närvides, on keskmiselt 3-mikronise diameetriga ja nende impulsi juhtimise kiirus sekundis võrdub 3—14 meetriga. Ka need kiud on üldiselt müeliniseerunud. C-kiud on müeliinitud või üksnes väga nõrgalt müeliniseerunud, mistõttu nende diameeter ei ületa 2 mikronit. Selliseid kiude, mille juhtekiirus ei ületa 2 m sekundis, leidub eeskätt vegetatiivse süsteemi postganglionaarsetes närvides.

Erineva diameetri ja kvaliteediga kiud on närvides koondunud mitmesuguse suurusega kimpudeks. Kimpude arv sõltub närvi jämedusest. Hoopis väikesed närvid koosnevad ühest 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 vahel närvikiudude arv närvis perifeerses suunas mõnevõrra kasvada.

Üksikud kiud on närvis omavahel seostunud õrna sidekoelise strooma — endoneuriumi varal kimpudeks, mida ümbritseb lamellaarse struktuuriga kihn — perineurium; kimpe ühendav ja väljastpoolt kattev kohevakiuline (peamiselt longitudinaalses suunas kulgevatest kollageensetest ja elastsetest kiududest moodustuv ning rasvkoevääte sisaldav) sidekude kannab epineuriumi nimetust (joonis 275). Perineuriumi lamellid on kaetud lamedate (tavaliselt ühes, kuid mõnikord ka kahes kihis paiknevate) sidekoerakkudega (fibrotsüütidega). Epineuriumi väljaspoolsed lamellid moodustuvad jämedatest longitudinaalselt või ristamisi spiraalselt paiknevatest kollageenkiulistest kimpudest; närvikimbu telje suunas sidekoekiudude kimbud kord-korralt peenenevad (V. V. Voronin, 1953). Endoneuriumis esinevad vaid väga peened longitudinaalsed kollageensed kiud ja üksikud fibroblastid. Sidekoelistes närvikatetes leiduvate kiuliste elementide longitudinaalne suund tõkestab närvikiudude liigset väljavenimist. Närvi sidekoeline strooma kannab endas vere- ja (epineurium) lümfisooni ning (närvide) närve. Endoneuriumisisesed ja perineuriumi lamellide vahelised ruumid on ühenduses ajukestade vahel asetsevate (subduraal- ja subarahnoidaal-) ruumidega. Viimastesse injitseeritud värvilahused tungivad ka närvidesse ja vastupidi: närvide kaudu võivad värvilahused (aga ka mikroobide mürgid) sattuda aju tserebrospinaalvedelikku.

Närvikatetest vastab endoneurium piiale, perineurium arahnoideale ja epineurium duurale.

Suuremaid närve varustav arter paikneb otse närvitüve teljes, kuid väiksemates kulgeb ta närvi kõrval, olles sulundunud epineuriumisse. Närvi verevarustuse häirete puhul häirub ja lõpuks blokeerub täielikult ka närviimpulsi edasiandmine. Selliste puhkudel kannatavad esmalt jämedamad ja hiljem ka peenemad kiud.



Joonis 275. Osa tserebrospinaalnärvi ristlõikest. (B r a u s - E l z e järgi.)

Närvikiududel ei ole kogu närvi ulatuses isoleeritud rühmitust (nagu traatidel elektrikaablis), vaid nad muudavad korduvalt oma asendit ühest kimbust teise üle minnes. Sama kehtib ka kimpude kohta: korduvate anastomooside ja taaslahknemiste näol muutuvad närvi moodustavate kimpude arv, suurus ja iseloom närvis suhteliselt lühikeste ,(sentimeetriste) distantside tagant, mida teatava närvitüve ehituse uurimise puhul tuleb arvestada. Spinaalnärvide motoorsetes ja sensiiblites juurtes kulgevad üksikkimbud veel separaatselt, kuid ühiseks tüveks liitudes algab nende ja kim-

pudes leiduvate kiudude ümber rühmitumine ja vahetumine. Mainitud nähtuse tulemuseks on, et ühte ja samasse organisse suunduvad kiud paiknevad närvitüves difuusselt, mis väldib innerveeritava organi talitluse väljalülitumise vastava närvi osalise vigastuse korral. Kui närvitüve proksimaalsest osast umbes üks kolmandik läbi lõigata, siis ei põhjusta see veel märgatavaid häireid antud närvi (-tüve) poolt innerveeritava ala sensiiblis või motoorses talitluses. Teistsugune on lugu närvi distaalse osaga, kus kiud hakkavad rühmituma vastavalt oma täpsemale innervatsioonialale; siin võib närvitüve osalisele vigastusele järgneda üksiku lihase või lihaste rühma paralüüs.

Üksikasjus erinevad närvid kiudude omavahelise põimumise poolest. Kraniaalnärvide harudes, mis varustavad üksnes lihaseid, on põimikuline ehitus ebaselge või puudub hoopis. Seevastu esinevad põimikud tugevamini lihase-nahaharudes. Jäsemete närvides on põimikud välja arenenud naha-lihasenärvides ja nende harudes, kuid üksnes nahka varustavates närvides ja nende harudes põimikulisus peaaegu täielikult puudub. Interkostaalnärvides ja nende harudes esineb põimikulisus alati.

Lindudel (nagu amfiibidel ja reptiilidelgi) algavad närvid mitte põimikutest, vaid närvitüvedest otseselt. Ka närvisisesed kimbud kulgevad lindudel isekeskis paralleelselt (N. I. Odnoralov, 1958).

Närvi värvus (valge või hallikas) sõltub teda moodustavate müeliniseerunud või müeliinitute kiudude arvulisest vahekorrast. Valge värvusega tserebrospinaalnärvides on müeliniseerunud kiud suures ülekaalus ja nende juurtes müeliinitud kiud peaaegu puuduvad. Paljud vegetatiivsed närvid on hallika värvusega, sest sellistes närvides on peamisteks elementideks müeliinitud kiud.

Närvirakud esinevad tserebrospinaalsetes närvides erandlikult; tavaline seevastu on nende leid vegetatiivsetes närvides.

KESKNÄRVISÜSTEEM

Ehituse üldine iseloomustus

Pea- ja seljaajust koosnev tsentraalnärvisüsteem on mediaanse ning dorsaalse paigutusega bilateraalselt sümmeetriline ja kaudaalses osas metameerse ehitusega struktuur. Siia on koondunud enamik neuroneid, eriti aga nende tsentraalseid osi — närvirakke. Tsentraalnärvisüsteemist on väljapoole jäänud üksnes retseptoorsete neuronite perikaarüonid (ganglionirakud) ja efektoorsetest neuronitest vegetatiivse süsteemi ganglionirakud. Retseptoorsete ehk sensiiblite neuronite rakud on seljaaju kohal koondunud sümmeetrilisteks, spinaalnärvide dorsaalsetes juurtes paiknevateks spinaalganglionideks ja peaaju närvides järgmisteks

sensiibliteks ganglionideks: trigeeminusnärvis semilunaarganglioniks, fatsiaalnärvis põlvikganglioniks (*ganglion geniculi*), statoakustilises närvis spiraal- ja vestibulaarganglioniks, glossofarüngeaalnärvis sama närvi ülemiseks ganglioniks (*ganglion superius n. glossopharyngei*) ja vaagusnärvis vaagusnärvi ülemiseks ganglioniks (*ganglion superius n. vagi*). Üksikud retseptoorsed närvirakud esinevad ka vegetatiivsetes ganglionides (joonis 271).

Vegetatiivsetest neuronitest on tsentraalnärvisüsteemist väljapoole jäänud üksnes vegetatiivse süsteemi viimased lülid, kõige perifeersema asendiga neuronid. Neid seovad tsentraalnärvisüsteemiga nn. tsentroganglionaarsed ehk vegetatiivsed sideneuronid. Kõik teised assotsiatiivsed (aferentsete ja eferentsete neutronite vahel asetsevad) neuronid paiknevad kogu ulatuses tsentraalnärvisüsteemis, samuti asetsevad siin kõikide motoorsete (skeletilihaseid efektoorselt innerveerivate) neuronite kehad.

Kesknärvisüsteemis eristatakse ajusubstantsi, selle sees asetsevaid tserebrospinaalõõsi katvat ependüümi ja aju väljastpoolt piiravaid ajukesti.

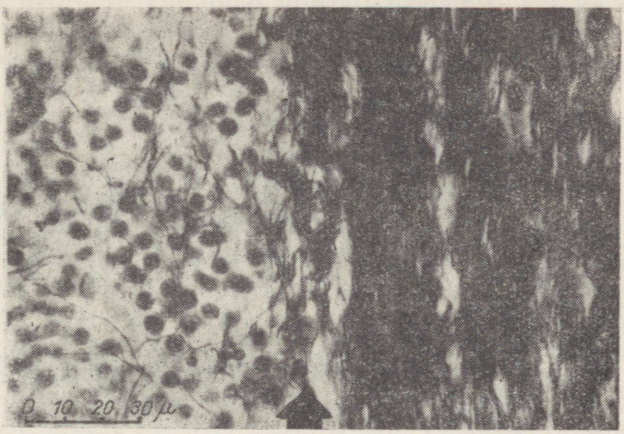
Ajusubstants. Ajusubstantsis eristatakse (värvuse ja ehituse alusel) närvirakke sisaldavat hall- ja närvikiududest moodustuvat valgeainet (*substantia grisea* ja *s. alba;* joonis 276). Nii ühes kui teises esineb tugevam (veresooni kandev) sidekoeline ja õrnem glioosne toestik. Ajusubstantsi välis- ja sisepinnal koondub gliia iseseisvaks närvirakkudevabaks kihiks. Samuti moodustub igal pool ajusubstantsis glioosne piirmembraan närvikoe ja mesenhümaalsete kudede vahel. Ka kihid, mis moodustuvad üksnes gliiast, arvatakse nende värvuse tõttu hallaine hulka.

Lümfisooned ja lümfisõlmed pea- ja seljaajus puuduvad. Lümfisoonte asemel on siin veresoonte adventiitsias paiknevad (tserebrospinaalvedelikuga täidetud) perivaskulaarsed ruumid.

Hallaine koosneb gliiaga ümbritsetud närvirakkudest ning viimastest väljuvatest aksonite ja dendriitide tihedast võrgust. Kaugemal asetsevatesse organitesse suundudes kulgevad närvirakkude jätked valgeainesse. Närvirakud esinevad hallaines kas hajusalt, kihistunult või moodustavad grupeerudes närvituumi (*nuclei*) või ganglione. Närvirakkude tihedus muutub hallaines regiooniti. Hallaine rakuvaesed alad, mis moodustuvad närvi- ja gliiakiudude võrgust, kannavad molekulaarkihtide nimetust. Rakke sisaldavate kihtide nimetused tuletatakse vastavate rakkude kujust (püramiidrakkude kiht, polümorfsete rakkude kiht jne.). Hallainel on selja- ja osaliselt ka oblongaataju tsentraalne asend, kuid väikeaju ja suurajus asetseb ta aju-

substantsi perifeerial, moodustades ajukoore (*cortex cerebri, cortex cerebelli*).

Hallaine on närvitsentrumite asukohaks, s. o. paigaks, kus asetsevad neuronitevahelised kontaktipaigad (sünapsid) ja kus seega toimub närviimpulsi ülekandumine aferentselt teelt eferentsele. Eristatakse kompaktselt asetsevatest närvirakkudest

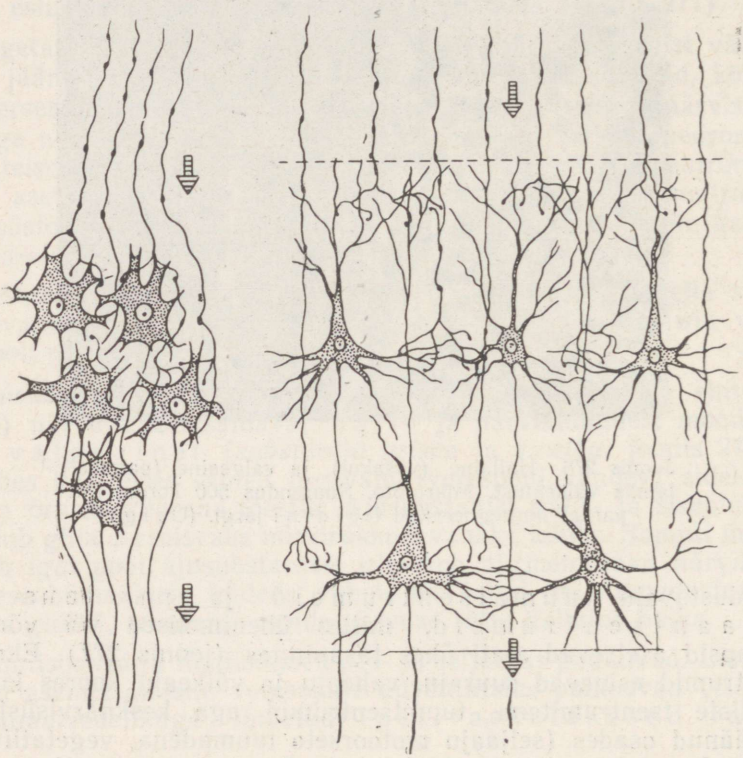


Joonis 276. Hallaine (vasakul) ja valgeaine (paremal) lamba väikeajust. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. Preparaat impregneeritud Goldini järgi. (Orig.)

moodustuvaid tuumatsentrumeid ja nn. laus- ehk ekraantsentrumeid, milles ühenimelised või võrdsed sünapsid asetsevad alati ühes tasapinnas (joonis 277). Ekraantsentrumid esinevad suuraju, vaheaju ja väikeaju koores kui ka optiliste tsentrumitena, tuumtsentrumid aga kesknärvisüsteemi ülejäänud osades (seljaaju motoorsete tuumadena, vegetatiivsete tuumade näol, maitsmis- ja kuulmisnärvide tuumadena), samuti perifeerses närvisüsteemis asetsevate (vegetatiivsete) ganglionide näol. Lisame siinkohal, et spinaalganglionid ei osutu mingiteks närvitsentrumiteks, sest et siin neuronitevahelised kontaktipaigad (sünapsid) puuduvad.

Laustsentrumite esinemise paikadel on tsentraalnärvisüsteemil laminaarne ehk kihiline ehitus (aju poolkerade koor, väikeaju koor): erineva kuju ja talitlusega rakud ning kiud on koondunud eri kihtidesse. Sellist ehituslikku omapära tsentraalnärvisüsteemis tingib seoste rikkus rakkude ja kiudude vahel. Arvukad kiud, mis on kontaktis aju teiste osadega, ei leiaks kompaktses närvirakkude koondises ruumi iga üksiku raku või tema jätkete juurde pääsemiseks. Rakkude paiknemisel õhukese kihina pääsevad

nende juurde kiud mõlemalt küljelt. Mida arvukamad ja tihedamad on kiudude seosed vastavas kihis, seda õhem on ka tavaliselt viimane. Sellelt seisukohalt vaadatuna on mõistetav, miks rakkude hulga suurenemisega teatavas tsentraalnärvisüsteemi osas ei toimu mitte vastava kihi paksenemist, vaid üksnes tema laiumist külgedele. Tserebraalkorteks kasvab laminaarse struk-



Joonis 277. Tuumtsentri (vasakul) ja ekraantsentri (paremal) skeem. (Zavarzini järgi.)
Nooled näitavad erutuslaine suunda.

tuurina mahus, oma pinda kurdude varal suurendades. Närvirakkude asetsemine õhukeste kihtidena aju ja väikeaju koores hõlbustab ühtlasi nende varustumist verega, sest sel teel seisavad nad lähedal oma verevarustuse allikale — aju piaalkestale.

Kirjeldatud ehituslikku omapära väljendab aju ehituse morfogeneetiline seadus. See konstateerib aju retseptoorsete tsoonide hajutatust ja efektoorsete alade kondensatsiooni. Sideneuronite kogumikud püüavad paigutuda hajusalt, laialilaotunult

või kihistunult, motoorsed ja tsentroganglionaarsed (vegetatiivsed) neuronid seevastu rühmituvad tuumadeks, mis on enamvähem sfäärilised või sambakujulised.

Olgu tähendatud, et närvitsentrum füsioloogilises mõistes pole alati seostatav kindla anatoomilise tsentrumiga ning et ühed ja samad närvirakud võivad erinevatel momentidel osa võtta erinevatest talitlustest. Nii näiteks pehmet suulage innerveerivad motoorsed neuronid kuuluvad niihästi neelamis- kui ka oksendamistsentrumi hulka. Pealegi võib füsioloogiline tsentrum tema tavalise paiga vigastuse puhul oma asukohta muuta (närvisüsteemi talitluslik plastilisus).

Valgeaines (mis asetseb seljaajus perifeerselt ja suur- ning väikeajus tsentraalselt) närvirakud puuduvad. Väheste säsitute kiudude kõrval leidub siin müeliniseerunud närvikiude; kiudude müeliinsubstants on valge värvuse põhjustajaks.

Ühte ja samasse närvituuma või hallaine teatavasse kihti on koondunud peamiselt võrdse kuju ja funktsiooniga närvirakud või vähemalt domineerib neis arvuliselt teatav rakuliik. Nii karakteriseeruvad seljaaju ventraalse samba tuumad suurte multipolaarsete motoneuronite sisaldamisega, väikeaju koore granulaarkihis leidub peamiselt väikesi sõmerrakke ja molekulaarkihi domineerivateks elementideks on suured korvrakud.

Analoogiline on lugu närvikiududega. Lähedase funktsiooniga kiud on koondunud isekeskis traktideks ehk kulglateks. Veelgi ulatuslikumad (erineva funktsiooniga) kiudude koondised kannavad kimpude ehk fastsiikulite nimetust.

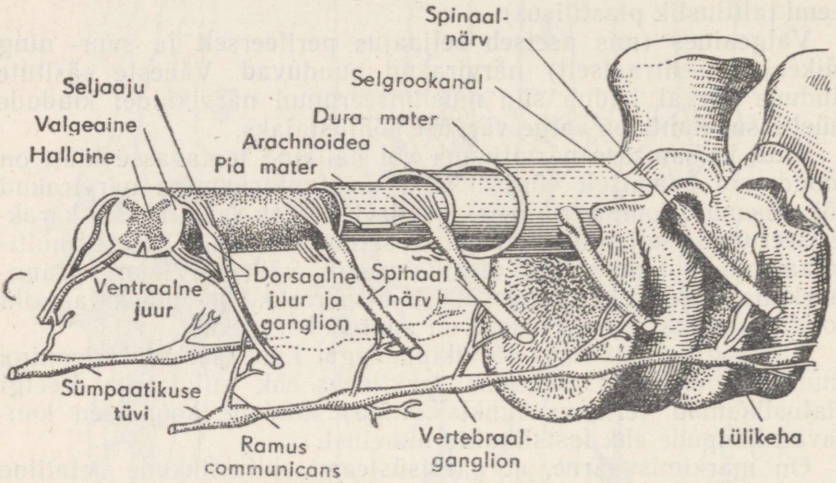
On märkimisväärne, et närvisüsteemi ehituslikkude detailide väljaselgitamiseks tuleb kasutada mitmekesist tehnikat. Sellist histotehnilist meetodit, mis aitaks üheaegselt demonstreerida närvisüsteemi kõiki struktuure, ei eksisteeri. Histotehnikas tavaliselt kasutatavate värvimismeetodite puhul nähtuvad üksnes närvirakud, mitte aga nende jätked või närvikiud (kui need on müeliniseerumata). Nn. Golgi meetod ja selle modifikatsioonid demonstreerivad närvirakke koos jätketega, kuid ei näita nende struktuuri. Viimaste demonstreerimiseks kasutatakse mitmeid hõbetamismeetodeid.

Seljaaju *(medulla spinalis)*

Seljaaju, mille mõlemaid sümmeetrilisi pooli seob dorsaalses osas sidekoeline m e d i a a n s e p t ja eraldab v e n t r a a l n e m e d i a a n f i s s u u r, koosneb tsentraalselt paiknevast, ristlõikes liblikataolisest (H-kujulisest) h a l l a i n e s t ja seda väljastpoolt ümbritsevast valgest s u b s t a n t s i s t (joonis 278). Hallaine mõlemal poolel eristatakse kahte (dorsaalset ja ventraalset) s a m m a s t (*columna spinalis*) ja neid ühendavat h a l l i k o m m i s s u u r i. Viimases asetseb ependüümist piiratud t s e n t-

raalkanal (*canalis centralis medullae spinalis*). Ependüümile järgneb tsentraalseks želatinoossubstantsiks nimetatav gliiakiht.

Hallaine sambaid nimetatakse nende ristlõike kuju tõttu sageli ka sarvedeks (*cornua*). Vastavalt sellele eristatakse seljaaju kummalgi pool peenemat dorsaalset ja laiemat ventraalset sarve (*cornu dorsale* ja *cornu ventrale*) koos neid siduva vaheosaga (*pars intermedia*). Kaela- ja rinnaaju piiril on intermediaarosa kohal eristatav ka külgsarv (*cornu laterale*).

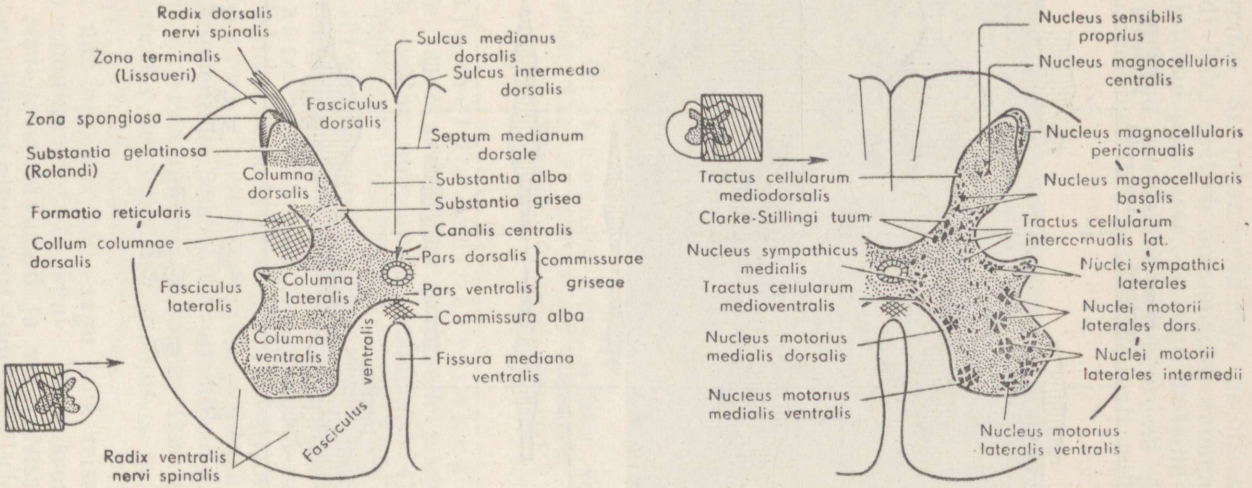


Joonis 278. Seljaaju koos ajukestadega ja närvidega. (Turneri järgi.)

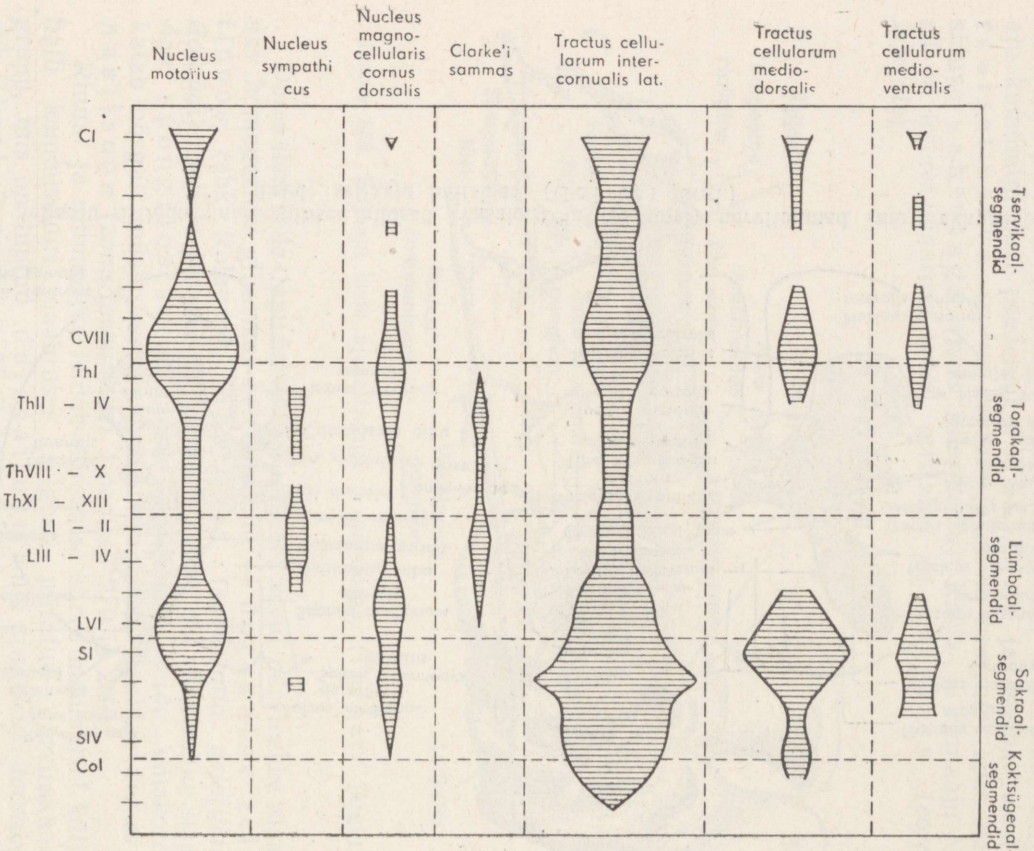
Dorsaalsarvede tippu ümbritseb vähesel arvul närvirakke sisaldav homogeenne gliiarikas heledam kiht — dorsaalne želatinoos- (ehk Rolando) substants (*substantia gelatinosa Rolandi*). Sellele järgneb väljastpoolt kitsas nn. väädirakke sisaldav spongioostsoon (*zona spongiosa*), mida omakorda katab nõrgalt müeliniseerunud, lühikesi kiude sisaldav terminaaltsoon (*zona terminalis*) (joonised 279 ja 280).

Rinna- ja nimmeajus leidub dorsaalse sarve mediaalsel küljel halli kommissuuri naabruses selgesti piiratud närvirakkude grupp, mis on tuntud dorsaaltuumana (*nucleus dorsalis*) ehk Clarke'i sambana. Kaelaajus ja nimmeaju kaudaalses osas kaob see aegamööda. Mainitu kõrval eristatakse dorsaalses sarves veel želatinoossubstantsi ja spongioostsooni tuumi, külgsarves sümpaatilisi tuumi ning ventraalses sarves motoorseid ja assotsiatiivseid tuumi.

Seljaaju hallaines leidub nelja liiki multipolaarseid neuroneid:

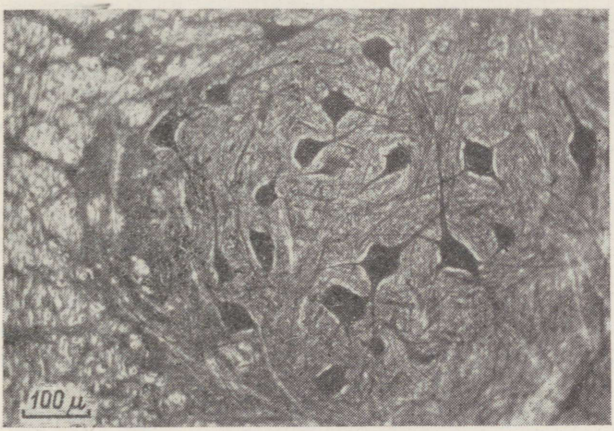


Joonis 279. Seljaaju ristlõike anatoomilised allosad (vasakul) ja (paremal) närvituumad (närvirakkude koondised) seljaaju hallaines. (Golleri järgi.)



Joonis 280. Lamba seljaaju üksiksegmentide tuumade graafiline kujutus. (Golleri järgi.)
Närvirakkude arvu näitab vertikaaljoonte pikkus, kusjuures 1 mm vastab kahele närvirakule.

1) ventraalses sarves asetsevad motoorsed (moto-) neuronid, 2) intermediaarsubstantsis ja külgsammastes paiknevad sümpaatilised neuronid, 3) pikaneuriidiliste assotsiatiivsete neuronite (väädirakud) keha asetseb dorsaalsetes sammastes, kuna nende neuriidid ulatuvad peaajusse, 4) kogu hallaine ulatuses disseminеerunult esinevad assotsiatiivsed neuronid (siserakud), mille lühike astsendeerivalt või destsendeerivalt kulgev neuriit lõpeb seljaajus.



Joonis 281. Motoneuronid koera seljaaju ventraalsest sambast. Vasakul näha ka osa valgeainest. Mikrofoto. Suurendus 90 korda. (Orig.)

Seljaaju motoorsed närvirakud on segmentaarse paigutusega ja nad asetsevad seljaaju sellel poolel ja sellel nivool, kust väljub vastav spinaalnärvi motoorne (ventraalne) juur. Motoorsed neuronid moodustavad somaatilise refleksi viimase ahela, sest siit väljuv neuriit kulgeb katkestamatult ja ümberlülitumatult skeletilihaste kiududeni. Somaatiline refleks võib olla segmentaarne (kui impulss vahetult või vaheneuroni kaudu üle kandub samas segmendis asetsevale motoneuronile), intersegmentaarne (kui assotsiatiivne vaheneuron seob seljaaju erinevates segmentides asetsevaid sensiibleid ja motoorseid elemente) või suprasegmentaarne (kui refleksikaare afferentne ja efferentne lüli seostuvad peaajus, s. o. kui refleks kulgeb läbi peaaju).

Seljaaju motoneuronid on (nagu kõik teised seljaajusisesed närvirakud) multipolaarsed, kuni 100-mikronise diameetriga rakud, mis sisaldavad arvukaid ja suuri Nissli känke, põisjat kromatiinivaest tuuma ning suurt tuumakest (joonis 281). Nende neuriit, mis väljub seljaajust ventraalse juure kaudu, on kaetud

tugeva müeliintupega. Motoneuronite kehal leidub kuni 1000 lõppkogu välispinnast.
jalakest või lõppkolvikest, mis (kassil) katavad kuni 38% raku
Üldse on motoneuroneid inimese seljaajus 100 000—200 000. Üks motoorne närvikiud koos tema poolt innerveeritavate lihasekiududega moodustab motoorse üksuse. Ühe aksoni kohta tuleb maksimaalselt 120—165 lihasekiudu, kusjuures lihasekiude tuleb iga närvikiu kohta seda vähem, mida viimistletumaid liigutusi lihas sooritab. Inimese välistes silmamuna lihastes tuleb 1 närvikiu kohta 5—6 lihasekiudu, lau tõsturlihases 12 lihasekiudu, semitendinooslihases aga 50 lihasekiudu.

Motoneuronid on seljaaju segmentides omakorda rühmadeks koondunud. Neid seljaaju ristlõikes poolkaares paiknevaid närvituumi tähistatakse seestpoolt väljapoole tõusvate numbritega 0—6 või erinimetustega (joonis 279). Igast tuumast väljuvad kiud innerveerivad erinevaid lihaste rühmi.

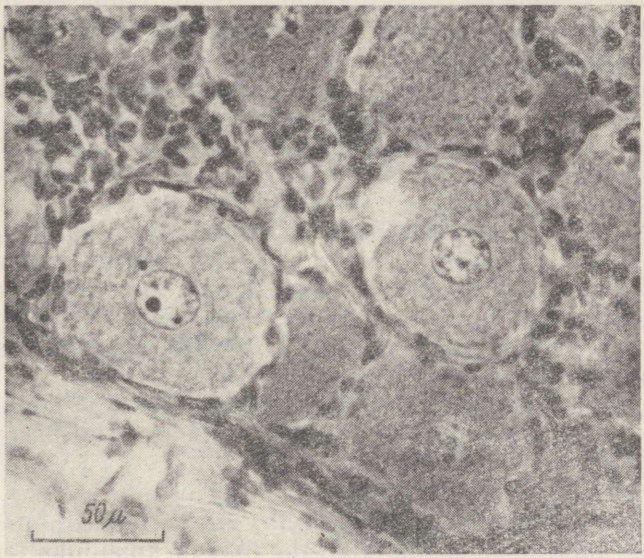
Sümpaatilised neuronid paiknevad oma kehaga intermediolateraalses ja intermediomediaalses aines, alates kaelaaju lõpust ja ulatudes kuni lumbaalaju alguseni. Siinsed rakud on lateraalsambas võrdlemisi suured (kuni 45-mikronise diameetriga, mediaansubstantsis aga hoopis väiksemad (diameeter 10—24 mikronit). Rakud on ovaalsed või käävjad, tigroidirikkad ja nende dendriidid hargnevad vastaspolaarselt. Neuriit on kaetud õhukese müeliintupega ja sellisena moodustab ta preganglionaarse sümpaatilise kiu, mis seljaajust lahkub koos motoorsete närvikiududega ventraalses juures ja kulgeb siit edasi valge haru kaudu sümpaatikuse tüves asetsevasse paravertebraalganglionisse. Siit väljuvad kiud innerveerivad efektoorselt kardiovaskulaarset süsteemi, näärmeid, seedeorganeid jne.

Lühi- ja pikaneuriidilised assotsiatiivsed neuronid võtavad oma dendriitide abil vastu ja levitavad (neuriitide kaudu) seda erutuslainet, mida seljaajusse kannavad sensiiblid dorsaalsed juured. Need neuronid oma jätketega tsentraalnärvisüsteemist väljapoole ei ulatu. Assotsiatiivsete neuronite keha on väga varieeruva suurusega. Väiksemad neist (6-mikronise diameetriga) leiduvad siserakkudena Rolando želatinoossubstantsis, suuremad aga (väädirakkudena) Clarke'i sambas dorsaalse samba mediaalsel küljel torakolumbaalregioonis. Siinsed rakud on ümarad ja nende diameeter ulatub kuni 70 mikronini. Tugevad Nissli kängud on koondunud raku perifeeriale ja raku tsentraalsetes osades leidub vaid tolmjat kromidiaalsubstantsi. Nende neuriidid kulgevad külgväädis väikeajusse. Enamik sideneuroneid on piklikud, kolmnurksed, väikesed või keskmise suurusega (15 mikronit), vähese tigroidsubstantsiga ja väheste dendriitidega. Nad on arvukad dorsaalsarve päristuumas, kust nad oma neuriidid saadavad nii astsendeerivas kui ka destsendeerivas suunas. Nad suunavad oma kiud seljaaju vastasküljele valge kommissuuri kaudu ja moodus-

tavad astsendeerivad kimbud lateraalväädis. Need kiud lõpevad peaajus (väikeajus ja taalamuses).

Lühiaksonilised neuronid esinevad dissemineerunult lateraalses ja ventraalses sarves. Nende lühikesed neuriidid seljaajust ei lahku ja ühinevad siin kas teiste sideneuronite dendriitidega või naabersegmentide motoorsete neuronitega.

Somaatilise ja vegetatiivse refleksikaare sideneuroneid ei ole võimalik morfoloogiliselt üksteisest eristada.



Joonis 282. Koera spinaalganglioni närvirakud. Mikrofoto. Suurendus 370 korda. (Orig.)

Neurogliia elementidest on mikrogliia ja oligodendrogliia hajunud enam-vähem ühtlaselt üle kogu seljaaju. Protoplasmalised astrotsüüdid esinevad eeskätt ventraalses sarves ja Clarke'i sambas, kuid hõredamalt ka ülejäänud hallaine ulatuses. Valgeaine on rikas kiuliste astrotsüütide poolest. Viimased seostuvad pikkade jätkete varal veresoontega ja seljaaju dorsaalse vaheseinaga.

Ependüümirakud katavad ühekihilise silinderepiteeli näol tsentraalkanalit. Nende basaalsed jätked on lühikesed, välja arvatud dorsaalse vaheseina ja ventraalse fissuuri kohal, kus nad on pikad. Täiskasvanuil ripsmed puuduvad.

Retseptoorsete ehk sensiiblite neuronite kehad asetsevad mantelrakkudest ehk satelliitidest ja sidekoelisest kihnust ümbritsetuna kesknärvisüsteemist (selja- ja peaajust) väljaspool. Nende (pseudounipolaarsete) närvirakkude (sageli mitmejuureliselt algav) ainus jätke hargneb pärast väänilisest kulust tekkinud päsmast väljumist raku läheduses T-kujuliselt, kusjuures üks

harudest seostub perifeerselt paikneva retseptoriga ja teine suundub dorsaalse juure kaudu seljaaju valgeainesse. Erutuse juhtesuunda arvestades (erutus kulgeb siin perifeersest organist või keha välispinnalt alates läbi närviraku seljaaju suunas) vastab perifeerne närvikiud dendriidile ja tsentraalne neuriidile.

Spinaalganglionid on makroskoopiliselt sagardunud hobusel ja veisel, siledad koeral ja vahepealse kujuga seal.

Närvirakud on spinaalganglionides koondunud *gangliomeerideks* nimetatavateks rühmadeks ja viimased grupeeruvad omakorda sagarikkudeks. Gangliomeerides leidub morfoloogiliselt erinevaid rakke (joonis 282).

Spinaalganglionides eristatakse kolme liiki närvirakke. A-*rakud* on kõige suuremad (60—90 mikronit), neist väljuvad närvikiud kõige jämedamad (8—12 mikronit) ja närvikiudude interanulaarsegmendid kõige pikemad (umbes 1 mm). Mainitud neuronid on ühenduses kapseldunud retseptoritega. B-*rakkudest* (diameeter 30—60 mikronit) väljuvad 5—10-mikronise kaliibriga kiud, milledel on puuvõrataolised lõpmed ja 300—400-mikronise pikkusega interanulaarsegmendid. C-*rakud* on kõige väiksemad (kuni 30 mikronit), kõige peenemate (kuni 5 mikronit) kiududega, kõige lühemate interanulaarsegmentidega (150—300 mikronit) ja difuussete lõpmetega (V. I. *Pilipenko*, 1958).

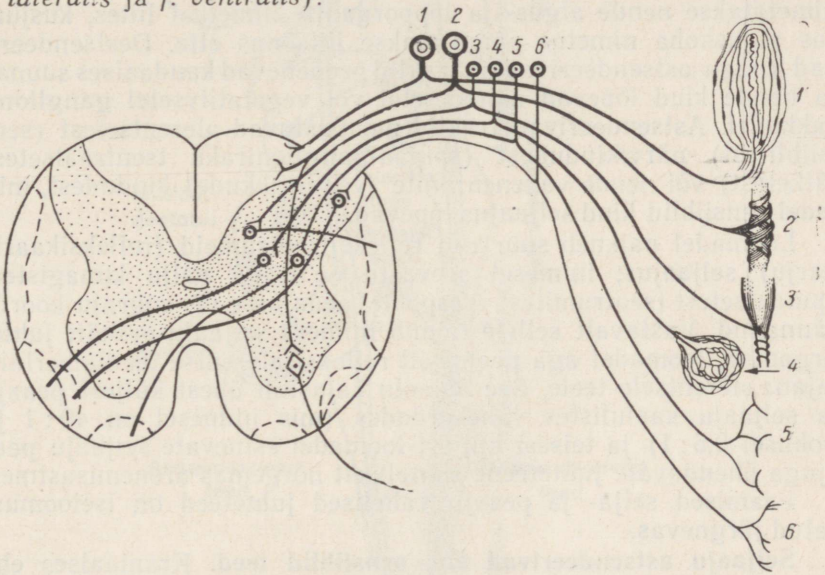
Vastandina teistele spinaalganglionidele sisaldab koduloomade kaela ees- ehk ülaganglion üksnes keskmise suurusega rakke (*Šahvorostov*, 1949).

Ganglionide suuri rakke peetakse propriotseptiivsete, s. o. lokomotoorsest aparaadist (liigesed, lihased, kõõlused) pärinevate impulsside juhtijaiks; nende kiud on tugeva müeliinkattega (joonis 283). Keskmise suurusega ja nõrga müeliinkattega närvikiude omavad närvirakud juhivad eksterotseptiivseid (välisärritusest pärinevaid) impulsse ja väikesed rakud, mille kiud on müeliinitud, suunavad tsentraalselt edasi siseorganitest (seede-, hingamis- ja kuse- ning suguorganid, vereringesüsteem jt.) pärinevaid (interoretseptiivseid) impulsse. Närvirakkude eri liikide protsentuaalne vahekord muutub sõltuvalt ganglionist ja loomaliigist.

Lisaks mainitud aferentsetele neuronitele kirjeldatakse seljaaju torakaalse osa spinaalganglionides mõnelt poolt veel selliseid multipolaarseid närvirakke, mis sarnanevat Dogeli I tüüpi rakkudega ja millest dorsaalse juure kaudu väljuv neuriit innerveerivat (eferentselt) mitmesuguseid organeid («spinaalsed parasümpaatilised närvirakud»). Selliste vegetatiivsesse süsteemi kuuluvate rakkude esinemise kaudu torakaalsetes spinaalganglionides on püütud seletada füsioloogias tuntud nähtust, kus spinaalnärvide dorsaalse juure ärritus tingib veresoonte laienemist. Ometi on üksikasjalikud uurimised näidanud sellise seisukoha paikapidamatust. Multipolaarseiks on ekslikult peetud selliseid väikesi spinaalgang-

lionirakke, millede närvijätke algab mitmejuureliselt. Veresoonte laienemine spinaalnärvi dorsaalse juure ärrituse tagajärjel seletub aga sensiibli kiu võimega juhtida erutust neuroni piirides ka antidroomselt, s. o. vastu tavalisele suunale.

Seljaaju valgeaine ja juhteteed. Valgeaine koosneb erineva jämedusega (1—20 mikronit) närvikiududest, milledest enamik on müeliniseerunud. Välja arvatud kiudude radiaalne kulg närvijuurte kohal ja nende horisontaalne paigutus valges kommissuuris, asetsevad kiud muus osas longitudinaalselt. Kiud on rühmitunud seljaaju kummalgi poolel kolmeks (dorsaalseks, lateraalseks ja ventraalseks) väädiks (*funiculus dorsalis, f. lateralis* ja *f. ventralis*).



Joonis 283. Spinaalnärvide dorsaaljuurte kiudude päritolu, nende ümberlülitumise kohad seljaajus ja nendele kuuluvate ganglionirakkude suuruse erinevus.

1 ja *2* — jämedad müeliniseerunud kiud, mis alates Vater-Pacini kehakestest ja lihaskäävidest omavad suuri ganglionirakke ning suunduvad dorsaalsesse vääti; *3*, *4* ja *5* — kiud, mis lõpevad dorsaalse samba rakkudel; viimastest algavad ristuvad kiud moodustavad spinotaalamuse- ja spinotserebellaartrakti; *6* — peenekiuline (valuimpulssi edasikandev) neuron, mis želatinoossubstantsis ümber lülitudes edasi kulgeb vastaskülgses spinotaalamustraktis.

Kiudude hulgas eristatakse: 1) väädirakkudest väljunud väädikiude, 2) peaajust väljunud (eferentseid) närvikiude ja 3) spinaalganglionirakkudele kuuluvaid tsentripetaalseid kiude, mis dorsaalsete juurte kaudu seljaajusse suunduvad.

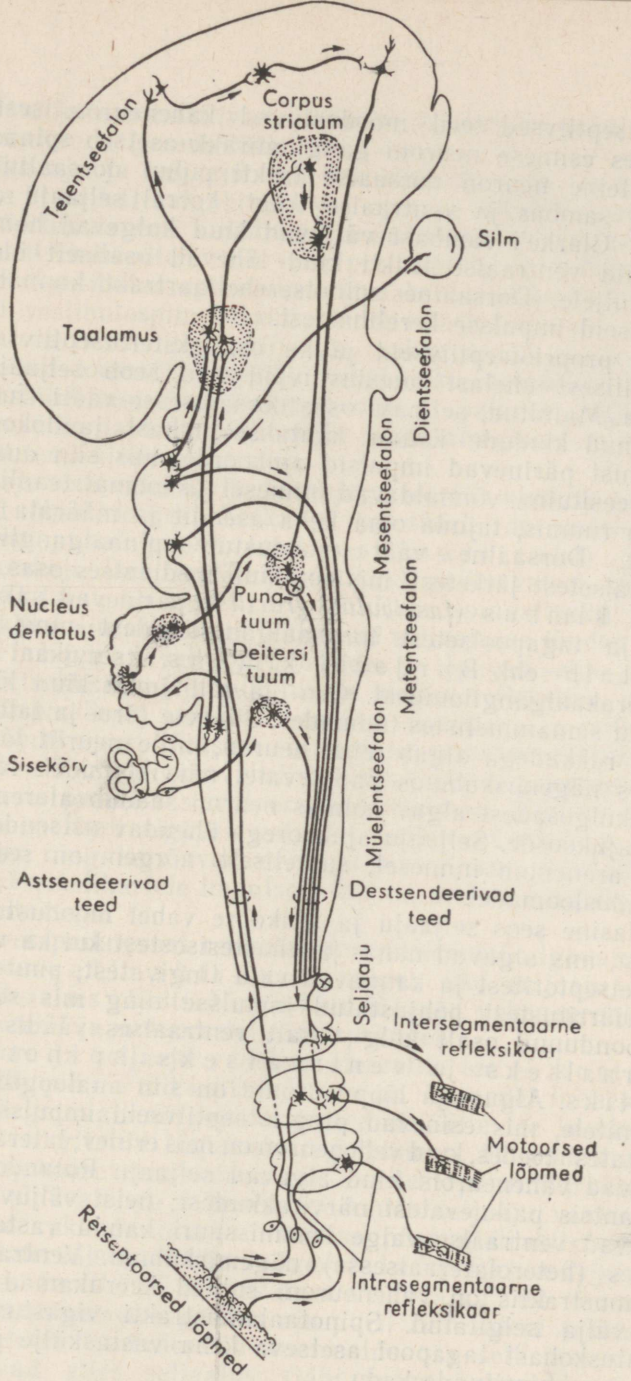
Ühesuguse talitlusega (juhtesuunaga) ning alguse ja lõpuga kiud on koondunud isekeskis juhteteedeks, traktideks ehk kulglateks. Närvikiud, mis asetsevad ühises regioonis, kuid milledel on erinevad funktsioonid, moodustavad kimpe ehk fastsiikuleid; nad koosnevad sega- (astsendeerivas ja destsendeerivas suunas juhtivatest) kimpudest.

Traktid jaotatakse seljaajus vastavalt erutuslaine juhtesuunale astsendeerivaiks, tsentripetaalseiks ehk sensiibleiks (peaaju või refleksitsentrumi suunas juhtivaiks) ja destsendeerivaiks ehk tsentrifugaalseiks (kesknärvisüsteemist või refleksitsentrumist perifeerses ehk kaudaalses suunas juhtivaiks). Trakte nimetatakse nende algus- ja lõpporganite nimetusi liites, kusjuures alguskoha nimetus paigutatakse liitsõnas ette. Destsendeerivad (nagu astsendeerivadki) traktid peenenevad kaudaalses suunas ja nende kiud lõpevad motoorsetel või vegetatiivsetel ganglionirakkudel. Astsendeerivad traktid moodustuvad aferentsetest (sensiiblitest) närvikiududest (spinaalganglioniraku tsentraalsetest jätketest) või nende vaheneuronite (väädirakkude) kiududest, milledel sensiiblid kiud seljaajus lõpevad.

Loomadel paikneb suur osa refleksitsentrumeid (refleksikaarte harju) seljaajus; inimesel seevastu on väga palju kunagistest spinaalsetest tsentrumitest ülespoole, peaajusse või suuraju koorde rännanud. Vastavalt sellele toimib inimese seljaaju eeskätt juhteorganina, loomadel aga peamiselt refleksi aferentse tee ümberlülitajana eferentsele teele. See asjaolu kajastub ühest küljest peaaju ja seljaaju kaalulistes vahekordades (mis inimesel on 49 : 1 ja hobusel 2,5 : 1) ja teisest küljest loomadel esinevate seljaaju peaajuga ühendavate juhteteede suhteliselt nõrgemas arenemisastmes. Peamised selja- ja peaaju vahelised juhteteed on iseloomustatud järgnevas.

Seljaaju astsendeerivad ehk sensiiblid teed. Kraniaalses ehk astsendeerivas suunas kulgevad teed, mis on koondunud seljaaju dorsaalsesse vääti ja lateraalse funiikuli perifeersesse ossa, jagunevad propriotseptiivseid impulsse kandvateks propriotseptiivseteks teedeks, eksteroretseptoritest algavateks eksterotseptiivseteks teedeks ja siseorganitest pärinevaid impulsse juhtivateks vistserotseptiivseteks teedeks.

Lateraalse funiikuli välispinnal asetsevad propriotseptiivsed teed seovad seljaaju väikeajuga, kandes viimasesse keha tasakaalu säilitamiseks ja liigutuste koordineerimiseks olulisi lihastest, kõõlustest ja liigestest pärinevaid (propriotseptiivseid) impulsse. Viimased, jõudnud dorsaalse ja ventraalse spinotserebellaartrakti kaudu väikeaju ussi koorde, lülituvad siin ümber motoorsetele teedele, mis suunduvad punatuuma (*nucleus ruber*) ja teistesse tsentrumitesse (joonis 284).



Joonis 284. Kesknärvisüsteemis asetsevaid juhteteid ja nende ümberlülitumispaiku. (Patteni järgi.)

Propriotseptiivsed teed moodustuvad kaheneuronilisest ahelast, kusjuures esimese neuroni ganglionirakk asetseb spinaalganglionis ja teine neuron dorsaalse trakti puhul dorsaaltuumas ehk Clarke'i sambas ja ventraalse trakti korral seljaaju dorsaalses sambas. Clarke'i sambast väljuvad kiud kulgevad homolateraalselt, kuid ventraalse trakti kiud lähevad osaliselt üle seljaaju vastasküljele. Dorsaalne spinotserebellaartrakt kannab propriotseptiivseid impulsse kerelihastest.

Osa propriotseptiivseid ja ka osa eksterotseptiivseid kolmeneuronilisest ahelast moodustuvaid teid seob seljaaju suuraju koorega. Mainitud, seljaaju osas dorsaalsesse vääti (funiikulisse) koondunud kiudude kaudu kantakse nahast ja lokomotoorsest süsteemist pärinevad impulsid ajukoorde, mis siin analüüsituina ja sünteesituina võimaldavad inimesel ja loomal teadlikult orienteeruda ruumis, tajuda oma keha asendit ja määrata oma kehahoiakut. Dorsaalne väät moodustub spinaalganglionirakkude tsentraalsetest jätketest, mis funiikuli mediaalses osas, õrn- ehk Golli kimbus (*fasciculus gracilis*) pärinevad sakraal-, lumbaal- ja tagapoolsetest torakaalganglionidest ning lateraalses osas, talb- ehk Burdachi kimbus, tservikaal- ja eesmistest torakaalganglionidest. Õrn- ja talbkimbu kiud lõpevad pikliku aju samanimelistes tuumades. Siinsete (õrn- ja talbkimbu tuumade) rakkudega algab teine neuron, mille neuriit lõpeb vastaskülgses nägemiskühmus paiknevatel närvikiududel. Nägemiskühmude külgosadest algav kolmas neuron saadab aferentse impulsi edasi ajukoorde. Seljaaju ajukoorega ühendav astsendeeriv tee on kõige arenenum inimesel; suhteliselt nõrgem on see tee põllumajandusloomadel.

Edasine seos seljaaju ja ajukoore vahel moodustub sellistest teedest, mis algavad naha- ja lihastesisestest kui ka vistseraalsetest retseptoritest ja kannavad valu tingivatest, puute- ja temperatuuriärritustest põhjustatud impulsse ning mis seljaaju osas on koondunud osalt külg-, osalt ventraalses väädis paiknevaks lateraalseks ja ventraalseks spinotaalamustraktiks. Algus- ja lõppneuronid on siin analoogilised nendele neuronitele, mis esinevad propriotseptiivseid impulsse ajukoorde kandvates teedes, kuid vaheneuron on neis erinev; lateraalses väädis kulgevad vaheneuroni kiud algavad seljaaju Rolando želatinoossubstantsis paiknevatest närvirakkudest; neist väljuvad neuriidid kulgevad ventraalse valge kommissuuri kaudu vastasküljele üle minnes (heterolateraalsesse) nägemiskühmu. Ventraalses spinotaalamustraktis on vaheneuroni suhted keerukamad ja puudulikult välja selgitatud. Spinotaalamustrakti vigastusele järgneb vigastuskohast tagapool asetseva keha vastaskülje puute-, valu- ja temperatuuritunde kadu.

Seljaaju destsendeerivad ehk motoorsed teed. Seljaaju efektoorsetele närvirakkudele kanduvad eferentsed impulsid paiksete

aferentsete ja assotsiatiivsete kiudude kõrval ka peaajust väljuvate teede kaudu (joonis 284).

Pikliku aju ja seljaaju vaheline eferentne tee (vestibulospinaaltrakt) algab piklikus ajus ja ajusillas paiknevatest vestibulaartuumadest. Vestibulaartuumad omakorda saavad impulsid nendelt neuronitelt, mis oma perifeersete lõpmetega algavad sisekõrva vestibulaaraparaadist (tasakaaluretseptorist). Sellega seletubki vestibulospinaaltrakti kaudu edasikanduvate impulsside suur tähtsus nende liigutuslikkude reaktsioonide seisukohalt, mis võimaldavad loomal loomuliku kehahoiaku, tasakaalu ja lihaste toonuse säilitamist. Vestibulospinaaltrakt paikneb seljaaju ventraalses väädis ja ta ulatub välja lumbaalregiooni kaudaalsesse ossa. Osa tema kiududest ristub.

Seljaaju seos väikeaju ja keskajuga teostub kiudude kaudu, mis väljuvad ühest küljest keskajus (ajusäärte dorsaalses seinas) paiknevast punatuumast (rubrospinaaltrakt) ja teisest küljest keskaju laes (nelikküngastikus) paiknevatest närvirakkudest (tektospinaaltrakt). Rubrospinaaltrakti kiud ristuvad pikliku aju algusosas, kulgevad seljaajusse jõudes (Monakovi kimbuna) selle külgväätides ja lõpevad seljaaju motoorsetel närvirakkudel. Üle punatuuma kulgev refleksitee, mis algab väikeaju tipmelisest tuumast (*nucleus dentatus*) ja juttkeha tuumadest, omab suurt tähtsust sünergilise ja antagonistliku talitlusega lihaserühmade omavaheliste liigutuste reguleerimisel. Loomadel on ta peamiseks motoorseks juhteteeks. Tektospinaaltrakti kiud, mis osaliselt alguses ristuvad, paiknevad seljaaju ventraalses väädis ning kannavad seljaaju motoorsete neuronite kaudu kere- ja jäsemelihastele impulsse, mis on seotud optiliste ja akustiliste ärritustega.

Ajutüves paiknevast retikulaarformatsioonist algavatest retikulospinaaltraktidest kulgeb üks seljaaju külg- ja teine ventraalses väädis. Nende kiud lõpevad vaheneuronite kaudu vegetatiivsetel ja motoorsetel närvirakkudel.

Ajukoore ja seljaaju vaheline eferentne tee — kortikospinaal- ehk püramiidtrakt — on loomadel inimesega võrreldes märgatavalt nõrgemini arenenud. Selle tee kaudu teostub tahteliselt sooritatud liigutuste regulatsioon. Püramiidtrakti kiud algavad ajukoore erinevate alade suurtest püramiidrakkudest ja kulgevad pidevalt või vaheneuroni kaudu seljaaju vastaskülgsete motoorsete rakkude juurde. Inimese püramiidtraktis eristatakse seljaaju lateraalses väädis kulgevat lateraalset ja seljaaju ventraalses funiikulis kulgevat ventraalset osa. Lateraalne osa moodustub pikliku aju piiril ristuvatest (vastasküljele üleminevatest) kiududest ja ventraalne osa sellistest kiududest, mis ristuvad alles seljaajus (läbi valge kommissuuri), nende ganglionirakkude nivool, millede pinnal nad lõpevad. Vastavalt õeldule kontrollib parempoolne ajukoor inimesel keha vasakpool-

sete lihaste talitlust ja ümberpöördult. Püramiidtrakti ventraalne osa loomadel puudub. Samuti näib neil puuduvat püramiidtrakti kiudude täielik ristumine, sest loomadel on tundmata keha ühepoolne tsentraalne halvatus. Lambal ei ulatu püramiidtrakti kiud esimesest kaelasegmendist tahapoole ja ajukoore motoorse ala vigastamine ei põhjusta tal olulisi liigutushäireid. Üksikasjalikumad andmed püramiidtrakti iseloomu kohta teiste põllumajandusloomade seljaajus puuduvad.

Pikliku aju eesosa nivool sisaldab püramiidtrakt põllumajandusloomadel (veisel, lambal ja seal) 200 000 kuni 500 000 närvikiudu inimese umbes 1 miljoni närvikiu vastu. Lindudel peale papagoi püramiidtrakt puudub.

PEAAJU

Peaajus eristatakse fülogeneetiliselt vanemat tüveosa ja nooremat, ajutüve katvat ja otsajust arenenud mantlit (*pallium*). Neljast tagapoolsest ajupõiekesest arenenud ajutüvi, mille poolest kraniootide erinevad esindajad üksteisega rohkem sarnanevad kui ajumantli osas, on seljaaju otseseks jätkuks ja meenutab seljaaju ka ehituslikult. Piklikust ajust, väikeajust, kesk- ja vaheajust moodustuv ajutüvi sisaldab tagumiste ajunärvide (motoorseid) tuumi ja teiseks tsentrumeid, milledes toimub peaja seljaaju närvide kaudu siia kantud impulsside ümberlülitumine ja koordineerimine. Peaaju motoorsete ja seganärvide ajutüvesisesed tuumad moodustuvad analoogilistest neuronitest, nagu seda on seljaaju ventraalse sarve motoorsed närvirakud. Ka mainitud tuumade seos teiste tüvetsentrumitega, ajukoorega ja seljaajuga toimub samal viisil nagu seljaajus.

Sensiiblite teede ümberlülitustsentrumid, kuhu kuuluvad Golli ja Burdachi kimpude tuumad, väikeaju ja ajusilla tuumad, nägemiskühmu tuumad, koosnevad erinevast hulgast multipolaarsetest rakkudest. Aferentsed kiud seostuvad loetletud tuumade närvirakkudega ja samade rakkude neuriidid annavad alguse mitmesugustele juhteteedele, mis asetsevad aju valgeaines (joonis 284).

Ajutüve selline sarnasus seljaajuga teeb tarbetuks tema üksikasjalikuma histoloogilise kirjelduse. Teistsugune on aga lugu mantli pinnal asetseva ajukoorega ja väikeaju kortikaalsubstantsiga, mis mõlemad omavad hoopis erilaadset ehitust, koosnedes nn. ekraantsentrumitest.

Retseptoorsete organite tähtsus närvisüsteemi kefalisatsioonis

A. A. Zavarzin jaotab kõik retseptoorsed organid peaaju kujundamise ehk kefalisatsiooni seisukohalt kahte rühma. Esimese rühma retseptoritel, milledel fülogeneetilise arengu kestel ei ole

olnud püsivat asendit kehas ja mis karakteriseeruvad oma närviaparaadi lihtsa ehitusega, olulisemat tähtsust närvisüsteemi kefalisatsioonis ei ole. Siia kuuluvad naharetseptorid ning maitsmis- ja tasakaaluorgan. Nende lihtne ehitus võib tüsistuda vaid ärritust edasiandva aparaadi osas, näiteks kõrvas, või sel teel, et retsipeerivale pinnale ilmub ärrituse vastuvõtjana spetsiaalne neuroepiteelirakk. Selliste retseptorite asend on loomariigis muutuv ja nad ei tarvitse paratamatult esineda keha eesosas (peas). Sellest ei moodusta erandit ka kuulmisorgan, vaatamata tema närvi (juhtetee) ajutüvesiseste seoste keerukusele.

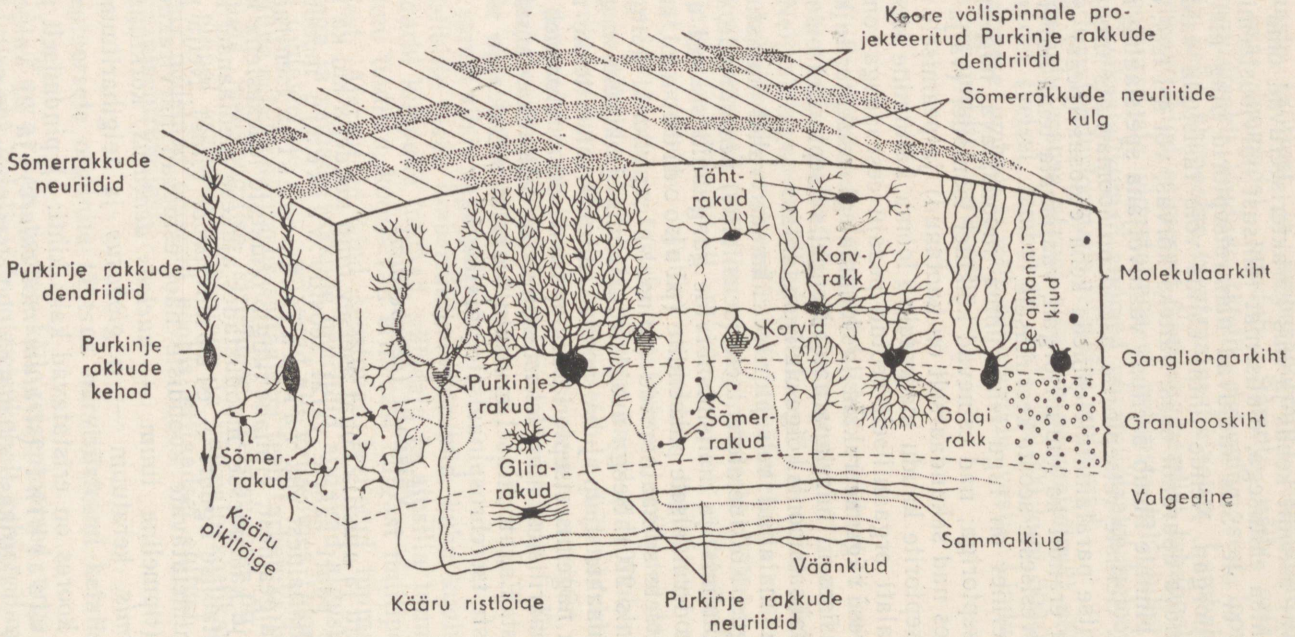
Hoopis erinev on lugu teist rühma moodustava nägemis- ja haistmisretseptoriga; nad esinevad kõikidel loomadel (välja arvatud need, kes nad sekundaarselt on kaotanud) ja peamiselt nende distantsiretseptorite kaudu määratakse looma käitumine keskkonnas. Olles alati orgaaniliselt seotud peaaju eesosadega, omavad nad seejuures väga keerukaid ja kummalegi retseptorile karakteerseid ajusiseseid närviaparaate. Nendel retseptoritel on närvisüsteemi kefalisatsioonis kõige olulisem tähtsus.

Erinevus mainitud retseptorite rühmade vahel kajastub ka nende arengus. Kõikide aferentsete (sensiiblite) pea närvide, nende hulgas ka kuulmis- ja maitsmisnärvide ganglionid saavad alguse üksikute ektodermaalsete paksendite (p l a k o o d i d e) näol, samuti nagu aferentsete spinaalnärvide (spinaal-) ganglionid ganglioniliistust (joonis 270). Seega avaldub maitsmis- ja kuulmisorganite ehituses spinaalne tüüp juba nende embrüonaalse tekke algul. Haistmis- ja nägemisretseptori närviaparaat seevastu areneb spetsiaalsetest paarilistest ajupõiekestest, mis on välja kasvanud otsvõi vaheajust. Esitatu alusel ei osutu ka esimesed peaaju närvid võrdseks teiste tserebrospinaalsete närvidega.

Väikeaju (*cerebellum*)

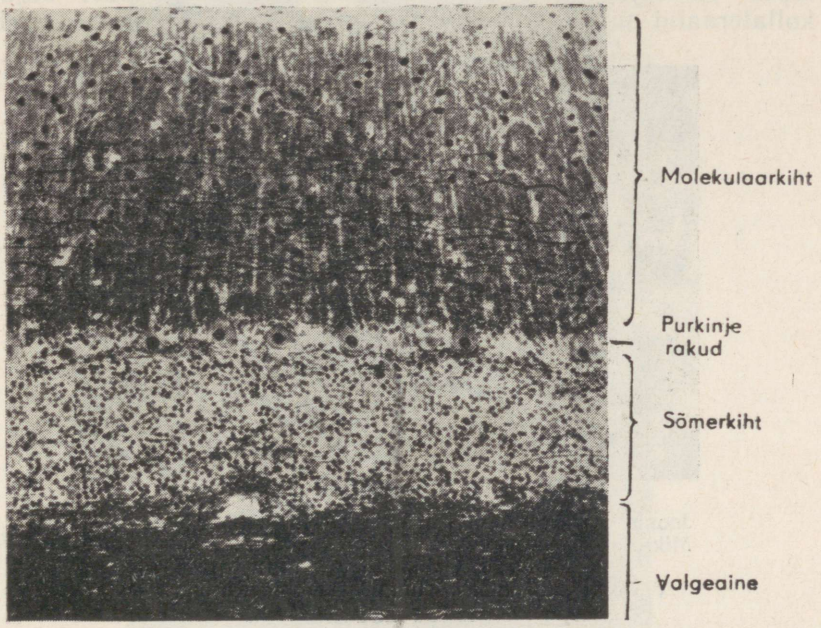
Pikliku aju ja ajusilla kohal asetsev ning nendega kui ka keskajuga kolme paari säärte varal seostuv v ä i k e a j u moodustub perifeersest hallainest ehk v ä i k e a j u k o o r e s t ja tsentraalselt paiknevast valgeainest; viimane tungib õhukeste lehekestena kõikidesse väikeaju käärudesse, moodustades ajukese mediaansel lõikepinnal põõsataolise figuuri — e l u p u u (*arbor vitae*). Nelja paari tuumadeks nimetatavate koondiste näol esinevad närvirakud ka valgeaines (tipmeline tuum — *nucleus dentatus*, korktuum — *n. emboliformis*, keratuum — *n. globosus* ja telgiharituum — *n. fastigii*).

Väikeaju koores on eristatavad kaks kihti: 1) pindmiselt paiknev m o l e k u l a a r k i h t (*stratum moleculare*) ja 2) valgeaine piiril asetsev rakurikas s õ m e r k i h t (*stratum granulosum*). Mainitud kihid on kergesti eristatavad niihästi tavaliselt värvi-



Joonis 285. Väikeaju koore ehitus ruumiliselt.

tud kui ka impregneeritud preparaatides (joonised 285 ja 286). Neile lisaks kirjeldati varem kummagi kihi piiril asetsevat ganglionaarkihti, mis koosneb ainsas tasapinnas paiknevatest suurtest (diameeter 30—60 mikronit) Purkinje rakkudest. Praegu vaadeldakse Purkinje rakkude kehasid molekulaarkihi koosseisu kuuluvatena.



Joonis 286. Lamba väikeaju koore kihid. Mikrofoto. Suurendus 135 korda. (Orig.)

Molekulaarkiht koosneb peamiselt üksteisega tihedasti läbipõimuvatest närvikiududest ja dendriitidest ning suhteliselt hõredalt paiknevatest närvirakkudest. Siinses kihis leidub lähemalt selgitamata iseloomuga väiksemaid koorerakke, suuremaid (10—20 mikronit) korvrakke ja kihi kõige sügavamas osas Purkinje rakke. Korvrakud on koondunud peamiselt molekulaarkihi sügavamasse kolmandikku ja väikesed koore-(täht-)rakud välimisse molekulaarkihi kolmandikku. Nende dendriidid paiknevad Purkinje rakkude dendriitidega paralleelses tasapinnas. Polügonaalse kujuga korvrakkude kehast väljub hulgaliste pikkade ja vähe hargnevate dendriitide kõrval väikeaju välispinnaga paralleelselt (horisontaalselt), kuid väikeaju käärude suhtes perpendikulaarselt paiknev ja molekulaarkihist mitteväljuv neuriit. Viimasest väljuvad destsendeerivad kollateraalid haaravad korvjate harude kaudu 8—10 Purkinje rakku (joonis 287).

Koorerakkude neuriit seostub Purkinje rakkude dendriitidega. Purkinje rakkudest väljuvad väikeaju vaba pinna suunas molekulaarkihis rikkalikult hargnevad dendriidid, mis väikeaju kääru ristlõikes näivad laia põõsana (joonis 288), kääru pikilõikes aga püramiidjat puud meenutavaina. Ellipsoidse rakukeha basaalsest osast väljub ainus neuriit, mis sõmerkihti ja valgeainet läbides lõpeb väikeajusisestes tuumades. Neuriidi algusosast algavad kollateraalid suunduvad molekulaarkihti tagasi, lõppedes naabru-



Joonis 287. Purkinje rakkude korvid lamba väikeajust. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. Preparaat impregneeritud Goldini järgi. (Orig.)
Vasakul näha ümarat tuuma sisaldav Purkinje rakk.

ses asetsevate Purkinje rakkude kehal või nende dendriitidel. Purkinje rakkude neuriidid on (mitte arvestades pikaaksoniliste Golgi rakkude neuriite) ainukesed väikeaju koorest lahkuvad närvikiud. Siit on mõistetav, et kõik kooresisesed seosed peavad Purkinje rakkude juurde välja jõudma.

Sõmerkihis paiknevad tihedasti väikesed (6—10 mikronit) sõmerrakud ja üksikud Golgi rakud ehk suured sõmerrakud. Väikesed sõmerrakud varustuvad 3—6 väga lühikese ja vähe hargneva dendriidiga ning pika, perifeerselt suunduva ja molekulaarkihis T-kujuliselt hargneva (ja siin lõppeva müeliinkatteta) neuriidiga. Sõmerrakkude neuriidid nagu ka Purkinje rakkude neuriitide kollateraalid kulgevad molekulaarkihis piki käärusid, sidudes sel teel erinevates tasapindades asetsevaid Purkinje rakkude dendriite. Korvrakkude neuriidid seevastu on mainitute suhtes perpendikulaarse kuluga. Purkinje rakud seostuvad seega kahe longitudinaalse ja ühe transversaalse närvikiudude süsteemiga ühtseks talitluslikuks tervikuks.

Sõmerkihis hajusalt paiknevad ja sõmerrakke suuruselt ületavad Golgi rakud omavad peamiselt molekulaarkihis hargnevaid hulgalisi dendriite ja sõmerkihiga piirduvat põõsjalt hargnevat neuriiti. Üksnes pikaaksoniliste Golgi rakkude neuriidid ulatuvad ka valgesse ainesse ja selle kaudu naaberkääru korteksisse.



Joonis 288. Purkinje rakk väikeaju koorest. Mikrofoto. Suurendus 370 korda. (Orig.)
Üleval näha dendriitide põõsas, all — rakukeha koos sellest väljuva neuriidi ehk aksoniga.

Närvi- ja gliiarakkude vahel leiduvad sõmerkihis eosinofiilsed granuleerunud moodustised — väikeaju päsmakesed (*glomeruli cerebelli*), spetsiaalsed sünaptilised struktuurid, milledes väikeste sõmerrakkude dendriitide küünisjad lõpmed puutuvad kokku teatavate aferentsete (sammal-) kiudude lõpmetega.

Peale närvikiudude, mis väljuvad loetletud rakutüüpidest, esinevad väikeaju koores ka aferentsed, siia kesknärvisüsteemi teistest osadest suunduvad kiud. Valgeaine piirides pole erineva päritoluga kiud üksteisest eristatavad, kuid koores jagunevad nad ehituselt ja seostumisviisilt kahte liiki — sammal- ja väänkiududeks. Sammalkiud lõpevad sõmerkihis. Müeliniseerunult tun-

givad nad sõmerkihti ja rikkalikult hargnedes lõpevad siin rosetikujuliselt sõmerrakkude dendriitide naabruses, põimudes viimastega väikeaju päsmakesteks. Igas glomeerulis moodustub sünaps ühe sammalkiu ja mitme sõmerraku vahel.

Teised müeliniseerunud aferentsed kiud ulatuvad hargnematult Purkinje rakkudeni, hargnedes siin ainsa Purkinje raku dendriite väänkasvude-kujuliselt ümberhaaravateks terminaalideks (väänkiududeks).

Oletatavasti kanduvad väljaspoolsed impulsid sammalkiudude kaudu üle ulatuslikele väikeaju koore aladele ja väänkiudude kaudu vaid piiratud närvirakkude hulgale.

Väikeaju koorel on struktuurilisele keerukusele vaatamata ühekihiline ehitus selles mõttes, et kogu tema sünapside süsteem on koondunud ainsale eferentsele Purkinje rakule. Nagu tähendatud, liituvad viimased ühtseks tervikuks oma neuriitidest väljuvate kollateraalide kaudu, mis seostuvad naaberrakkude kehadega. See süsteem on pealegi varustatud veel täiendava, paikset tähtsust omava assotsiatiivse aparaadiga, mis moodustub koore-, korv- ja sõmerrakkude varal. Need neuronid seovad Purkinje rakke kahes teineteisega perpendikulaarses suunas (piki ja risti ajukese kääre), kusjuures korvrakud moodustavad sünapse Purkinje rakkudega ja koore- ning sõmerrakud nende dendriitidega. Lisaks mainituile on Purkinje rakkudel veel neljas liik sünapse, mis moodustuvad aferentsete väänkiudude kaudu. Välja kanduvad impulsid ajukesest aga üksnes Purkinje rakkude neuriitide kaudu.

Suuraju kooresisestest tuumadest algavad mitmed närviteed, mis väikeaju ühendavad aju motoorse alaga (punatuuma kaudu), nägemiskühmuga, piklikus ajus paiknevate tuumadega ja vestibulaarnärvi tuumadega.

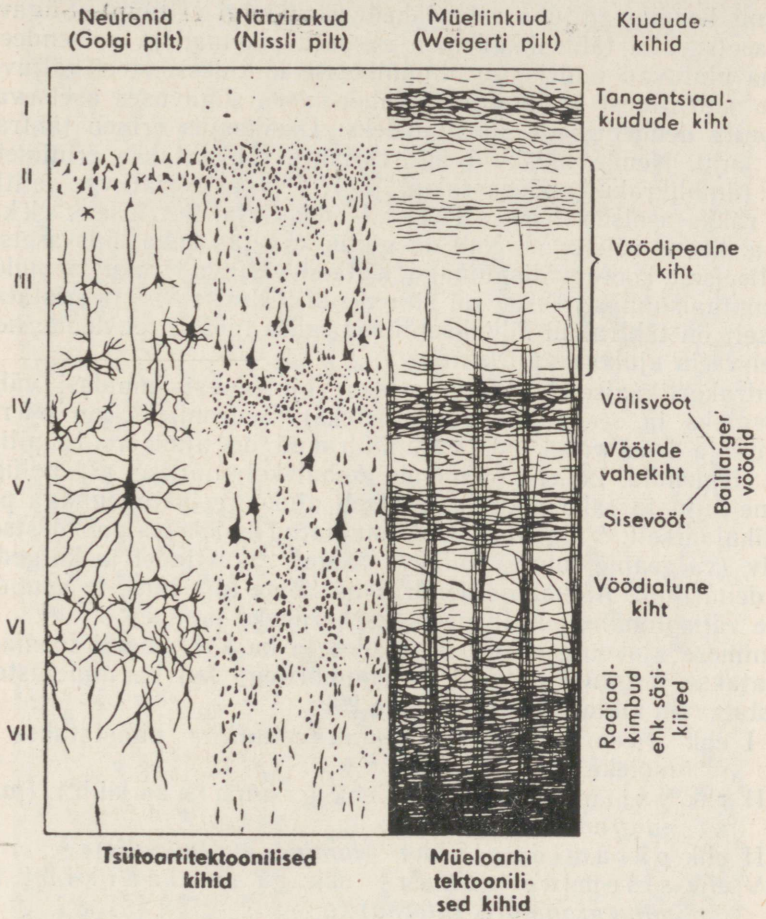
Väikeaju koore glioosne toes moodustub mikro- ja makrogliiast ning Purkinje rakkude dendriitide piirkonnas leiduvatest pikajätkelistest Bergmanni rakkudest. Viimastele kuuluvad isekeskis paralleelsed gliiakiud kulgevad välispinna suunas, moodustades toese Purkinje rakkude dendriitidele.

Väikeaju normaalne talitlus tagab tahteliste liigutuste viimistletust ja koordineeritust. Väikeaju ühepoolse vigastuse puhul ilmuvad tasakaalu- ja lokomotsioonihäired samal poolel (eferentsete kiudude kahekordse ristumise tõttu kesknärvisüsteemis). Väikeaju ekstirpatsiooni korral muutuvad looma liigutused ebakorrapäraseks, vaaruvaks, sujumatuks ja ebatäpseks.

Suuraju koor

Suuraju koor katab aju kääre ja fissuure 1,5—3,5 mm paksuse ning (inimesel) 2 m^2 pinda omava kihina; ta sisaldab närvikiudude, neurogliia ja veresoonte kõrval inimesel umbes 14 miljardit neuronit.

Suuraju koore histoloogiline pilt sõltub vastavast kasutatavast uurimismeetodist. Golgi meetodi rakendamisel nähtuvad üksikud pruuniks või mustaks muutunud närvirakud koos jätketega, Nissli meetodi korral vaid närvirakkude kehad ja Weigerti müe-



Joonis 289. Suuraju koore tsüto- ja müeloarhitektoonika skeem. (Brodmani järgi.)

liinvärvimismeetodi kasutamisel kooresisesed müeliinikiud (joonis 289). Nii rakud kui ka kiud paiknevad suuraju koores üksikute kihtidena ja radiaalsete koondistena.

Kooresisesed rakud on kõik multipolaarsed. Enamik neist on assotsiatiivse talitlusega, väiksem osa eferentsed neuronid. Assotsiatiivse talitlusega on tähtrakud; nende erineva

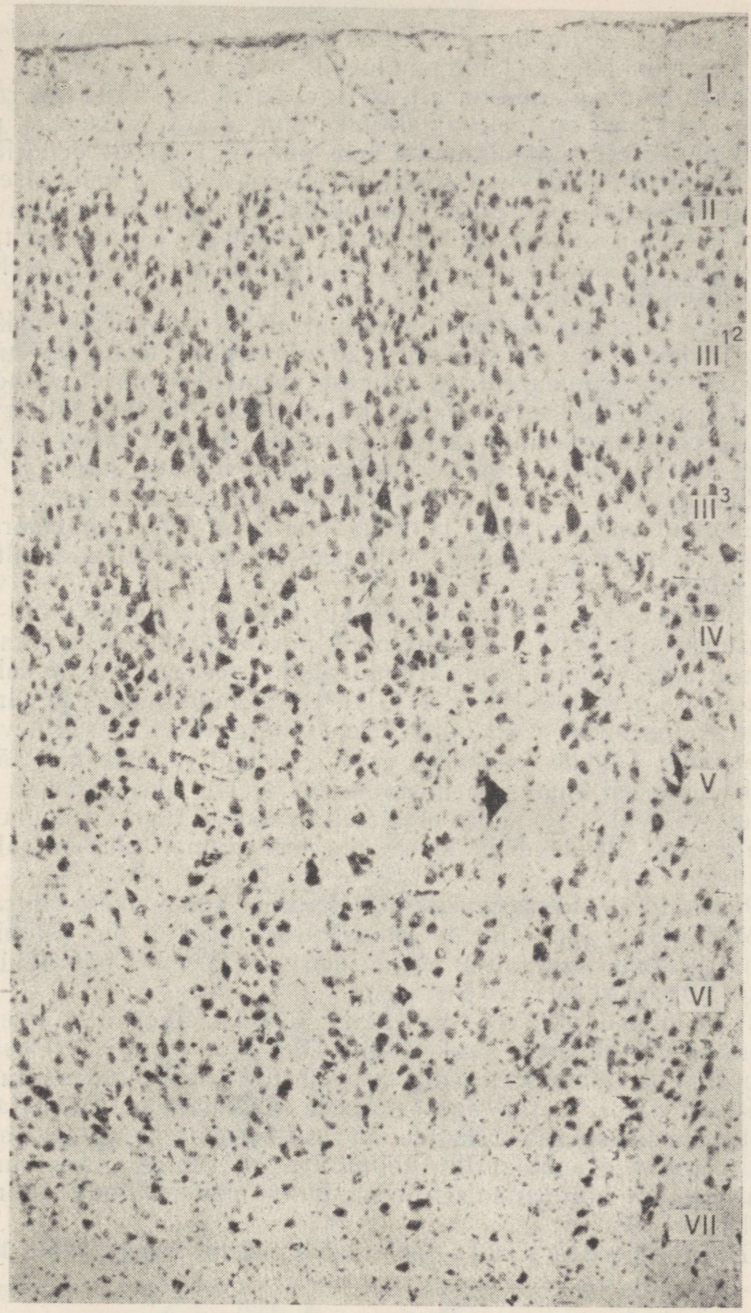
suurusega rakkude väiksemad vormid kannavad tavaliselt sõmerrakkude nimetust. Tähtrakkude kehast väljub hulk dendriite, mis väikeste rakkude puhul on lühikesed ja suuremate puhul pikemad. Ajukoore pindmistes kihtides on tähtrakkudel lühikesed aksonid, mis hargnevad juba raku läheduses (Golgi II tüüp). Sügavamal asetsevatel tähtrakkudel on aksonid pikemad ja astsendeerivatena ulatuvad nad koore pindmistesse kihtidesse; teel väljuvad nende neuriitidest kollateraalid vähepealses sügavuses asetsevate neuronite dendriitidega seostumiseks. Üksikasjus erineb tähtrakkude kuju. Nende üksikuid kujuvariante tähistatakse erinimetusega (ämblikrakud, põõsasrakud jne). Osa assotsiatiivse talitlusega rakke asetseb horisontaal- ehk Cajal-Retziuse rakkudena koore väliskihis. Neil on piklik käävjas keha, mis asetseb paralleelselt koore välispinnaga. Jätked väljuvad raku tippudest horisontaalsuunas. Akson on siin dendriitidest raskesti eristatav. Üldiselt on tähtrakud lühiaksonilised selles mõttes, et nende neuriit ei välju ajukoore piirkonnast.

Intrakortikaalseteks eferentseteks (ajukoorest impulssi väljajuhtivateks ja seega pikaaksonilisteks) neuroniteks on püramiid- ja käävrakud. Püramiidrakud on ajukoore tüüpilisemad elemendid. Lõikes on nende kehal kolmnurkne või polügonaalne kuju ja raku pikitelg asetseb ajukoore välispinnaga perpendikulaarselt. Valgeaine poole suunatud baasist algab destsendeeriv (valgeaine suunas kulgev) akson, raku tipust ja külgedelt aga dendriidid. Apikaalne dendriit on kõige tugevam; ta suundub koore välispinnale, kus ta peenteks harudeks jaguneb.

Inimese ajukoore enamikus alades ja ka kõrgematel loomadel eristatakse järgmisi niihästi järjenumbritega kui ka nimetustega tähistatavaid kihte (joonised 289 ja 290):

I ehk tsonaalkiht (*lamina zonalis*); nimetatakse ka molekulaarseks kihiks;
II ehk välimine sõmer- ehk granulaarkiht (*lamina granularis externa*);
III ehk püramidaalkiht (*lamina pyramidalis*);
IV ehk sisemine sõmer- ehk granulaarkiht (*lamina granularis interna*);
V ehk ganglionaarkiht (*lamina ganglionaris*);
VI ehk triangulaarne (kolmnurksete rakkude) kiht (*lamina triangularis*);
VII ehk fusiformne (käävjate rakkude) kiht (*lamina fusiformis*).

Mõnelt poolt eristatakse ajukoore põhilisi kihistusi ainult kuus, kusjuures siin loetletud triangulaarset ja fusiformset kihti vaadeldakse vaid kuuenda (sel puhul multiformseks ehk polümorfseks kihiks nimetatava) kihi alakihina. Ajukoore osi, kus esinevad kõik siin loetletud kihid, nimetatakse homöotüü-



Joonis 290. Suuraju koore ehitus. (A d r i a n o v i ja M e r i n g i jargi.)

pilisteks, vastandina heterotüüpilistele ajukoore osadele, kus mõni kiht või kihid puuduvad.

Vahetult aju piaalkesta all asetsev tsonaalkiht on rakuvaene (seepärast on molekulaarkihiks nimetatav), koosnedes peamiselt glioossest süntsüütiumist koos püramiidrakkude dendriitide ning Martinotti rakkude aksonite lõpphargustega ja müeliniseerunud närvikiudude horisontaalsest põimikust. Närvirakkudena esinevad siin horisontaalselt kulgevate jätketega varustatud tähekujulised horisontaal- ehk Cajal-Retziuse rakud ja lühiaksonilised närvirakud.

Tsonaalkiht on loomadel absoluutselt ja suhteliselt paksem inimese omast. Ka on siin esinevad närvirakud loomadel suuremad, kuid väiksemaarvulised inimese vastavatest närvirakkudest.

Välimine granulaarkiht sisaldab tihedalt paiknevaid väikesi (4—10 mikronit) rakulisi elemente. Siinsed rakud on enamikus ümariku või nurgelise kehaga (sõmerrakud), kuid aju teatavates alades sarnanevad nad väikeste püramiidrakkudega. Viimasel juhul on piir teise ja kolmanda kihi vahel ebamäärane. Aksonid suunduvad sisse- ja väljapoole, kuid piirduvad osalt ka endi kihiga.

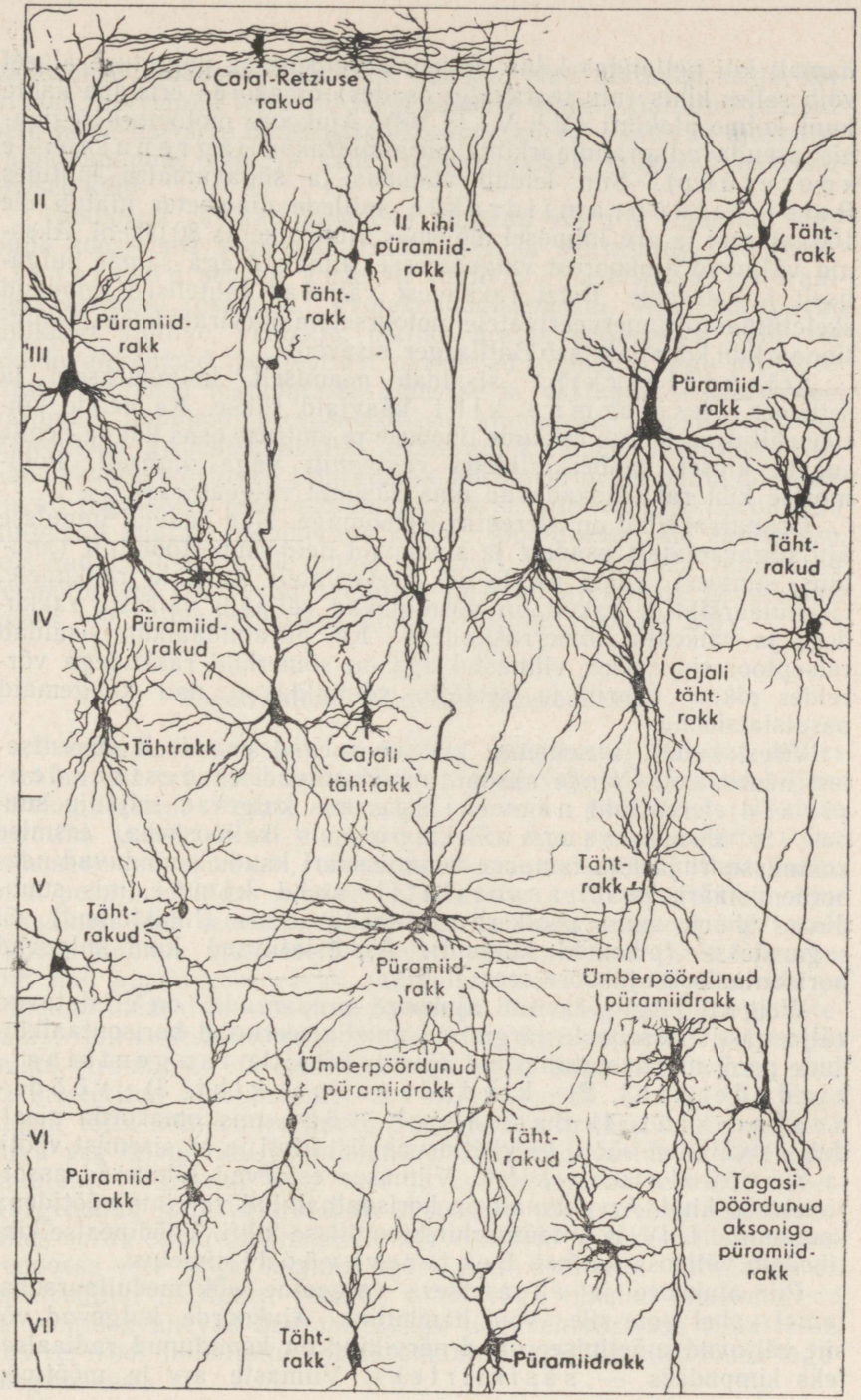
Püramidaalkiht koosneb aju sügavuse suunas kord-korralt suurenevatest (12—45 mikronit) püramiidrakkudest; viimaste suuruse alusel jaotatakse püramidaalkiht veel omakorda kaheks või kolmeks alakihiks (III ^{1}, III ^{2}, III ^{3}). Rakkude tihedus ja samuti nende asetus horisontaalsuunas erineb märgatavalt aju erinevates regioonides. Ühtedes paikades asetsevad nad radiaalsete väätide kujuliselt, teisal enam-vähem difuusselt. Nende akson lahkub ajukoorest valgeainesse, andes oma teel ajukoorde tagasi suunduvaid kollateraale. Peadendriit lõpeb aju välispinnal horisontaalsete harudega.

Püramiidrakkude kõrval sisaldab siinne kiht väikesi tähtrakke ja Martinotti rakke (joonis 291). Püramidaalkiht on välimisest granulaarkihist eraldatud peente horisontaalsete närvikiudude kihiga (Behterevi vöödiga).

Sisemine granulaarkiht sisaldab tihedalt paiknevaid ümarikke või nurgelisi rakke. Selle kihi ilme on aju eri osades väga muutuv: teatavates paikades võib ta hoopis puududa (agranulaarsed alad), teisal aga jaguneda alakihtideks. Märgatavalt muutuv on ka siinsete rakkude suurus. Aksonite kulu osas sarnaneb sisemine granulaarkiht välimisega. Sisemise granulaarkihi kohal asetseb horisontaalsetest kiududest moodustunud välimine Baillarger' vööt.

Ganglionaarkihis paiknevad rakud märgatavalt hõre-

Joonis 291. Neuronite liike koera suuraju koores. (Skolnik-Jarrose järgi.) Vasakpoolsed numbrid tähistavad korteksi kihte.


I
II
III
IV
V
VI
VII
Cajal-Retziuse rakud
II kihi püramiid-rakk
Täht-rakk
Püramiid-rakk
Täht-rakk
Püramiid-rakk
Täht-rakud
Püramiid-rakud
Cajali täht-rakk
Tähtrakk
Cajali tähtrakk
Täht-rakk
Täht-rakud
Püramiid-rakk
Ümberpöördunud püramiidrakk
Ümberpöördunud püramiidrakk
Täht-rakud
Püramiid-rakk
Tagasi-pöördunud aksoniga püramiid-rakk
Täht-rakk
Püramiidrakk

damalt kui neljandas kihis. Rakkude suuruse ja paigutuse alusel võib selles kihis (aju teatavates osades) omakorda eristada kahte kuni kolme alakihti (V^1, V^2 ja V^3). Ajukoore motoorses regioonis asendavad granulaarkihte püramiidrakud (agranulaarne kooretüüp). Siin leidub viiendas ja sügavamates kihtides Betzi hiidpüramiidrakke, millede diameeter ulatub üle 100 mikroni ja arv inimesel mõlemas ajupoolkeras 80 000-ni. Aksonid väljuvad ajukoorest valgeainesse, annavad aga samas hulgaliselt kollateraale. Betzi rakkudest väljuvad tahtelised impulsid skeletilihaseid innerveerivatele motoorsetele närvirakkudele. Ganglionaarkihi kohal asetseb Baillarger' sisevööt.

Triangulaarkiht sisaldab peamiselt kolmnurkseid ja seitsmes, fusiformne kiht käävjaid rakke. Ka nende kihtide ehitus varieerub rakkude tiheduse ja suuruse osas kui ka nende suhete alusel naaberkihtidega regiooniti väga oluliselt. Polümorfse kihi rakud saadavad oma aksonid valgeainesse.

Granulaarkihid on aferentse iseloomuga. Nad saavad impulsse aju sügavamatest osadest ja suunavad neid ümbertöötatult (analüüs, süntees) edasi nende all asetsevatele suurtele rakkudele. Granulaarkihtide rakud on võrreldavad seljaaju väikeste rakkudega ja väikeaju sõmerrakkudega. Ka püramidaalkiht sisaldab retseptoorseid rakke; viimastel aga on sõmerkihi rakkudega võrreldes pikem neuriit ja seetõttu võimaldavad nad kaugemaid assotsiatsioone.

Viies, kuues ja seitsmes kiht koosnevad peamiselt eferentsetest neuronitest. Nende aksonid moodustavad: 1) destsendeerivaid eferentseid närvikimpe, mis kulgevad seljaaju suunas, 2) kommissuraalkimpe, mis kallooskeha, eesmise kommissuuri ja hipokampuse kommissuuri kaudu suunduvad naaberhemisfääri, ja 3) assotsiatiivseid kimpe, mis suunduvad ühe ja sama poolkera naaberkäärudesse (lühikimbud) või sagaratesse (pikemad kimbud). Assotsiatiivsed kiud kulgevad horisontaalselt ajukoore sees.

Weigerti järgi värvitud ajukoore preparaadis on eristatavad väljastpoolt sissepoole järgmised müeliniseerunud horisontaalkiudude poolt moodustatud kihid (joonis 289): 1) tangentsiaalkiudude kiht, 2) kiududevaene kiht, 3) vöödipealne kiht, 4) Baillarger' vööt, mis omakorda sisaldab a) välimist vööti, b) võötidevahelist kihti ja c) sisemist vööti, ja 5) vöödialune kiht. Viimases esinevad lühikesed assotsiatiivsed kiud. Arvukamalt on horisontaalkiud valkjate võötidena koondunud I, IV ja V tsütoarhitektoonilisse kihti. Vöödipealse kihi tihedam välisosa kannab Behterevi vöödi nimetust.

Piir ajukoore ja all asetseva valgeaine ehk medullaarsubstantsi vahel pole sile, vaid hambuline. Ajukoorde kulgevad või siit väljuvad müeliniseerunud närvikiud on koondunud radiaalseteks kimpudeks — säsikiirteks. Viimaste arv ja mõõtmed

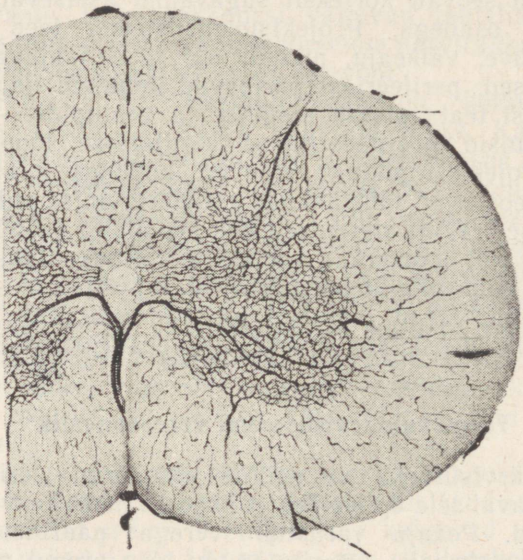
vähenevad ajukoore välispinna suunas. Nad ulatuvad välja kolmanda, harvemini teise või isegi esimese kihini. Mainitud radiaalsete ja perifeersete tangentsiaalkiudude kõrval esinevad ajukoores radiaalkimpude peal ja vahel horisontaalselt kulgevad assotsiatiivsed kiud.

Ajukoorest radiaalkimpudena algavad või siia mainitud kimpude koosseisus sisenevad (motoorsed ja sensiiblid) projektsioonikiud seovad korteksit sügavamal asetsevate tsentraalnärvisüsteemi osadega. Projektsioonisüsteemi teed ühendavad ajukoort ajutüve, väikeaju, pikliku aju ja seljaajuga. Selle tee kaudu aferentsed, perifeeriast pärinevad impulsid nagu projitseeritakse korteksi teatavatesse aladesse ja vastupidi — ajukoorest väljuvad impulsid projitseeritakse kindlatesse lõpporganitesse. Eferentsed projektsioonikiud esinevad kõikides analüsaatorites; nende kaudu teostuvad tähtrakkude aktiviseerumise puhul orienteeruvad liigutused. Kõik aferentsed ehk sensiiblid projektsioonikiud kulgevad suuraju poolkerade koorde jõudmiseks läbi taalamuse, kus nad uuele neuronile ümber lülituvad. Foto- ja fono- (kuulmis-) retseptoritest pärinevad impulsid jõuavad ajukoorde genikulaatkehas või nelikküngastikus ümber lülitudes (joonis 284).

Tsentraalnärvisüsteemi veresoonestik

Tsentraalnärvisüsteem on selline ektodermi derivaat, milles (vastandina tavalisele epiteelile) rakkude vahele kasvavad hiljem verekapillaarid. Peaaju varustub verega paariliste (sisemise karotiid- ja vertebraal-) arterite kaudu. Aju pinnal arterid anastomoseeruvad tihedasti, võimaldades sel teel vere ühtlast jaotumist peaaju kõikides osades ja vererõhu tasakaalustumist. Ajusubstantsi sees seevastu on veresoonte anastomoose märgatavalt vähem. Enamik ajusiseseid artereid on funktsionaalselt lõpparterid; nad anastomoseeruvad suuremalt osalt vaid kapillaaride ja vähemal määral ka arterioolide kaudu. Neist aga ei piisa kollateraalse tsirkulatsiooni jaoks, mispärast teatava arteri sulgumise puhul (tromboosi või emboolia tagajärjel) tema poolt varem vaskulariseeritud ajusubstantsi ala nekrotiseerub. Peaaju on jäiga kapsli tõttu komprimeerimatu. Seetõttu on siin tsirkuleeriv verehulk kogu aeg enam-vähem konstantne. Teatavad vastastikused mahu muutused toimuvad vaid vere ja tserebrospinaalvedeliku vahel. Kõrgenenud rõhk arteriaalses süsteemis või tserebrospinaalvedelikus surub õhukeseseinalistele ajuveenidele ja tõkestab sel puhul venoosse vere väljavoolamist ajust. Selle osaliseks vältimiseks on tsentraalnärvisüsteemi veenide vahel väga tihedad anastomoosid ja veenid avanevad duurasisestesse jäigaseinalistesse siinustesse, kus verevool on kaitstud intrakraniaalse vererõhu kiire tõusu tagajärgede eest.

Tsentraalnärvisüsteemi kapillaaristiku areng on täiskasvanul tihedas seoses vastava ala ainevahetuse (hapniku kasutamise) tasemega. Et närvitalitlusega seotud oksüdatsioon toimub mitte niivõrd närvirakkudes endis, kui dendriitides ja sünaptilistes struktuurides, siis sõltub ka tsentraalnärvisüsteemi vaskulariseeritus pigemini sünaptiliste seoste kui närvirakkude arvust ja tihedusest. Nii on ajukoore kapillaaristik palju tihedam kui näiteks trigeemi-



Joonis 292. Verekapillaaride tihedus seljaaju valges ja hallis substantsis.

nusnärvi sensiiblis ganglionis, sest et viimases sünapse olulisel määral ei esine. Sensiiblite ja korrelatsioonituumadega võrreldes leidub kapillaare veelgi vähem motoorsetes hallaine tuumades. Üldse võib aga hallaines verekapillaaride võrk olla niivõrd tihe, et ta iseseisva võrgustiku moodustab isegi üksiku närviraku ümber. Hoopis hõre on seevastu verekapillaaristik valges närvisubstantsis (joonis 292).

Kõrge ainevahetuse tõttu talub ajukoor kõrgematel loomadel verevarustuse katkemist ülimalt 10—15 (inimesel 5—6) minuti jooksul. Kui näiteks südametalitluse katkemise kestus ületab mainitud aja, siis pole elu taastamine enam võimalik. Märgatavalt pikemat aega taluvad verevoolu seiskumist ajutüve, eriti seljaaju tsentrumid (viimased kuni ühe tunnini). Vähem tundlikud on samuti vegetatiivsed ganglionid. Neurogliia aga ei kahjustu ajutise aneemia puhul üldse mitte.

Inimese ja loomade ajukoore mikromorfoloogilised erinevused

Fülogeneetilise arengu kestel suureneb ajukoore rakuline koefitsient, s. o. närvirakkude maht rakkudevahelise aine (gliia+veresooned) suhtes väheneb, olles küülikul 1 : 20, lambal 1 : 35, hobusel 1 : 45 ja inimesel 1 : 65 (Haug, 1953). Sama näitab ka ühe ganglioniraku kohta tulev gliiarakkude arv, mis ajukoore II kihis on seal 0,87, veisel 0,76, hobusel 0,80 ja inimesel 1,24. Kuuendas ajukoore kihis on vastavad arvud 1,50, 1,58, 1,58 ja 1,83 (Friede, 1954). Ajukoore rakuline koefitsient on suhteliselt kõrgem II, IV ja VI kihis ning väike III ja V kihis. Närvirakkude absoluutne arv ajukoores aga samal ajal fülogeneetilise arengu kestel kasvab.

Morfoloogiliselt on inimese ja loomade retseptoorsed elemendid ning tsentraalnärvisüsteemi närvirakud, mis erutust vastu võtavad, sarnased. See kehtib ka ajukoore II ja IV kihi kohta, mis sisaldavad eeskätt lühiaksonilisi närvirakke. Viimastel lõpevad peamiselt taalamusest tulevad aferentsed närvikiud. Beritovi (1957) oletuse järgi on aistingute, taju ja kujutluste teke ajukoores seotud just nende elementidega. Sellega seletub ka tähtrakkude tiheduse kasv ajukoore III ja IV kihis paralleelselt ajukoore fülogeneetilise arenguga (küülik<koer<ahv<inimene). Inimese ajukoore IV kihis moodustavad tähtrakud siinsete rakkude koguarvust umbes poole. Mainitud teadlase väite järgi on lühiaksoniliste tähtrakkude arv peamiseks erinevuse tunnuseks inimese ja loomade ajukoore vahel. Tähtrakkude olulisust aistingute ja taju tekkes näitab kaudselt ka asjaolu, et nad peaaegu puuduvad motoorse analüsaatori (pretsentraalse kääru) piirkonna IV kihis, samal ajal aga väga rikkalikult esinevad nägemisanalüsaatori II, III ja IV kihis.

Paralleelselt tähtrakkude arvu kasvuga suureneb nende liigiline mitmekesisus. Nii leidub küülikul püramidaalkihis vaid 2 tähtrakkude liiki, lambal on neid 4 liiki, inimesel aga kirjeldatakse mainitud kihis kuni 6 tähtrakkude erinevat liiki (Haug, 1953).

Kooreväljad (*areae*)

Närvirakkude kihtide regionaalseid erinevusi (rakkude kuju ja suurus, nende paigutuse tihedus, rakkude rühmitumine kihtideks või radiaalseteks koondisteks, üksikute kihtide piiri iseloom jne.) uurib ajukoore tsütoarhitektoonika ja närvikiudude kihistunud paigutust müeloarhitektoonika (joonis 289). Arhitektooniliste tunnuste alusel eristatakse ajukoores ulatuslikumaid aladeks ehk regioonideks nimetatavaid ja vähem ulatuslikke jaotusi. Kiievi histoloogi Betzi poolt möödunud sajandi teisel poolel algatatud ajukoore tsütoarhitektoonilist uurimist on kõige ulatuslikumalt teostatud inimese puhul. Selliste (eriti Mosk-

vas asuva NSV Liidu Meditsiiniteaduste Akadeemia Peaaju Instituudi) uurimiste põhjal eristatakse inimese ajukoores üle 50 *kooreväljakoos* alaväljadega ja üleminekualadega. Vähema ulatusega võrdlevad uurimised näitavad, et tsütoarhitektoonilisel alusel eristatavad kooreväljad esinevad ka loomadel, kuid nende lähem iseloom, eriti põllumajandusloomade osas, on veel selgitamata. Väljade piirid on enamikus võrdlemisi teravad ja nende ulatus on liigisiseselt püsivam aju poolkerade välispinna reljeefist.

Üksikute regioonide ja väljade piirid kulgevad tavaliselt mööda vagude põhju. Siin on ka väljade piirid selgemad. Vabal pinnal lähevad väljad üle enamasti siirdealade kaudu. Ka on vagude külgedel ja vabal serval väljade ehitus mõnevõrra erinev. Vao külgedel ja põhjas on koor õhem, eriti sügavamate (V ja VI) kihtide arvel; samas asetsevad rakud tihedamalt ja VI kiht on selgemini eristatav.

Suurem on sarnasus nendel väljadel, mis kuuluvad ühe ja sama analüsaatorituuma (koore ala) piirkonda. Palju ühist on aga ka (koera) nägemis-, kuulmis-, naha- ja liigutusanalüsaatorite tuumatsoonide ehituses. Üldiselt aga on erinevate analüsaatorite tuumad (koore alad) oma tsütoarhitektoonika poolest erisugused. Iga analüsaatori tuumas on ala, mille V kihis leiduvad väga suured püramiidrakud, milline asjaolu näitab, et igal analüsaatoril on oma eferentne süsteem. Koera nägemisanalüsaatori väljadele on kõige karakteersemaks tunnuseks suhteliselt kitsas, kuid selgesti eristatav IV kiht, mis sisaldab rikkalikult väikesi koorerakke (joonis 290). Kuulmisanalüsaatorit iseloomustab paks koor, mida kogu sügavuses läbib selge radiaalne vöödilisus (*Adrianov* ja *Mering*, 1959).

Suuraju koore talitlus

Suuraju on tema poolkerade koore näol akad. I. P. *Pavlovi* väite järgi «kogu organismi talitluse korraldajaks ja jagajaks... ta hoiab juhtimise all kõik nähtused, mis kehas toimuvad». Ükskõik milline organismis toimuv protsess (alates ainevahetusega ja lõpetades kõige keerukamate psüühilise talitluse 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 loom kaotab võime midagi uut õppida ja varem õpitu kaob jäädavalt.

Koer, kellel suuraju koor on operatiivselt eemaldatud, muutub täielikuks invaliidiks. Ta ei suuda diferentseerida 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 ületada teel asetsevaid tõkkeid, ei suuda iseseisvalt toitu leida (ka siis mitte, kui see on asetatud tema vahetusse lähedusse). Suuraju kooreta loom säilitab üksnes tingetud refleksid ja needki kohmakatena.

Suuraju koor on psüühiliste protsesside asukohaks. Mainitud protsesse peeti varemalt erilaadseiks, füsioloogiliste meetoditega mittejälgitavateks ja füsioloogilistele seaduspärasustele mittealluvaiks. Vene füsioloogia isa I. M. Setšenov suutis esimesena (peamiselt teoreetiliste kaalutluste põhjal) mõõdunud sajandi keskel psühholoogilisi protsesse iseloomustada reflektoorsetena. Lõplikult kinnitasid seda seisukohta I. P. Pavlovi ja tema kaastöötajate uurimised.

I. P. Pavlov tõestas, et ajukoore ja psüühilise talitluse suhtes kehtivad samad printsiibid, mis organismi kõikide teistegi funktsioonide suhtes, s. o. 1) determinismi ehk kausaalsuse printsiip (iga organismis toimuv protsess kulgeb mingi tõuke, põhjuse ehk ärrituse tagajärjel), 2) dünaamilisuse ehk muutlikkuse 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 ja seljaaju teiste osadega ning mis säilib ka pärast ajukoore kõrvaldamist.

Ajukoore talitlus avaldub ärrituste eristamise ehk analüüsimise võimes ja võimes saadud erutusi uuesti siduda niihästi isekeskis kui ka organismi mitmesuguste talitlustega. Suuraju koor on erilaadsete, looma käitumise omapärasust määravate tingeliste, omandatud ehk kortikaalsete reflekside organ. Tema vahendusel kujunevad organismi käitumist ja talitlust mõjutavaks igasugused välisärritused, kui need vaid kaasasündinud reflekse põhjustavate ärritustega korduvalt seostuvad (ajaliselt kokku langevad). Seejuures kujuneb tavaliselt indiferentne (mõjutu) välisärritus signaaliks ehk tingeliseks ärritiks ainult ajutiselt, senikaua kui ta osutub vajalikuks, s. o. senikaua kui ta osutab tõeliselt saabuvale (tingetule) ärritusele. Juhul, kui signaal jääb kaasasündinud ärrituse poolt korduvalt kinnitamata, muutub ta uuesti mõjutuks.

Tingelised refleksid osutuvad kõrgemateks kohanemisreaktsioonideks. Nende kaudu suudab loom end kaitseks või pealetungiks ette valmistada juba siis, kui vaenlane või saak on veel kaugel. Kuid tingeliste reflekside kaudu ei muutu 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 ning kohandab seda detailides ja alaliselt keskkonna muutuvate tingimustega.

AJUKESTAD (*MENINGES*)

Selja- ja peaaju on väljastpoolt kaetud kolme kestaga, mis on üksteisest eraldatud tserebrospinaalvedelikuga täidetud ruumiga. Väljaspool paikneb aju kõvakest (*dura mater*), vahepeal arahnoidea ehk ämblikuvõrkkest (*arachnoidea*) ja seespool piaal- ehk õrnkest (*pia mater*). Arahnoidea ja piia moodustavad koos aju pehmekesta (*leptomeninx*).

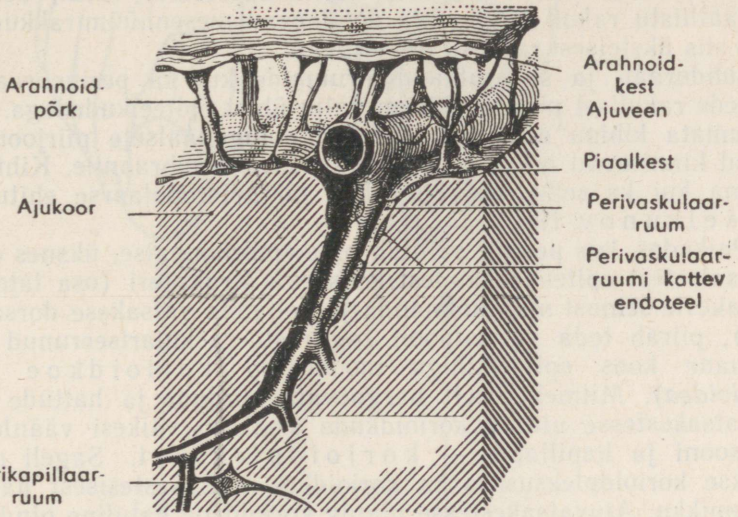
Aju kõvakest, mis peaaju kohal eraldumatult on liitunud koljuluu seespoolse periostiga ja mida seljaaju kohal lülidest eraldab rasvkude ja veenipõimikuid ning lümfiruume sisaldav (kohevakiulise sidekoega täidetud) epiduraalõõs (*cavum epidurale*), koosneb (väheseid veresooni ja närve sisaldavast) kollageenkiulisest sidekoest ja ta vaba pind on kaetud lamedate rakkude ainsa kihiga. Kõvakesta eraldab arahnoideast minimaalset hulka (väheseid tilku) lümfitaolist vedelikku sisaldav subduraalruum (*cavum subdurale*). Kõvakesta ülesandeks on aju mehaaniline kaitse ja kaasaaitamine ajusisese rõhu säilitamisele. Arahnoideaga seostub ta närvijuurte ning veresoonte kaudu ja seljaaju kohal lisaks sellele närvijuurte vahekohal asetsevate hammassidemete (*ligamenta denticulata*) abil.

Arahnoidea on rasviku transparentset osa meenutav õrn sidekoeline kest, mille mõlematel pindadel on endoteelitaoline kate ja mis piiaga seostub hulgaliste subarahnoidaalõõnt (*cavum subarachnoidale*) läbivate põrkade varal (joonis 293). Tema kõvakestapoolne pind on sile. Arahnoidkest katab ajuõõsi ja vagusid neisse laskumata. Vastavalt sellele on subarahnoidaalruum, mis seostub ajusiseste õõntega (ajuvatsakestega ja seljaaju tsentraalkanaliga) neljanda ajuvatsakese piirkonnas paaritu Magendie' ja kahe lateraalse Luschka mulgu kaudu, sügav ajuvagudes ja fissuurides ning madal või puudub hoopis ajukäärude kohal. Üksikutes paikades peaaju kohal esinevad subarahnoidaalõõne tsisternideks nimetatavad laiendid (*cisterna chiasmatis, c. interpeduncularis, c. pontis* jt.). Suurim neist asetseb tserebellomedullaar- ehk suure tsisternina (*cisterna magna*) väikeaju taga (pikliku aju kohal); siit hangitakse tserebrospinaalvedelikku oktsipitaalpunktsiooni teel.

Ämblikuvõrkkest sisaldab vähe närvikiude ja veresooned läbivad teda hargnemata. Toitub arahnoidea tserebrospinaalvedeliku kaudu.

Inimesel esinevad arahnoidea pinnal kõvakestasse või selles

asetsevatesse venoossiinustesse ulatuvad õõnsad (subarahnoidaalruumiga kommunitseeruvad) soontevabad sõmerad — arahnoidaalhatud (*villi arachnoidales*) ehk Pacchioni granulatsioonid. Rikkalikumalt esineb neid transversaal- ja sagitaalsiinuse kohal. Koduloomadel (veis, lammas, siga, koer, kass) ja lindudel (kana) nad puuduvad (Kolesnikov, 1941).



Joonis 293. Ajusiseste perivaskulaarsete ruumide seos subarahnoidaalruumiga.

Arahnoidaalhatte ehk -sõmeraid peetakse moodustisteks, mille kaudu osa tserebrospinaalvedelikku tagasi imbub (venoossesse) verre. Subduraalruumi süstitud värvilahused satuvad verre juba umbes poole minuti jooksul, lümfisoonestikku aga alles poole tunni pärast.

Aju piaalkest, peamine ajusse suunduvate veresoonte kandja, moodustub ajuga tihedasti seostuvast kollageenkiulisest sidekoest, milles seljaaju kohal on eristatavad väljaspoolne longitudinaalne ja seespoolne tsirkulaarne kiht. Rakulistest elementidest leidub siin (nagu arahnoideaski) fibroblaste, histiotsüüte, üksikuid nuumrakke ja lümfotsüüte; samuti leidub piias (eriti pikliku aju ventraalsel pinnal) melanofoore (pigmendirakke). Piia vabal pinnal on endoteelitaoline kate.

Koos veresoontega tungib piia ka ajusubstantsi, ümbritsedes siin veresooni ja nn. piaaltupena perivaskulaarseid ruume (joonis 293).

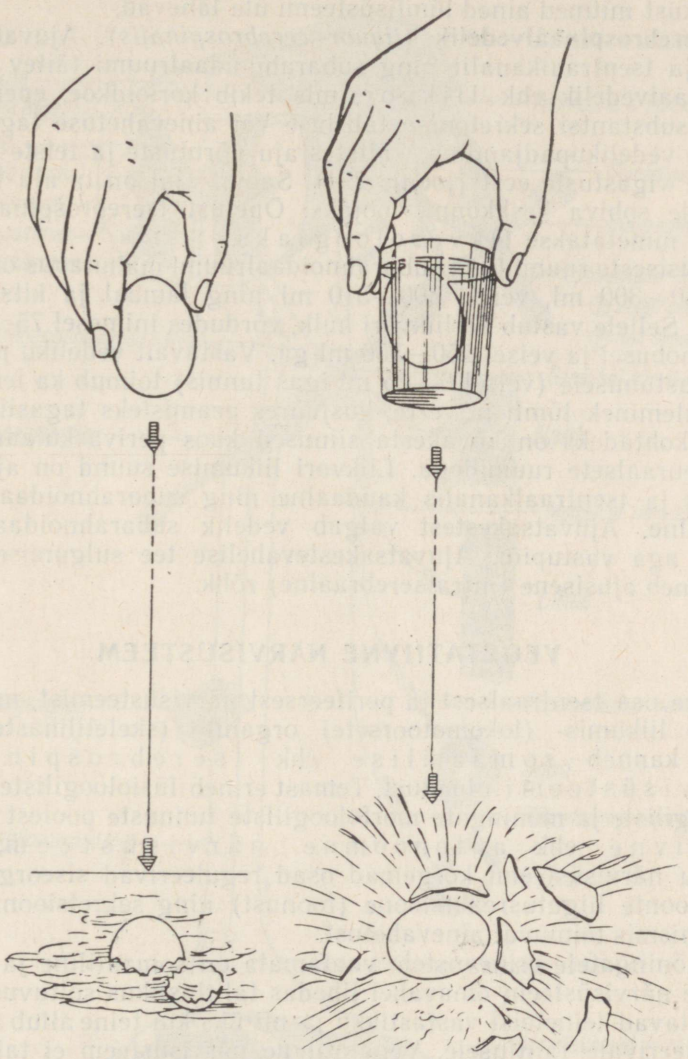
Piaal- ja arahnoidaalkest on mõningatel andmetel arenenud

neuraalliistust ja seega võrreldavad Schwanni rakkudega närvides. Kui larvaalses amfiibis, amblüostoomis, tserebraalhemisfääri tükike ilma neuraalliistuta teise kehaossa transplanteerida, siis diferentseerub transplantaat leptomeeninksit moodustamata. Leptomeeninks aga areneb siis, kui transplanteerida keskaju koos neuraalliistuga. Üldiselt on neuraalliistu rakkude saatust raske jälgida tavaliste embrüonaalsete uurimismeetodite varal, sest et neuraalliistu rakud väga vara segunevad mesenhüümirakkudega, olles siis üksteisest raskesti eristatavad.

Subduraal- ja subarahnoidaalruumide kui ka perineuraalsete tuppede rakulisel pinnakattel on palju ühist epiteelkudedega. Katkestumata kihina esinevad lamedad polügonaalsete piirjoontega rakud kinnituvad nõrgalt arenenud basaalmembraanile. Kiht tervikuna kui ka selle üksikud rakud on heteropolaarse ehitusega (Štšelkunov, 1957).

Paikades, kus peaaju säilitab oma embrüonaalse, üksnes ependümaalsetest epiteelirakkudest koosneva struktuuri (osa lateraalvatsakeste seinast ning kolmanda ja neljanda vatsakese dorsaalne sein), piirab teda väljastpoolt tugevasti vaskulariseerunud piia. Viimane koos epiteelkihiga moodustab korioidkoe (*tela chorioidea*). Mitmekordselt hargnevate kurdude ja hattude näol ajuvatsakestesse ulatuv korioidkude sisaldab väikesi väänlevaid veresooni ja kapillaare — korioidpleksust. Sageli nimetatakse korioidpleksuseks ka korioidkoe vatsakestesisest hattude kogumikku. Ajuvatsakestesse ulatuv korioidkoe hatuline pind võrdub inimesel umbes 200 cm^2-ga ja kassil 16 cm^2-ga. Korioidkoe epiteel koosneb ainsas kihis paiknevatest, lipoide ja glükogeeni sisaldavatest rakkudest, mis täiskasvanutel on isoprismalise (vatsakeste muust epiteelist erineva) kujuga. Nende vaba pind on kaetud mikrohattudest koosneva äärisega. Vastandina teistele piia ja arahnoidea osadele deponeerivad siinsed epiteelirakud ja kapillaaridevahelises sidekoes leiduvad histiotsüüdid rikkalikult vitaalvärve (trüpaansinist jm.).

Korioidkude on tserebrospinaalvedeliku moodustajaks. Vedeliku vahetus (moodustumine) toimub siin ligikaudu samasuguse intensiivsusega nagu uriini moodustumine neeru tuubulite võrdsel pinnal. Korioidpleksuse kapillaarid lasevad oma seinte kaudu välja vett, elektrolüüte ja teisi väikesi molekule, kuid peavad kinni vere valke, mistõttu tserebrospinaalvedelik sisaldab valke vaid jälgedena. Kuigi lümfisooned tsentraalnärvisüsteemis ja ajukestades puuduvad, esinevad organismis siiski teatavad paigad, kus tserebrospinaalvedelik võib ajukestadevahelistest ruumidest lümfikapillaaridesse üle minna. Sellisteks paikadeks on ninaõõs ja seljaaju närvide sensiiblid juured. Esimeses paigas pääseb tserebrospinaalvedelik ninaõõne proopriasse ja siit haistmisnärvi arahnoidtupe kaudu lümfisoonestikku ning seljaajus lõpeb subarahnoidaal-



Joonis 294. K. E. Tsiolkovski poolt 1891. a. kirjeldatud katse, mille põhjal vastu kõva eset kukkuv muna puruneb (vasakul), kuid võrdse erikaaluga vedelikus suspenseeruv muna jääb kukkudes terveks.

Vedelikümbrise varal leiavad kaitset mehaaniliste insultide vastu organismis eeskätt loode ja kesknärvisüsteem.

ruum spinaalnärvide dorsaalseid juuri ümberhaaravate sopiste näol, kust mitmed ained lümfisüsteemi üle lähevad.

Tserebrospinaalvedelik (*liquor cerebrospinalis*). Ajuvatsakesi, seljaaju tsentraalkanalit ning subarahnoidaalruumi täitev tserebrospinaalvedelik ehk liikvor, mis tekib korioidkoe, ependüümi ja ajusubstantsi sekretoorse talitluse või ainevahetuse tagajärjel, toimib vedelikupadjandina, kaitstes aju põrutuste ja teiste mehaaniliste vigastuste eest (joonis 294). Samal ajal on ta aju toitjaks ja talle sobiva keskkonna loojaks. Õpetust tserebrospinaalvedelikust nimetatakse liikvoroloogiaks.

Ajusiseste ruumide ja subarahnoidaalruumi mahutavus on hobusel 250—300 ml, veisel 300—310 ml ning lambal ja kitsel 60—80 ml. Sellele vastab ka liikvori hulk, võrdudes inimesel 75—200 ml ning hobusel ja veisel 250—350 ml-ga. Vastavalt vedeliku pidevale moodustumisele (veisel 6—25 ml igas tunnis) toimub ka tema alatine üleminek lümfi ja verre, kusjuures peamisteks tagasiimendumise kohtadeks on kõvakesta siinused koos perivaskulaarsete ja perineuraalsete ruumidega. Liikvori liikumise suund on ajuvatsakestes ja tsentraalkanalis kaudaalne ning subarahnoidaalruumis nasaalne. Ajuvatsakestest valgub vedelik subarahnoidaalruumi, mitte aga vastupidi. Ajuvatsakestevahelise tee sulgumise korral suureneb ajusisene (intratserebraalne) rõhk.

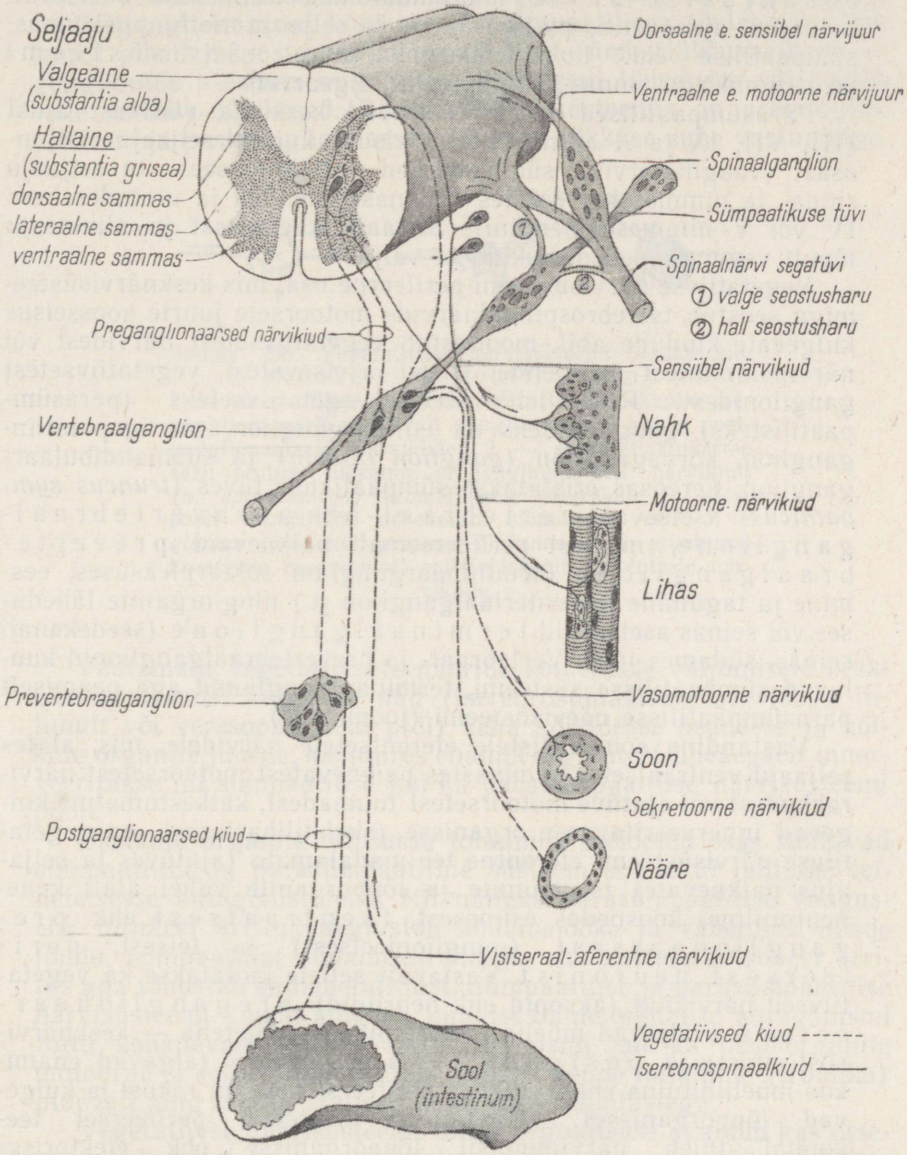
VEGETATIIVNE NÄRVISÜSTEEM

See osa tsentraalsest ja perifeersest närvisüsteemist, mis reguleerib liikumis- (lokomotoorsete) organite (skeletilihaste) talitlust, kannab somaatilise ehk tserebrospinaalse närvisüsteemi nimetust. Temast erineb füsioloogiliste, farmakoloogiliste ja mõningate morfoloogiliste tunnuste poolest vegetatiivne ehk autonoomne närvisüsteem, mille kaudu närvisüsteemi kõrgemad osad reguleerivad siseorganite ja veresoonte liigutusreaktsioone (toonust) ning sekretsiooni kui ka organismis toimuvat ainevahetust.

Mõningatele erinevustele vaatamata on somaatiline ja vegetatiivne närvisüsteem omavahel tihedas talitluslikus sõltuvuses; nad mõjutavad teineteist vastastikku ja nii üks kui teine allub ajukoore reguleerivale talitlusele. Vegetatiivne närvisüsteem ei talitle iseseisvalt.

Vegetatiivses närvisüsteemis eristatakse mõningate funktsionaalsete ja anatoomiliste tunnuste põhjal sümpaatilist ja parasümpaatilist süsteemi, kusjuures kumbki neist omakorda koosneb tsentraalsest ja perifeersest osast.

Nii sümpaatilisel kui ka parasümpaatilisel süsteemil on ühised kõrgemad tsentrumid ajukoores, juttkehas ja hüpotaalamuses, kuid samade süsteemide madalamad (ajutüves ja seljaajus paiknevad)



Joonis 295. Närvisüsteemi vegetatiivse osa skeem. (A. I. Akajevski järgi, muudetult.)
Parasümpaatilised kiud on näidatud pidevate ja sümpaatilised kiud katkendjoonte näol.

tsentrumid asetsevad üksteisest lahus. Parasümpaatilise ehk bulbosakraalse süsteemi madalamad tsentrumid asetsevad keskajus, ajusäärtes, piklikus ajus ja seljaaju ristluupiirkonnas, sümpaatilise ehk torakolumbaalse närvisüsteemi tsentrumid aga rinna- ja nimmeaju külgsarvedes.

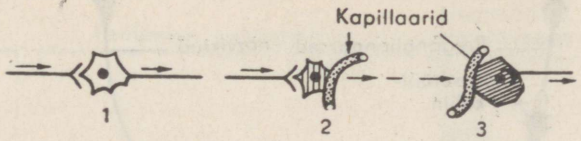
Parasümpaatilised närvid väljuvad kesk- ja piklikust ajust (III, VII, IX ja X ajunärvi koosseisus) kui ka seljaaju ristluuosast (vaagnanärvis), sümpaatilised närvikiud seevastu seljaaju rinna- ja nimmeosast (alates I rinnasegmendist ja ulatudes kuni IV või V nimmesegmendini). Seljaaju kaelaosast ja nimmeaju lõpult vegetatiivsed närvikiud ei välju.

Vegetatiivse närvisüsteemi perifeerne osa, mis kesknärvisüsteemiga seostub tserebrospinaalnärvide motoorsete juurte koosseisus kulgevate kiudude abil, moodustub vegetatiivsetest närvidest või närvipõimikutest ja nende teedel asetsevatest vegetatiivsetest ganglionidest. Peas leiduvateks vegetatiivseteks (parasümpaatilisteks) ganglionideks on tsiliaarganglion, pterügopalatiinganglion, kõrvaganglion (*ganglion oticum*) ja submandibulaarganglion; kereosas eristatakse sümpaatikuse tüves (*truncus sympathicus*) asetsevaid vertebraal- ehk paravertebraalganglione, nendest perifeersemalt paiknevaid prevertebraalganglione (semilunaarganglion solaarpleksuses, eesmine ja tagumine mesenteriaalganglion jt.) ning organite läheduses või seinas asetsevaid terminaalganglion'e (seedekanali seinas, südames jm.). Vertebraal- ja prevertebraalganglionid kuuluvad sümpaatilisse süsteemi, terminaalganglionid aga peamiselt parasümpaatilisse närvisüsteemi (joonis 295).

Vastandina somaatilistele eferentsetele närvidele, mis, alates seljaaju ventraalsetes sammastes paiknevatest motoorsetest närvirakkudest või ajutüve motoorsetest tuumadest, katkestumatult kulgevad innerveeritavasse organisse (skeletilihastesse), 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 (aksonid ehk neuriidid) preganglionaarseteks (väljuvad müeliniseerunuina — valgetena — 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. Erandi moodustab siin vaid suprarenaalnäärmete säsi, millesse sümpaatilised kiud kulgevad seljaajust otseselt ja milles perifeersed neuronid on asendunud adrenaliini valmistavate kromafiinsete rakkudega. Närviimpulsi edasipääsemist mainitud ümberlülituspaigas on võimalik

kunstlikult tõkestada (erutusjuhtevõimet blokeerida) nikotiini jt. toimel (nikotiinilahuse süstimisega vastava ganglioni piirkonda).

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.



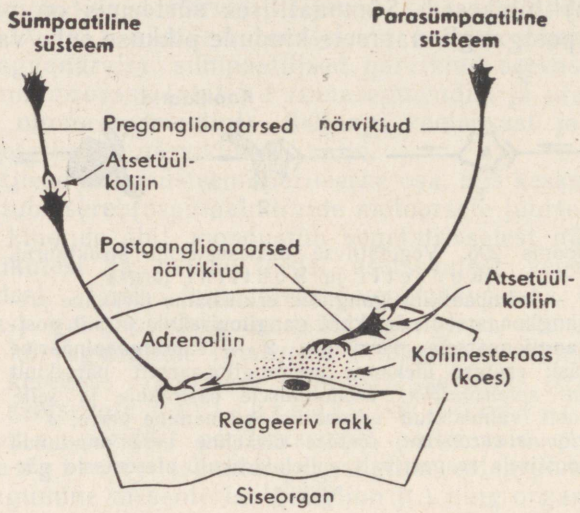
Joonis 296. Vegetatiivse närvisüsteemi struktuurid. (Konzetti ja Rohtlini järgi.)
1 — sümpaatiline ganglion: erutustaine ülekanne preganglionaarselt närvikiult ganglionirakule ja siit postganglionaarsele närvikiule; *2* — suprarenaalnäärme säsi: erutuse ülekanne preganglionaarselt närvikiult (*n. splanchnicus*) kromafiinsele säsirakule ja selle poolt valmistatud adrenaliini suunamine verre; *3* — *glomus caroticum*: erutuse ülekanne vere muutunud koostisele reageerivalt epiteloidrakult aferentsele närvikiule.

Vaatamata vegetatiivsete närvide koldelisele väljumisele kesknärvisüsteemist kulgevad nad (tserebrospinaalsete närvidega liitunult või veresoonte teid pidi) keha kõikidesse osadesse ja kõikide organite juurde, kusjuures enamik organitest üheaegselt innerveeritakse nii sümpaatilise kui ka parasümpaatilise närvisüsteemi poolt.

Üksikute organite talitlusse toimimise iseloomu osas suhtuvad sümpaatiline ja parasümpaatiline süsteem enamikul juhtudel teineteisesse antagonistidena. Nii näiteks parasümpaatilise vaagusehk uitnärvi ärritus aeglustab südamelööke ja vähendab nende jõudu, sümpaatilise südamekiirendaja- ehk aktselerantsnärvi ärritus aga tõhustab südametalitlust. Sümpaatilise ja parasümpaatilise närvisüsteemi kaudu kulgeva impulsi toime suhtelise antagonismi tõttu kohanevad niihästi kogu organismi kui ka üksikorganite motoorne ja sekretoorne talitlus, samuti nende toitumine (troofika) pidevalt ning täpselt alaliselt muutuvate vajadustega.

Vegetatiivse närvisüsteemi toime organitesse avaldub kas otseselt või kaudsel teel: verevarustuse muutumise näol või endokriinorganite sekretsiooniproduktide (hormoonide) vahendusel. Sümpaatilise närvisüsteemi ärritus haarab seejuures organismi enamvähem tervikuna, parasümpaatilise süsteemi kaudu kulgeval erutusel seevastu on piiratud ulatusega adressaat.

Erutuse ülekandumisel efektorisse tekib sümpaatiliste närvikiudude lõpmetes adrenaliinitaoline aine sümpatiin ja parasümpaatiliste kiudude lõpmetes atsetüülkoliin. Need ained kannavad füsioloogias mediaatorite nimetust (joonised 297 ja 298).

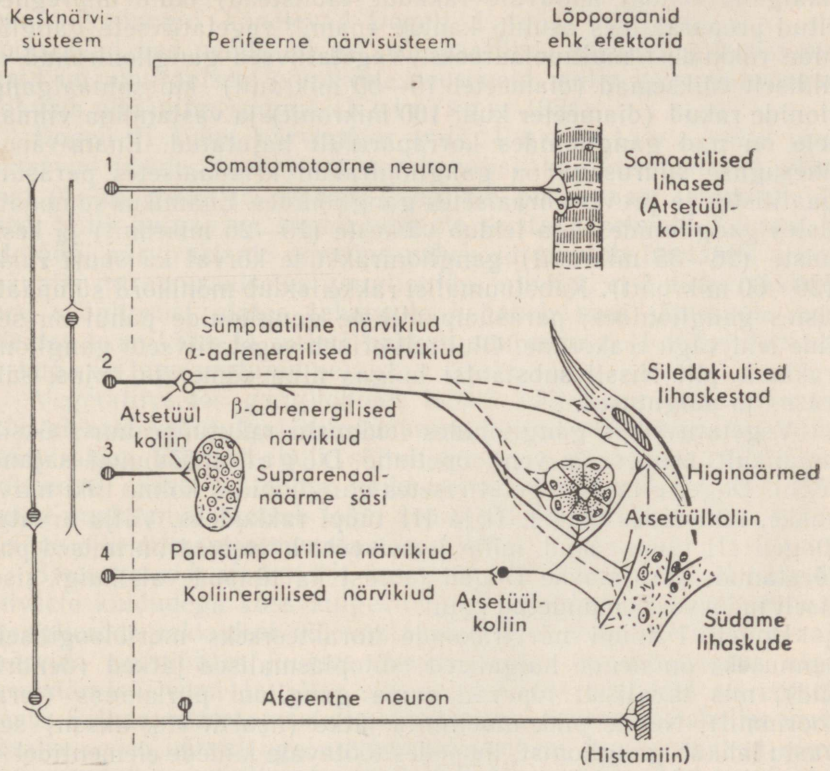


Joonis 297. Vegetatiivsete närvikiudude interneuronaalsetes ja perifeersetes sünapsides vabanevad ained. (Myersoni järgi.)

Vegetatiivsel ja somaatilisel närvisüsteemil on ühine aferentne lüli, mis nähtub muu hulgas sellest, et niihästi üks kui teine võib talitluslikku seisundisse üle minna ühe ja sama ärrituse toimel. Lisaks ühisele aferentsele teele (mis tserebrospinaalnärvide dorsaalsete — sensiiblite — juurte kaudu suundub kesknärvisüsteemi) on vegetatiivsel närvisüsteemil aga veel «isiklik» aferentne süsteem, mis võimaldab (vegetatiivsetel) refleksidel kulgeda ka väljaspool pea- ja seljaaju, üksnes vegetatiivse põimiku piirkonnas, nn. horisontaalses suunas.

Tsentraalnärvisüsteemis ei ole arvatavasti puhtaid vegetatiivseid või somaatilisi tsentrumeid. Nad katavad üksteist ulatuslikult. Somaatilisi reaktsioone saadavad alati vistseraalsed refleksid ja vastupidi. Madalamate vegetatiivsete tsentrumite varal toimuvad mitmed vegetatiivsed refleksid (higistamine, vererõhu muutumine jm.) isegi spinaalloomal. Nagu tähendatud, esineb vegetatiivne närvisüsteem hargnenuna ja mitmeastmeliste tsentrumite näol ka peaajus, kusjuures kõrgematasemelised reguleerivad vegetatiivsed tsentrumid paiknevad eeskätt hüpotaalamuses ja ajukoores. Hüpo-

taalamus on kogu vegetatiivse süsteemi talitluse peamiseks integratsioonipaigaks. Siin toimub kehatemperatuuri, veresuhkru- ja veesisalduse, karbohüdraatide ja rasva-ainevahetuse, vererõhu, emotsioonide ja seksuaalrefleksi de regulatsioon. Suuraju koores asetsevates keskustes toimub eeskätt vegetatiivsete funktsioonide kooskõlastamine somaatilistega ja nende kohandumine keskkonnatingimustega.



Joonis 298. Perifeersete närvikiudude jaotus nende lõpmetes vabanevate ainete ehk mediaatorite (atsetüülkoliin, adrenaliin ja histamiin) alusel. (Bürgeri järgi.)

1 kuni *4* — perifeersed eferentsed närvikiud. Higinäärmeid innerveerivad postganglionaarsed sümpaatilised kiud on inimesel ja kassil koliinergilised, kuid hobusel, lambal jt. adrenergilised. Suprarenaalnäärmete säsi innerveerivad preganglionaarsed sümpaatilised (koliinergilised) kiud.

Morfoloogiliselt on vegetatiivsest närvisüsteemist üksikasjalikumalt tundma õpitud ainult tema perifeerset osa, mida me järgnevalt vaatlemegi.

Närvirakud on vegetatiivses süsteemis koondunud erineva suu-

rusega (kuni mitusada närvirakku sisaldavateks) ganglionideks, kuid nad võivad esineda väiksemate rühmadena või üksikult ka närvide teedel. Ganglionid on väljastpoolt kaetud sidekoelise kihnuga, mis omakorda seostub ganglionisisese stroomaga. Iga üksik ganglionirakk on mantelrakkude ehk satelliitide kõrval samuti ümbritsetud õrna sidekoelise kihnuga. Tavaliselt värvitud preparaatides näevad ganglionirakud ümaratena või ovaalsetena (spinaalganglionides leiduvate rakkude taolistena), kuid impregneeritud preparaatides osutub kaaluv enamik vegetatiivsete ganglionide rakkudest multipolaarseks. Vegetatiivsed ganglionirakud on üldiselt väiksemad (diameeter 15—60 mikronit) kui spinaalganglionide rakud (diameeter kuni 100 mikronit) ja vastandina viimastele on nad ganglionides korrapäratult hajutatud. Enam-vähem ühesuguse suurusega on ganglionirakud kraniaalsetes parasümpaatilistes ja prevertebraalsetes ganglionides. Enamikus sümpaatilistes ganglionides aga leidub väikeste (15—25 mikronit) ja keskmiste (26—35 mikronit) ganglionirakkude kõrval ka suuri rakke (36—60 mikronit). Kahetuumalisi rakke leidub mõnikord sümpaatilistes ganglionides; parasümpaatiliste ganglionide puhul on selline leid väga erakordne. Oluliselt erineb vegetatiivsete ganglionirakkude pilt Nissli substantsi hulgas ning sõmerate kujus, suuruses ja paigutuses.

Vegetatiivsetes ganglionides leiduvaid rakutüüpe uuris üksikasjalikult esimesena vene õpetlane Dogel möödunud sajandi lõpul. Dogel eristas vegetatiivsetes ganglionides kolme liiki närvirakke, nimetades neid I, II ja III tüüpi rakkudeks. Välja arvatud Dogeli III tüüpi rakud, mille iseseisvust hilisemad uurimised pole tõestanud, kasutatakse Dogeli jaotust ka tänapäeval, kuigi sisuliselt mõnevõrra muudetud kujul.

Dogeli I tüüpi närvirakkude karakteerseks morfoloogiliseks tunnuseks on nende hulgalised tsütoplasmalised jätked (dendriidid), mis tavaliselt lõpevad sama ganglioni piirkonnas (territooriumil). Nende pikk müeliinita jätke (neuriit ehk akson) seevastu lahkub ganglionist, lõppedes töötavate kudede elementidel — sile- ja südamelihasekiududel ning näärmerakkudel. Hilisemad nõukogude neurohistoloogide (Lavrentjevi, Kolossovi jt.) uurimised on tõestanud Dogeli oletust nende rakkude motoorse iseloomu kohta. Preganglionaarsed kiud lõpevad I tüüpi rakkudel alati mitmekujulise sünaptilise seose (peritsellulaarse aparaadi) näol.

Karakteersel, Dogeli poolt kirjeldatud kujul esinevad I tüüpi närvirakud aga peamiselt imetajatel ja siingi ainult seedetrakti intramuraalsetes ganglionides. Palju raskemini on I tüüp eristatav lindudel ja reptiilide seedetraktis esinevad motoorsed ganglionirakud suurel määral unipolaarsete rakkude näol. Seepärast pole tänapäeval I tüüpi närvirakkude kriteeriumiks mitte niivõrd

nende kuju, kui nende motoorne iseloom ja nende seos parasümpaatiliste närvikiududega.

Lavrentjev näitas esimesena (1929. a.) närvi läbilõikamisele järgneva peritsellulaarse aparaadi degeneratsiooni varal, et söögitoru ja südame närvipõimikute I tüüpi rakud on seostunud (parasümpaatilise) vaagusnärvi kiududega. Analoogilised teiste organite uurimised tõendasid samuti I tüüpi rakkude kuuluvust parasümpaatilisse närvisüsteemi. Seepärast, kui tänapäeva neurohistoloogid kõnelevad Dogeli I tüüpi närvirakkudest, siis mõistavad nad nende all parasümpaatiliste närvidega seoses olevaid intramuraalsete põimikute neuroneid, mille kuju selgroogsetel võib olla mitmesugune (Kolossov, 1954).

Dogeli II tüüpi närvirakke (mis Radostina väite järgi esinevad üksnes imetajate seedekanalis) karakteriseerivad vähesed (4—5) pikad ja peened, ganglioni piirkonnast lahkuvad jätked, mille hulgas on sageli võimatu eristada neuriiti. Esimest ja II tüüpi närvirakkude arvuline vahekord muutub imetajate seedekanalis intramuraalsetes ganglionides niiviisi, et I tüüpi rakkude arv söögitorust alates tahapoole kahaneb kuni jämesoole kaudaalse osani, kus ta uuesti hakkab suurenema; II tüüpi rakkude arvuga on lugu vastupidine.

Vegetatiivsetes ganglionides leidub väljakujunenud neuronite kõrval erineval hulgal diferentseeruvaid ja embrüonaalset tüüpi närvirakke. Viimaste hulk sõltub looma east, vegetatiivse närvisüsteemi osast ja looma paiknemisest zooloogilises süsteemis: mida madalamal asetseb loom zooloogilises skaalas, seda rohkem leidub siin diferentseerumata närvirakke.

Siseorganeid aferentselt innerveerivad ja eferentsete vegetatiivsete kiududega koos kulgevad kiud algavad enamasti spinaalganglionide rakkudest või vastavatest ganglionirakkudest peaaju närvide sensiiblites juurtes. Nende kaudu kandub erutus algul kesknärvisüsteemi ja alles siit vegetatiivse süsteemi eferentsele teele. Sellise retseptoorsete ja efektoorsete neuronite vahelise vertikaalse seose kõrval aga eristatakse veel nn. horisontaalset seost, mis teostub vegetatiivsetes ganglionides endis leiduvate aferentsete neuronite kaudu. Sellisteks aferentseteks neuroniteks osutuvadki imetajatel loomadel Dogeli II tüüpi närvirakud. Nende poolt vastuvõetav ärritus kandub ilma vahepealse sideneuronita üle samade või naaberganglionide efektoorsetele neuronitele (Dogeli I tüüpi rakkudele).

Vertikaalsetel seostel on ülekaal organites, mille talitlus väga tihedasti sõltub kesknärvisüsteemist (söögitoru, süda, bronhiaalpuu). Organites aga, mille talitluslik iseseisvus on ilmekam (jätkub ka organi kõrvaldamisel organismist), on ülekaalus neuronitevahelised horisontaalsed seosed (sooles, sapipõies jm.; I. F. Ivanov).

A. A. Zavarzini järgi kujutab perifeerne vegetatiivne närvisüsteem endast ajutüvest ja seljaajust eraldunud, perifeeriasse väljaränanud osa, kusjuures Dogeli I tüüpi rakud on homoloogilised seljaaju ventraalsetes sarvedes paiknevate motoorsete närvirakkudega ja Dogeli II tüüpi rakud sensiiblite spinaalganglionide rakkudega.

Vegetatiivse refleksikaare distaalne sünaptiline seos toimub ainult tsentraalnärvisüsteemist väljaspool asetsevates (vegetatiivsetes) ganglionides, somaatiliste närvide sünapsid aga esinevad üksnes tsentraalnärvisüsteemis.

Sümpaatilise süsteemi ganglionirakkudel on samuti multipolaarne ilme ja teatav sarnasus Dogeli I tüüpi rakkudega; vastandina Dogelile neid aga tänapäeval enam ei arvata I tüüpi rakkude hulka, vaid vaadeldakse närvirakkude eriliigina. Nende jätkete arv ulatub 3-st kuni 20-ni ja rakkude diameeter 20—60 mikronini.

Vegetatiivseid närve moodustavad ülekaalukalt müeliinitud närvikiud, mille diameeter on märgatavalt väiksem (2—7 mikronit) somaatiliste närvide kiududest.

Arvukate uurimiste varal nii normaalse, eksperimentaalse kui ka patoloogilise materjali abil on tõestatud, et seos preganglionaarsete kiudude ja perifeerse neuroni vahel toimub (vegetatiivses närvisüsteemis) alati üksnes kontakti kaudu, nn. peritsellulaarse aparaadi ehk sünapsi varal. Preganglionaarse kiu harud kulgevad algul perifeerse neuroni dendriitide naabruses, nendega tihedasti liibudes ja mõnikord neid spiraalselt ümber haarates. Osa harudest lõpeb väikeste ööside või rõngaste näol siin, teine osa närvikiu peentest harudest aga jõuab välja närviraku enda juurde, millel nad lõpevad samuti kas fibrillaarsete plaadikeste, rõngakeste või ööside näol. Kõik see kokku moodustabki peritsellulaarse aparaadi. Viimase esinemine tõestab vegetatiivse närvisüsteemi neuronaalset ehitust.

Oma individuaalsuse säilitavad samuti ka vegetatiivsete neuronite aksonid, alates ganglionirakust kuni lõpporganini. Oma lõpposades kulgevad vegetatiivsed kiud Schwanni süntsüütiumi ehk nn. interstitsiaalrakkude tsütoplasmasse sulundunult tihedasti üksteise kõrval, kuid anastomoosid naaberaksonite vahel seejuures ometi puuduvad.

Nõukogude neurohistoloogide uurimised on selgitanud põhilised ja varem vaieldavad küsimused vegetatiivse närvisüsteemi perifeerse osa ehituse kohta. Nende uurimiste kaudu on kummutatud väited vegetatiivse närvisüsteemi ehituselementide kontinuiteedist ehk pidevusest, neuriitide ja dendriitide eristamatusest nende jätkete hulgas kui ka anastomooside esinemisest nende terminaalsete jätkete vahel. Nõukogude neurohistoloogide mitmekülgsed uurimised kõnelevad neuronaalse teooria kasuks ka vegetatiivse närvisüsteemi osas; on selgitatud, et vegetatiivne närvi-

süsteem pole puhteferentne süsteem, nagu seda väitis Langley, vaid et vegetatiivne närvisüsteem on ehitatud kesknärvisüsteemi tüübi järgi, sisaldades oma koosseisus niihästi motoorseid kui ka sensiibleid elemente. Vegetatiivsete närvikiudude lõpposade uurimisel selgitati, et Schwanni süntsüütium on sümpaatilistele, parasümpaatilistele ja aferentsetele närvikiududele ühiseks tsütoplasmaliseks teeks ja et närvikiud sellises tsütoplasmalises väädis kulgevad lõpuni vabalt, üksteisega anastomoseerumata ja võrke moodustamata.

MEELEORGANID EHK ORGANRETSEPTORID

RETSEPTORITE KUI ANALÜSAATORITE KOOSTISOSADE ISELOOMUSTUS

Analüsaatoriteks nimetatakse selliseid seadiseid (refleksikaare algusosi), mille varal organism suudab eristada ehk analüüsida mitmekesiseid välismaailmast ja organismi sisemusest pärinevaid ärritusi. I. P. Pavlov iseloomustab analüsaatorite talitlust järgmiselt: «Närvisüsteem on alati suurem või väiksem analüsaatoorsete seadiste, analüsaatorite kompleks. Optiline osa sellest eraldab organismi jaoks valguse lainetust, akustiline — õhu lainetust jne. Igaüks nendest osadest omakorda jaotab välismaailma vastava osa pikaks reaks üksikelementideks. Iga antud analüsaatori juurde kuuluvaks tuleb lugeda niihästi aferentsete närvide perifeerseid seadiseid (transformaatorid, milledest igaüks muudab 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 nimetatakse meeleorganiteks».

Igas analüsaatoris kui refleksikaare alguspooles on seega 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) närvi-impulsiks, 2) närvikiududest ehk aferentsetest närvidest moodustunud juhteosa ehk juhtetee, mille kaudu retseptoris tekkinud impulss kandub suuraju koorde, ja 3) analüsaatori tsentraalne, ajukoores paiknev osa, milles vastav närviimpulss muutub lihtsamaks psüühiliseks protsessiks — aistinguks. Talitluse mõttes moodustavad kõik mainitud analüsaatorite kolm osa terviku: kui üks neist (vigastuse tõttu) talitlusvõime kaotab, siis ei suuda seda ka teised enam asendada. Nii näiteks kaob nägemisvõime mitte üksnes silma (silmamuna) vigastumise, vaid ka nägemisnärvi läbilõikamise korral ja ka ajukoore optilise ala vigastumise tagajärjel (kortikaalne pimedus). Valutunne kaob niihästi naha pinnal või mujal asetsevate valuretseptorite

väljalülitamisel anesteseerivate vahendite abil kui ka valuretseptoritega algavate närvide anesteseerimisel või ajukoore vastavate alade talitlusliku väljalülitamise (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 ärritusi eristama ehk analüüsima. Seega vastavad meeleorganid analüsaatoritele ainult laiemas ehk füsioloogilises mõttes, kaasa arvatud juhteteed ja ajusisesed tsentraalsed osad. Tavaliselt aga mõistetakse igapäevases elus ja enamasti ka anatoomilises kirjanduses meeleorganite all vaid neid analüsaatorite retseptoorseid algusosi ehk retseptoreid, millede ärritus jõuab meie teadvusse.

Et analüsaatorid juhte- ja tsentraalsetes osades morfoloogiliselt üksteisega ulatuslikult sarnanevad, siis on histoloogia nagu makroanatoomiagi eeskätt huvitatud retseptoritest. Sellest käsitlusviisi ühekülgsusest aga ei tohi kunagi järeldada, nagu oleks retseptoritel ka talitluslikult primaarne tähtsus ja nagu oleks juhteteedel ja analüsaatorite tsentrumitel oma ehituse suhtelise ühekülgsuse tõttu lihtsam talitlus või, mis veelgi halvem, et me omistaksime retseptoritele talitlusvõime, mis on omane vaid vastavale analüsaatorile. Tõepoolest esinebki viimasena mainitud eksimust sageli: anatoomilises organis püüab õppija alati näha ka talitluslikku tervikut, mis aga mõnikord pole õige. Silm kui retseptor ei võimalda nägemisaistingut ja kõrv retseptorina (anatoomilise kõrvana) kuulmisaistingut; talitlusliku süsteemi moodustavad nad ainult koos vastavate juhteteede ja ajukooresiseste tsentrumitega.

Organretseptoritena iseloomustame järgnevalt nägemis-, kuulmis-, tasakaalu-, haistmis- ja maitsmisretseptoreid, s. o. selliseid peas asetsevaid eksteroretseptoreid, mis karakteriseeruvad: 1) nende selge eristatavusega ümbrusest, 2) retseptoorsete elementide tiheda koondumisega neis, 3) nende innerveerumisega ainsa või väheste aferentsete närvide kaudu ja 4) nende ärrituse aistitavusega. Viimast tunnust jagavad organretseptorid küll koos teiste (naha) eksteroretseptoritega. Üldiselt aga peab väitma, et võrreldes ülejäänud retseptoritega siin kirjeldatavatel retseptoritel printsipiaalset erinevust ei ole ja nende iseloomustamine eri peatükis toimub praegu küll rohkem ajalooliselt kujunenud tava kohaselt ja seetõttu, et nende ehituse komplitseeritus (eriti nägemis- ja kuulmis- ning tasakaaluretseptori osas) nõuab niivõrd ulatuslikku käsitlust, et selle all kannataks närvisüsteemi (mille koosseisu kuuluvad kõik retseptorid) iseloomustuse terviklikkus.

Oma ülesande ehk talitluse poolest moodustavad organretseptorid ühise terviku kõikide teiste retseptoorsete seadistega. Sama kehtib ka neis leiduvate retsipeerivate elementide ehituse kohta; organretseptorite struktuuriline komplitseeritus on eeskätt tingitud nende mitmesugustest abiseadistest.

SILM (*OCULUS*)

Üldine iseloomustus

Distantsi- ehk teleretseptorina toimiv silm on (valgust, suurust, värvusi, kujusid, esemete paigutust ja liikumist ruumis eristada võimaldava) nägemisanalüsaatori perifeerne aparaat. Peale silmamuna (*bulbus oculi*) ja ta lisaorganite (silmalihased, silmalaud, pisaraaparaat) kuuluvad nägemisanalüsaatori hulka veel (nägemisnärvist ja ajusisestest nägemisteedest moodustuv) juhtetee ja suuraju kuklasagaras paiknev nägemistsentrum. Silma adekvaatsest ärritist — valgusest (elektromagnetilised lained pikkusega 0,4—0,72 mikronit ehk 4000—7200 Å) — põhjustatud erutus tingib nägemistsentrumisse jõudes nägemiseks nimetatava aistingu.

Retseptoorse talitluse kõrval toimib kõrgemate loomade silm ka dioptrilise (valgust läbilaskva ja suunava) aparaadina, mis (analoogiliselt läätsega varustatud fotokaameraga) loob vaadeldavast esemest silmamuna tagaseinal (retseptoorsete elementide nivool) selge vähendatud ja ümberpööratud pildi.

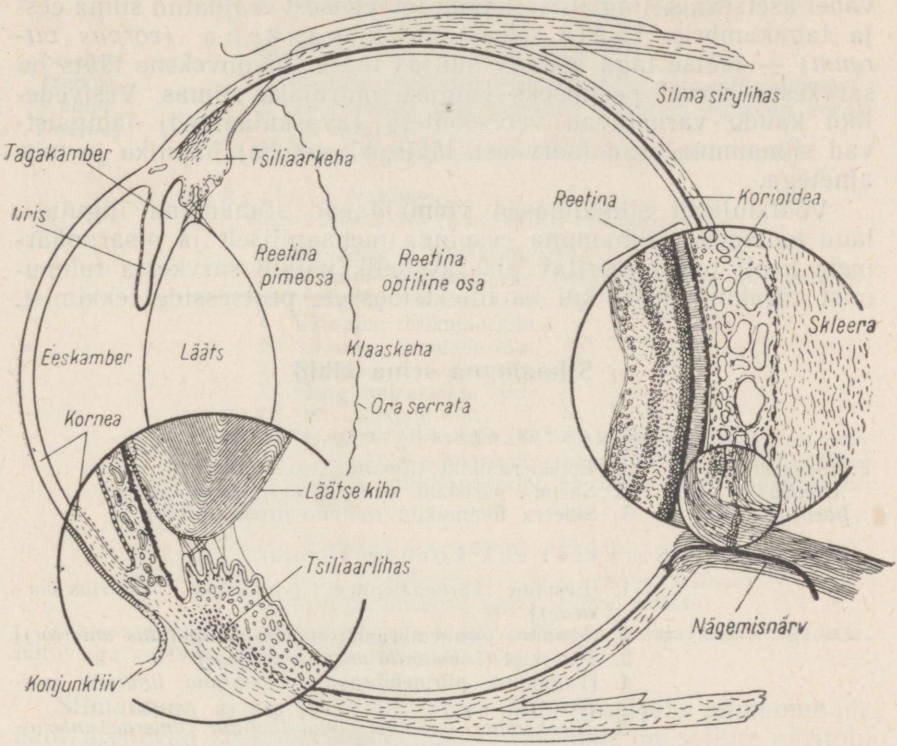
Nägemisanalüsaator on üks olulisemaid vahendajaid, mille varal organism suhtleb väliskeskkonnaga. Tema retseptoorne algusosa (silm) kohaneb oma ehituses looma päevase ja öise eluviisiga, lähedaste ja kaugete esemete vaatlemiseks jne. Silma ärritamine mitmesuguste valgusallikate kaudu (valge ja kromaatilise valgusega) ei mõjuta mitte üksnes nägemisanalüsaatorit, vaid kogu organismi. Uurida valgusärrituse stimuleerivat või pidurdavat efekti erinevate organite talitluse suhtes on zootehnilise ja veterinaarfüsioloogia olulisi ülesandeid. Loomade valgustusrežiim mõjutab mitmeti nende ainevahetuse taseme ja sellega kaasaskäivate näitajate (pulsi, hingamise jt.) ööpäevast tsüklit ning samuti loomade sigimist, kasvu, arengut ja produktsiooni. Sellest järeldub ka mainitud vahendaja histoloogilise ehituse lähema tundmaõppimise vajadus.

Olgu tähendatud, et veterinaaria ja eriti zootehnika huvituvad nägemis- (nagu teistestki) analüsaatoritest eeskätt mitte loomale väliskeskkonnas orienteerumist võimaldavast organist, vaid kui organist, mille ärritus stimuleerib teiste organite talitlust.

Silmakoopas asetseva silmamuna sein koosneb kolmest üksteist katvast kihist (joonis 299): kiud- ehk fibrooskestast, soon- ehk vaskulooskestast ja sisekestast (*tunica fibrosa bulbi, t. vasculosa bulbi* ja *t. interna bulbi*).

Esimene neist, milles omakorda eristatakse tagapoolset läbipaistmatut valgekesta ehk skleerat (*sclera*) ja eespoolset trasparentset sarvkesta ehk korneat (*cornea*), kaitseb silmamuna mehaaniliselt ja aitab kaasa silmamunasisese (intra-

okulaarse) rõhu kujundamisele, võimaldades samal ajal valguse sissepääsu silma. Vahepealse asendiga vaskulooskest jaguneb paigutuselt, ehituselt ja talitluselt tagapoolseks pärissoonkestaks ehk korioideaks (*chorioidea*), vahepealseks ripsehk tsiliaarkehaks (*corpus ciliare*) ja eespoolseks vikerkestaks ehk iiriseks (*iris*). Neist korioidea on peamiseks



Joonis 299. Silmamuna ehituse skeem. (Prince'i jt. järgi.)

silmamuna (reetina) toitjaks, tsiliaarkeha (temas asetseva sõõrja lihase ja läätse abil) silma akommodatsiooni teostajaks ja iiris toimib valguse diafragmana, avardades või ahendades tema keskele jäävat silmaava ehk pupilli (*pupilla*).

Sisekest koosneb väljaspoolsest pigmentkihist (*stratum pigmenti*) ja seespoolsest reetinast. Viimases eristatakse tagumist, korioidea kohal asetsevat optilist osa (*pars optica retinae*) ja kuupepiteeli näol ripskeha ning iirist tagaküljelt katvat pimeosa (*pars caeca retinae*). Valguse otseseks retseptoriks on ainult reetina optiline osa,

mida pimeosast eraldab poolitatud silmas hästi nähtav saag-serv (*ora serrata*).

Silmamuna seina kihtide ja nende alaosade veelgi üksikasjalikum jaotus nähtub allpool toodud loetelust.

Silmamuna sisemust täidavad transparentsed keskkonnad: vesivedelik (*humor aqueus*), mis paikneb sarvkesta ja läätse vahel asetsevais ning iirise kaudu teineteisest eraldatud silma ees- ja tagakambris, lääts (*lens*) ja klaaskeha (*corpus vitreum*) — läätse taga asetsev sültjas mass. Bikonveksne lääts on sarvkesta kõrval peamiseks valguse murdjaks silmas. Vesivedeliku kaudu varustuvad veresoonteta (avaskulaarsed) läbipaistvad silmamuna osad (sarvkest, lääts, klaaskeha) hapniku ja toitainetega.

Vöötkiulised silmalihased võimaldavad silmamuna liigutusi, laud kaitsevad silmamuna eespinda mehaaniliselt ja pisaranäärmete poolt produtseeritav pisaravedelik väldib sarvkesta tuhmumist (ärakuivamist) kui ka infektsioossete protsesside tekkimist.

Silmamuna seina kihid

A. Valgekest ehk skleera (*sclera*):

Fibrookest (*tunica fibrosa*)

1. Episkleraalkiht (*lamina episcleralis*)
2. Skleera päriskiht (*substantia propria sclerae*)
3. Skleera tõmmukiht (*lamina fusca sclerae*)

B. Sarvkest ehk kornea (*cornea*):

1. [Eesmine korneaalepiteel (*epithelium anterius corneae*)]
2. [Eesmine piirmembraan (*membrana limitans anterior*)]
3. Päriskiht (*substantia propria corneae*)
4. [Tagumine piirmembraan (*membrana limitans posterior*)]
5. [Eeskambri endoteel (*endothelium camerae anterioris*)]

A. Pärissoonkest ehk korioidea (*chorioidea*):

Soonkest (*tunica vasculosa*)

1. Suprakorioidkiht (*lamina suprachorioidea*)
2. Soonkiht (***lamina vasculosa***)
3. Läiketapeet (*tapetum lucidum;* puudub seal; ka inimesel)
4. Koriokapillaarkiht (*lamina choriocapillaris*)
5. Piirmembraan (*membrana basalis*)

B. Rips- ehk tsiliaarkeha (*corpus ciliare*):

1. Tsiliaarlihas (*m. ciliaris*)
2. Põhiplaat
3. Tsiliaarjätked (*processus ciliares*)
4. [Piirmembraan (*membrana basalis*)]
5. [Pigmentkiht (*stratum pigmenti corporis ciliaris*)]
6. [Reetina tsiliaarosa (*pars ciliaris retinae*)]

C. Vikerkest ehk iiris (*iris*):

1. Endoteelkiht (*endothelium camerae anterioris*)
2. Eesmine piirkiht
3. Soonkiht koos pupilli sfinkterlihasega (*m. sphincter pupillae*)
4. Tagumine piirkiht
5. [Pigmentkiht (*stratum pigmenti iridis*)]
6. [Reetina iiriseosa (*pars iridica retinae*)]

Sisekest (*tunica bulbi interna*)

A. Pigmentkiht (*stratum pigmenti*):

1. Reetina pigmentepiteel (*stratum pigmenti retinae*)
2. Tsiliaarkeha pigmentepiteel (*stratum pigmenti corporis ciliaris*)
3. Iirise pigmentepiteel (*stratum pigmenti iridis*)

B. Reetina (*retina*):

I. Reetina optiline osa (*pars optica retinae*):

1. Kepikeste ja kolvikeste kiht
2. Välimine piirmembraan (*membrana limitans externa*)
3. Välimine tuumade kiht
4. Välimine retikulaarkiht
5. Sisemine tuumade kiht
6. Sisemine retikulaarkiht
7. Ganglionirakkude kiht
8. Närvikiudude kiht
9. Sisemine piirmembraan (*membrana limitans interna*)

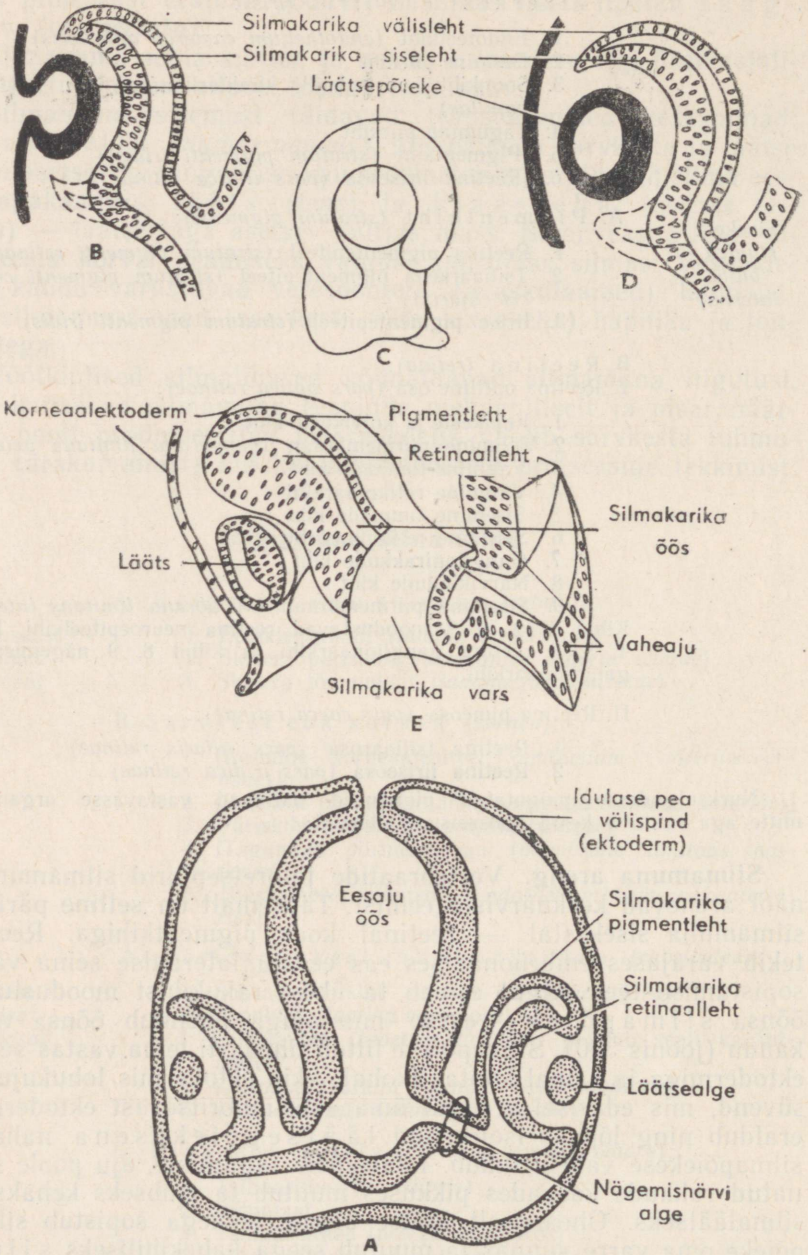
Kihid 1, 2 ja 3 moodustavad reetina neuroepiteelkihi, kihid 4, 5, 6 reetina ganglionaarkihi ja kihid 8, 9 nägemisnärvi ganglionaarkihi.

II. Reetina pimeosa (*pars caeca retinae*):

1. Reetina tsiliaarosa (*pars ciliaris retinae*)
2. Reetina iiriseosa (*pars iridica retinae*)

Nurksulgudesse paigutatud nimetused näitavad vastavasse organisse, mitte aga vastava kesta koosseisu kuulumist.

Silmamuna areng. Vertebraatide fotoretseptorid silmamunade näol arenevad kesknärvisüsteemist. Täpsemalt on selline päritolu silmamuna sisekestal — reetinal koos pigmentkihiga. Reetina tekib varajases embrüonaalses eas eesaju lateraalse seina väljasopistumise teel. Algul esineb ta ühest rakukihist moodustunud õõnsa silmapõiekesena, mis ajuga ühendub õõnsa varre kaudu (joonis 300). Silmapõieke liitub tihedasti tema vastas seisva ektodermiga ja samal kontaktikohal tekib ektodermis lohukujuline süvend, mis edasisel arengul ümardub, ümbritsevast ektodermist eraldub ning lõpuks isoleeritud läätsepõiekesena naha ja silmapõiekese vahele ilmub. Läätsepõie tagumiste, aju poole suunatud rakkude kasvades pikkuses muutub ta umbseks kehaks — silmaläätseks. Üheaegselt läätse algme tekkega sopistub silmapõieke oma varre suunas ja muutub seega kahekihiliseks silmakarikaks. Silmakarika välimine, ühest rakukihist koosnev sein muutub edasisel arengul pigmentepiteeliks, seespoolsest lehest



Joonis 300. Silmakarika ja läätse areng lõikudes (*A*, *B*, *D*), eestvaates (*C*) ja kombineeritud joonise (*E*) näol. (Cray, Froriepi jt. järgi.)

aga kujunevad reetina kihid ja karika varrest nägemisnärv. Silmakarika eesava vastab väljakujunenud silma pupillile (iirise avale). Silmamuna keskmine ja välimine kest arenevad silmakarikat ümbritsevast mesenhüümist, välja arvatud iiriselihased, mis on ektodermaalse päritoluga silmakarika derivaadid.

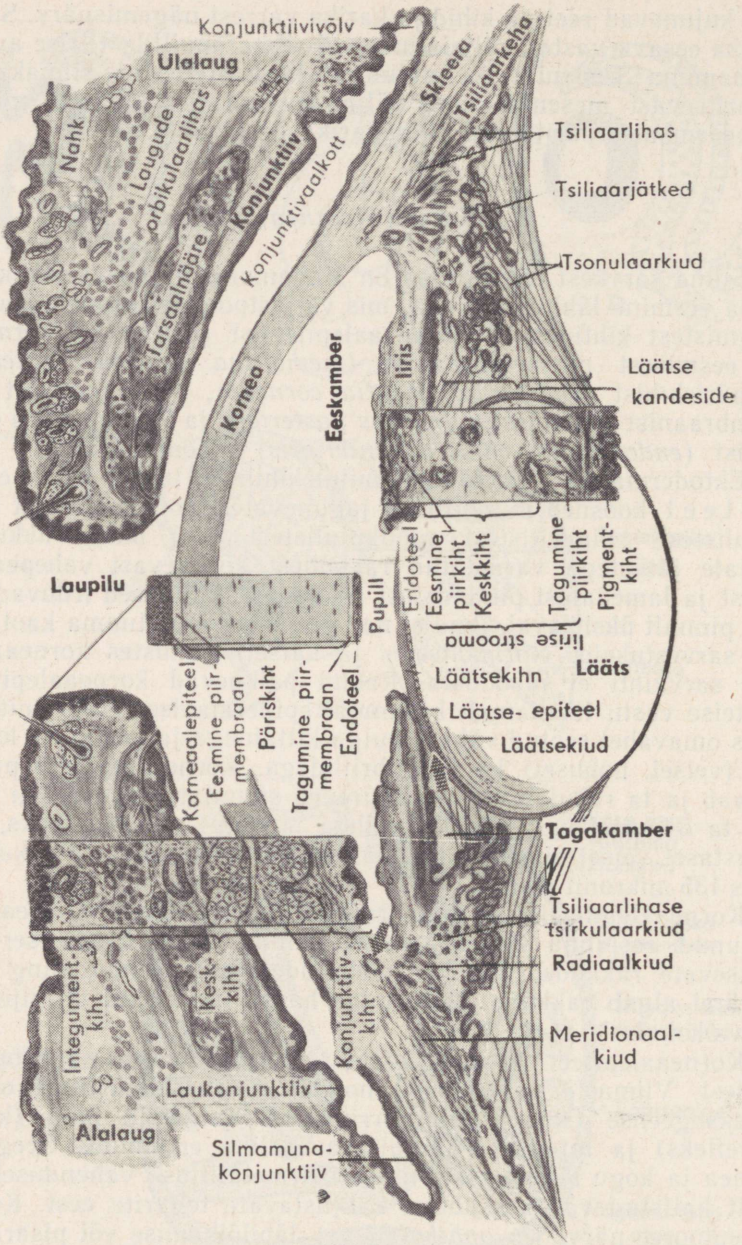
Kornea (*cornea*)

Silma sarvkest ehk kornea on silmamuna fibroos- (ehk kiud-) kesta eesmine läbipaistev osa, mis väljastpoolt sissepoole koosneb järgmistest kihtidest: 1) korneaalepiteelist (*epithelium corneae*), 2) eesmisest piirmembraanist (*membrana limitans anterior*), 3) päriskihist (*substantia propria corneae*), 4) tagumisest piirmembraanist (*membrana limitans posterior*) ja 5) eeskambri endoteelist (*endothelium camerae anterioris*) (joonis 301).

Ektodermaalse päritoluga mitmekihiline lame korneaalepiteel koosneb mitootiliselt jagunevatest polümorfsetest (kuubikulistest, silindrilistest, nuiakujulistest jne.) basaalrakkudest, tiibjate jätketega varustatud rakkudest koosnevast vahepealsest kihist ja lamedatest pindmistest rakkudest. Viimased irduvad kornea pinnalt ükshaaval, ilma et nad seejuures oma tuuma kaotaksid või sarvestuksid. Normaalsetes ja katsetingimustes korneaalepiteel sarvkihti ei moodusta. Rakud paiknevad korneaalepiteelis üksteise vastu tihedamalt kui mujal epidermaalset tüüpi epiteelis, olles omavahel seotud vähese hulga kittainega ja üksikutel loomadel (veisel, hobusel) ka tonofibrillidega. Korneaalepiteeli paksus kasvab ja ta rakukihtide arv suureneb sünnijärgses eas. Nii koosneb ta 5-kuusel vasikal 7 rakukihist ja on 94 mikronit paks, kuid 9-aastasel veisel sisaldab korneaalepiteel keskmiselt 13 rakukihti, olles 135 mikronit paks.

Korneaalepiteelil on suur regeneratsioonivõime. Kornea paljastunud eespinna epitelisatsioon toimub algul haava servadel asetsevate rakkude liikumise teel nudeeritud pinnale ning alles seejärel algab rakkude jagunemine haava naabruses ja hiljem ka haava kohal.

Korneaalepiteel on rikas vabade retseptoorsete närvilõpmete poolest. Viimaste vahendusel moodustab korneaalepiteel olulise refleksogeense tsooni, mille ärritumisel sulguvad laud (korneaalrefleks) ja intensiivistub pisaravedeliku eritumine. Seega on kornea ja kogu silm lihaste ning näärmetalitluse vahendusel oluliselt kaitstud väliskeskkonna kahjustavate tegurite eest. Kornea retseptoorse närvi (*n. ophthalmicus*) läbilõikamise või pisaranääret innerveeriva (semilunaarganglionist väljuva) närvi vigastamise korral korneaalepiteel degenereerub. Korneaalepiteeli väljastpoolt kattev õhuke pisaravedeliku kiht moodustab tema normaalse



Joonis 301. Silmamuna eesosa ja laugude ehituse skeem. (Orig.) Nooled näitavad vesivedeliku liikumise suunda.

väliskeskkonna; teataval määral on ta korneaalepiteeli varustajaks hapnikuga ja bakteritsiidse toime tõttu ka nakkuste vältijaks.

Et korneas esinevad üksnes vabad retseptoorsed lõpmed ja et nende ärritus põhjustab ainult valuaistingut, siis järeldatakse, et ka teistes organites leiduvad vabad lõpmed on valuaistingu vahendajaiks.

Korneaalepiteeli ja kornea päriskihi vahel asetseb inimesel ja mõnel loomal (veisel, lambal) struktuuritu (kiudude- ja rakkudevaba) eesmine piirmembraan (Bowmani membraan). Hobusel, seal, koeral ja kassil ta puudub. Epiteeli vastas piiristub ta teravalt, kuid kornea päriskihti läheb ta aegamööda üle. Kuigi eesmist piirmembraani mõnikord nimetatakse ka elastseks membraaniks, ei koosne ta elastiinist. Eesmisel piirmembraanil puudub regeneratsioonivõime.

Histokeemiliste uurimiste varal on korneaalepiteeli ja eesmise piirmembraani vahel avastatud regeneratsioonivõimeline basaalmembraan, mis koosneb peamiselt mukoproteiididest, glükoproteiididest ja lipiididest ning esineb kõikidel loomadel.

Kornea päriskiht, mis kogu kornea paksusest moodustab umbes $^{9}/_{10}$, koosneb peamiselt kollageensetest fibrillidest; need on koondunud kornea välispinnaga paralleelselt paiknevateks õhikuteks ehk lamellideks. Lamellid seostuvad isekeskis ühest teise suunduvate kiudude varal, kusjuures nende vahele jäävad pilud sisaldavad peente jätkete kaudu süntsütiaalselt seostunud lamedaid fibrotsüüte ning hüaluroonhapperikast sideainet, mis tugevasti vett sisaldades tingib kornea transparentsuse. Kornea päriskihis leidub ka vähesel hulgal elastseid kiude. Veresooned korneas puuduvad, kasvades siia sisse vaid kornea vigastuse korral, millega kaasneb sarvkesta ajutine tuhmumine. Ühtlasi aeglustab see asjaolu kornea haavade paranemist, kuna läbipaistvus taastub alles pärast sissekasvanud veresoonte taandarenemist. Sarvkest toitub seega difusiooni teel tema piiridel asetsevate veresoonte kaudu, aga ka eeskambri- ja pisaravedelikust. Korneas puuduvad ka lümfisooned.

Kornea temperatuur on ligi 10°C võrra madalam kehatemperatuurist. See on ühelt poolt tingitud kornea otsesest kokkupuutumisest väliskeskkonnaga ja teiselt poolt veresoonte puudumisest temas.

Mõlemalt küljelt selgesti piiristunud tagumine piirmembraan ehk Descementi membraan on samuti valgusmikroskoobis struktuuritu. See regeneratsioonivõimeline membraan värvub elastiinivärvidega, kuid nõrgemalt kui näiteks veresoonte elastne kude. Koos vanusega kasvab tagumise piirmembraani paksus, mis 5-kuusel vasikal on 9 mikronit ja 12-aastasel veisel 33 mikronit, hobusel vastavalt 10 ja 45 mikronit.

Polarisatsioonoptiliste jt. uurimiste põhjal on selgunud, et tagumises piirmembraanis leidub 270-ongströmilise diameetriga

tumedamaid sõlmi, mis on ultraniitide kaudu seostunud viie naabersõlmega, mille tulemusena esinevad kuuekandilised figuurid.

Eeskambri endoteel katab kornea tagapinda madala kuubikulistest polügonaalsetest rakkudest koosneva ühekihilise moodustisena.

Korneaalepiteeli koos eesmise piirkihi ja päriskihi välimise (eesmise) osaga võib vaadelda kui silma konjuktivaalkesta jätku, eeskambri endoteeli koos tagumise piirmembraaniga aga kui silma soonkesta osa. Üksnes kornea päriskiht kuulub tõeliselt kiudkesta koosseisu.

Kornea säilitab teatavaid (koekultuuris konstateeritavaid) elu tunnuseid ka siis, kui teda värskena konserveeritakse 15%-lises glütseriinis ja karakteerses soolalahuses — 70° C juures üle 1 kuu ning ta siis veevannis 38° C juures kiiresti üles sulatatakse.

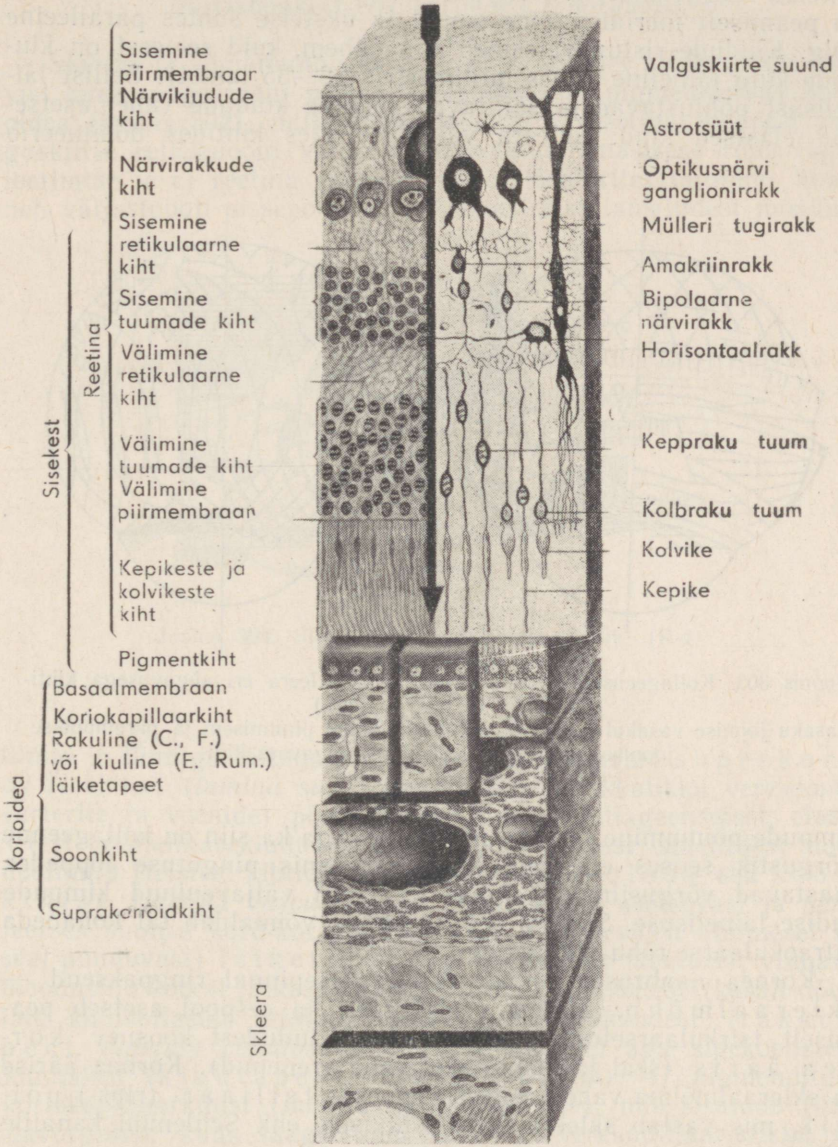
Skleera

Silma valgekest ehk skleera (silmavalge) moodustab silmamuna skeletina kiudkesta peamise osa. Temas eristatakse väljaspoolset episkleraalkihti (ehk episkleraalkude), päris-skleerat ja seespoolset tõmmukihti (*lamina fusca*), mis moodustab piiri skleera ja soonkesta vahel (joonis 302).

Episkleraalkiht, mis eespool kinnitub konjunktiivile ja seespool aegamööda pärisskleeraks üle läheb, on koheva struktuuriga ja veresoonterikas. Koos periorbiidisisese koheva sidekoega võimaldab see kiht silmamuna vaba liikumist ning moodustab veresoontele ja närvidele sobiva kulgemiskeskkonna.

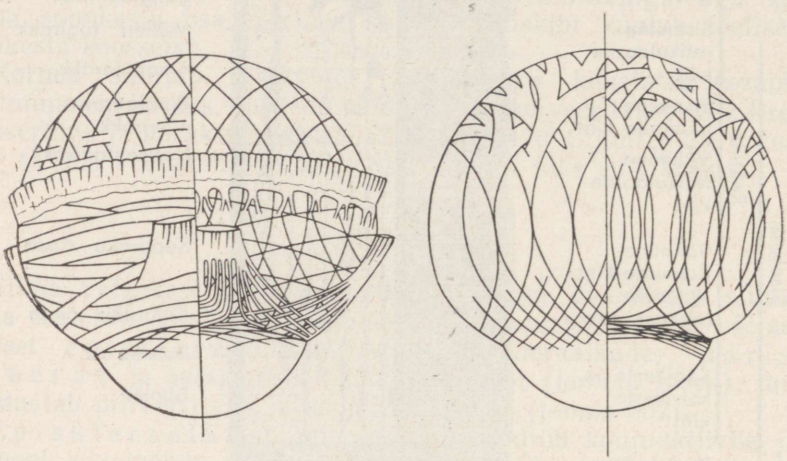
Pärisskleera vastab oma tekkelt ja osalt ka ehituselt aju kõvakestale. Ta koosneb peamiselt meridionaalses ja ekvatoriaalses suunas kulgevatest kollageensetest kimpudest, mille lähemat paigutust näitab joonis 303. Kimpude vahel asetsevad vähesed sidekoerakud, elastsed kiud ja mukoosne põhiaine. Skleera on kõige õhem ekvaatori kohal; ette- ja eriti tahapoole, s. o. lihaste kinnitumise paikade suunas, ta märgatavalt pakseneb. Nägemisnärvi väljumise kohal on skleera läbistatud arvukatest mulkudest, kandes seetõttu siin sõelplaadi (*lamina cribrosa*) nimetust. Veresooned läbivad pärisskleerat, kuid siin nad peaaegu ei hargne ega kapillariseeru.

Vaatamata skleera kõõlusjale ilmele ja ta koosnemisele peamiselt venimatutest kollageensetest kiududest on ta tervikuna ometi ulatuslikult veniv ja elastne. Eriti kehtib see silmamuna tagumise poole kohta, kuna silmamuna eesmine pool, mis moodustab toese dioptrilisele aparaadile ja siia kinnituvatele lihastele, säilitab oma kuju enam-vähem jäigana. Skleera üheaegset venivust ja elastsust tagab ühest küljest tema kollageensete kimpude võretaoline paigutus ja teiselt poolt tema kimpude laineiisus.



Joonis 302. Silmamuna tagaseina mikroehitus. (Orig.)

Skleera sügavamatel, korioidea naabruses asetsevatel kiududel on peamiselt meridionaalne suund ja üksteise suhtes paralleelne kulg. Kiudude ristumist esineb siin vähem, kuid see-eest on kiudude kulg laineline (ühes millimeetris 30—35 lainet). Sellist lainelisust põhjustavad ja säilitavad samade kiudude vahel asetsevad elastsed kiud. Skleera väljaspoolsetes kihtides domineerib



Joonis 303. Kollageensete kiudude kulg veise skleera eri sügavusega kihtides. (Becheri järgi.)
Vasaku joonise vasakul poolel on näidatud kõige pindmisem ja parempoolse joonise paremal poolel kõige sügavam kiht.

kimpude põimumine teatava nurga all. Aga ka siin on kollageenne võrgustik seoses elastsete kiududega, mis pingutuse lõppedes taastavad võrgusilmade endise kuju või väljaveninud kimpude endise lainelisuse. Skleera selline ehitus võimaldab tal kohaneda intraokulaarse rõhu muutustega.

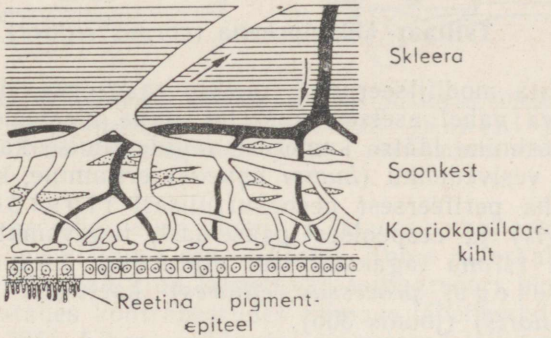
Kornea naabruses esineb skleera sisepinnal ringpaksend — skleraalmõhn, millest veelgi sees- ja eespool asetseb peamiselt tsirkulaarsetest kollageensetest kiududest koosnev kornea ääris (seal ja kiskjalistel vähe arenenud). Kornea äärise ja skleraalmõhna vahel asetseb venoosne tsiliaar- (rips-) põimik, mis vastab skleera venoossiinusele ehk Schlemmi kanalile inimesel.

Kui skleera silmamuna seinast eraldada, jääb tema külge tumepruun (pigmendirakkuderikas) kiht — *lamina fusca sclerae*. Kollageensed kimbud on siin nõrgemad ning elastsete kiudude arv ja jämedus suuremad.

Lümfisooned skleeras puuduvad.

Pärissoonkest ehk korioidea (*chorioidea*)

Skleera ja silmamuna sisekesta vahel asetsev ja optilisest närvist kuni saagservani ulatuv veresoonte- ja pigmendirikas korioidea (joonis 302), mille ülesandeks on a) reetinat läbinud valguskiirte refleksiooni vältimine, b) silmamunasisese rõhu reguleerimine ja c) reetina väliskihi (fotoretseptorite) toitmine, koosneb väljastpoolt sissepoole: 1) sidekoelistest lamellidest moodus-



Joonis 304. Silma soonkesta veresoonestik. (R o h e n i järgi.)

tunud ja lümfiga täitunud pilujaid ruume omavast s u p r a k o r i o i d k i h i s t (*lamina suprachorioidea*), 2) rikkalikku veresoonte (arterite ja veenide) põimikut sisaldavast kollageensetest, elastsetest ja silelihasekiududest kui ka sidekoelistest lamellidest moodustunud (teistest kihtidest paksemast) v a s k u l o o s- ehk s o o n k i h i s t (*lamina vasculosa*), 3) silmapõhjas asetsevast ja perifeerses suunas kord-korralt õhenevast soontevabast (inimesel ja seal puuduvast) l ä i k e t a p e e d i s t (*tapetum lucidum*); viimane moodustub koeral ja kassil kandilistest ja lamedatest (kassil nõeljaid kuldkollaseid kristalle sisaldavatest) rakkudest (r a k k t a p e e t, *tapetum cellulosum*), teistel loomadel aga sidekoelistest kiududest (k i u d t a p e e t, *tapetum fibrosum*); 4) pigmenditust koriokapillaarkihist (*lamina choriocapillaris*), mis sisaldab tihedavõrgulist, kuni saagservani ulatuvat verekapillaaristikku ja 5) reetina pigmentepiteeli vastas asetsevast ja sellega tugevasti seostuvast b a s a a l m e m b r a a n i s t (*membrana basalis*).

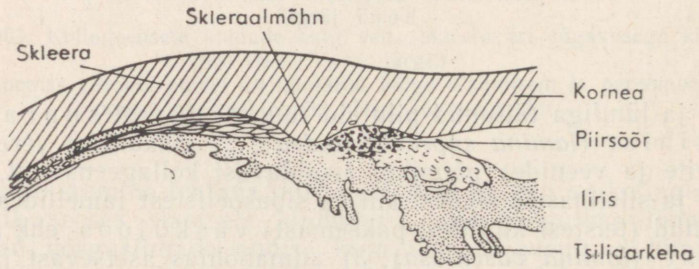
Pärissoonkesta reetina väliskihti toitvaks osaks on kapillaarkiht (joonis 304); valguskiirte refleksiooni väldivad hulgalised (neuraalse päritoluga) pigmentrakud ning intraokulaarse rõhu reguleerimine toimub oletatavasti silelihasekiudude ja elastse

võrgu vahendusel. Loomadel esinev läiketapeet reflekteerib reetinat läbinud valguskiired ja aitab sel teel tõhustada hämaruses orienteerumist. Tema kohal puudub sisekesta pigmentkihis pigment.

Perikorioidkihi lamellaarse ehituse ja ulatuslikkude pilujate ruumide tõttu on korioidea kergesti skleerast eraldatav. Veelgi nõrgem on seos reetinaga; siin aga jääb sisekesta pigmentkiht pärissoonkesta külge.

Tsiliaar- ehk ripskeha (*corpus ciliare*)

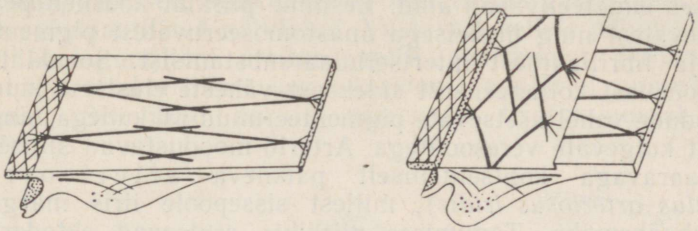
Soonkesta modifitseerunud, reetina saagserva, iirise baasi ja läätse serva vahel asetsev ripskeha, mille ülesandeks on silma akommodeerimine läätse kumeruse reguleerimise kaudu ja oletatavasti ka vesivedeliku (*humor aqueus*) eritamine, koosneb tagapoolsest ehk perifeersest peenekurrulisest ripssõõrist (*orbiculus ciliaris*) ja eespoolsest paksemast, tugevamate radiaalselt paiknevate (silma tagakambrisse ulatuvate) kurdudega (tsiliaarjätketega, *processus ciliares*) kaetud ripspärjast (*corona ciliaris*) (joonis 305).



Joonis 305. Veise silmamuna sein tsiliaarkeha piirkonnast. (Roheni järgi.)
Piirsõõr (jämedatäpiline ala) sisaldab arvukaid atrotsütoosivõimelisi (RES hulka kuuluvaid) endoteelirakke.

Lisaks pärissoonkesta kihtidele (milledest siin puudub koriokapillaarkiht) võtab ripskeha (nagu iirisegi) moodustamisest osa ka silma sisekesta pigmentkiht koos pindmiselt asetseva ühekihilise reetina tsiliaarosaga (*pars ciliaris retinae*); epiteeli sügavam kiht on pigmenteerunud, retinaalepiteel aga pigmenditu. Neist esimene on sisekesta pigmentkihi otsene jätk, teine aga modifitseerunud Mülleri kiududele vastav rakukiht. Reetina närvikoe- ja retseptorelemendid kaovad saagserva kohal.

Ripssõõrilt, tsiliaarjätketelt ja nende vahelt algavate ning isekeskis ristuvate tsonulaarkiudude kaudu, mis kinnituvad läätse kihnule läätse ekvaatori läheduses, seostub lääts ripskehaga.



Joonis 306. Tsiliaarlihase kiudude paigutus puhkavas silmas (vasakul) ja akommodatsiooni korral (paremal). (Roheni järgi.) Ülal — lihasekiud pealtvaates ja all — tsiliaarkeha ristlõikes.

Tsiliaarkeha sidekoelise plaadi ja skleera vahel asetseb siledakiuline tsiliaarlihas (*m. ciliaris*). Tema skleraalmõhnalt ja iirisenurgast algavad kiud kinnituvad tsiliaarsõõri perifeerse osa külge, põhjustades kontraheerudes viimase lähenemist läätse servale (joonis 306). Lihase puhkeajal pingutatud tsiliaarside lõtvub ja lääts ümardub tema elastse kihnu retraktsiooni tagajärjel, kohandades ehk akommodeerides silma lähedaste esemete vaatlemiseks. Kaugusesse vaadates tsiliaarlihas puhkab. Mainitud meridionaalsete kiudude kõrval esineb koduloomadel (hobune, siga, karnivoorid) ka tsirkulaarseid kiude.

Tsiliaarlihas innerveerub eferentselt parasümpaatilisest tsiliaarnärvist.

Tsiliaarkeha veresooned koonduvad peamiselt tsiliaarlihase naabrusse ja tsiliaarjätketesse.

Iiris ehk vikerkest (*iris*)

Iiris on korioideast (*pars uvealis iridis*) ja silma sisekestast (pigmentkihist ja reetinast) moodustunud, kornea ja läätse vahel asetsev tsentraalselt mulgustunud (pupilli piirav) kest, mis temas esineva pigmendi ja lihaskoe vahendusel toimib liikuva valgusdiafragmana, reguleerides (reflektoorsel teel) silma tungiva valguse hulka ja andes reetinale langevale pildile perifeersete valguskiirte äralõikamisega teravust. Kui iirist vaadelda soonkesta osana, siis moodustab ta soonkesta eesmise seina.

Iiris on eespinnalt kaetud eeskambri endoteeliga, tagapinnalt kahekihilise pigmenteerunud epiteeliga ja vahepeal asetseb iirise strooma, mis omakorda jaguneb tiheda struktuuriga piirkihtideks (eesmiseks ja tagumiseks) ja viimaste

vahele jäävaks koheva struktuuriga veresoonterikkaks soonkihiks.

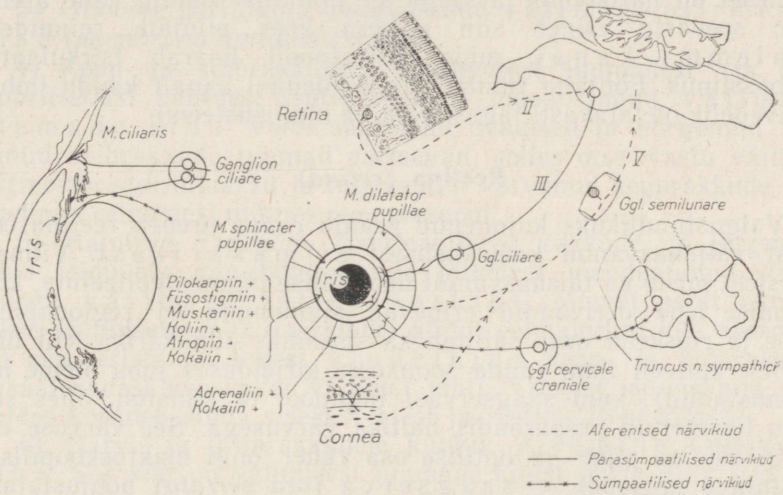
Endoteelkiht, mis on kornea endoteeli otseseks jätkuks, moodustub lamedate rakkude ainsast kihist, milles esinevad erinevas ulatuses endoteelivabad alad. Eesmine piirkiht koosneb peamiselt hargnevatest ning üksteisega anastomoseeruvatest pigmentrakkudest ja fibrillaarsest intertsellulaarsubstantsist. Soonkiht koosneb kohevast kollageensest sidekoest väheste elastsete kiududega ja kiudude vahel asetsevate pigmenteerunud rakkudega ning radiaalselt kulgevate veresoontega. Arterid moodustavad siinses kihis pupillaaravaga kontsentriliselt paikneva arterioosrõnga (*circulus arteriosus iridis*), millest sissepoole iiris märgatavalt muutub õhemaks. Tagumises piirkihis asetsevad ektodermaalse päritoluga iiriselihased: silmaava naabruses tsirkulaarne pupilli sfinkter (*m. sphincter pupillae*) ja perifeersemalt pigmentepiteeli poolt osaliselt kaetuna kiudude radiaalse paigutusega pupilliavardaja (*m. dilatator pupillae*). Ovaalse pupilliga loomadel (hobune, veis) esinevad pupilli otstel ka sellised pupilli sfinkteri kiud, mis üksteisega teravnurkselt ristuvad. Dilataatorlihase kiudude tuuma sisaldavad osad on pigmenteerunud ja näivad seepärast järgneva kihi juurde kuuluvat. Dilataatorlihase pigmenteerumata osa moodustab iirise pigmentepiteeli ees kitsa heleda riba — Bruchi membraani. Depigmenteeritud preparaatidest selgub, et Bruchi membraan osutub vaid tagumise müoepiteelkihi pigmenteerumata alaosaks. Niihästi iirise dilataatorkui ka sfinkterlihas areneb silmakarika lehtedest ja nad moodustavad sellistena lihaskoe müoneuraalse tüübi. Vastandina mesenhümaalsele silelihaskoele ei leidu siin kiudude vahel ei veresooni ega kollageenseid või elastseid kiude. Kaladel ja amfiibidel on iirise lihastik siledakiuline, lindudel ja reptiilidel aga ristvöödiline; samuti on ristvöödiline lindude tsiliaarlihas. Iirise pigmentepiteelkiht on tsiliaarepiteeli sisemise kihi jätkuks. Nagu eespool mainitud, puudub tsiliaarkehas sama kihi rakkudes pigment.

Iirise värvus sõltub pigmendi hulgast ja iseloomust eesmises piirkihis ja stroomas. Sinise värvuse korral on mainitud kihtides pigmenti vähe; pigmendi rohkenedes tekib roheline ja pigmendirikkuse korral pruun vikerkesta värvus. Kaslaste iirise kuldkollane värvus on tingitud sama värvusega pigmendikristallidest iirise strooma rakkudes.

Iirise dorsaalsel ja ventraalsel pupillaarserval esinevad hobusel ja mäletsejalistel (viimastest eriti lambal) silma eeskambrisse ulatuvad tumepruunid iirise koe vohangud — iirisesõmerad (*granula iridis*), milledele omistatakse vesivedeliku setserneerimist. Nad moodustuvad peamiselt iirise tagaepiteelist, mille vahele on tunginud veresooned koos iirise strooma vähese hulgaga. Sõmerate sees leidub erineval arvul ja erinevas suuruses tsüstjaid ruume. Hobusel on iirisesõmerad väikesetsüstilised ja rakurikkad,

lambal aga suurepõielised, rakuvaesemad ja sisaldavad päsmakestetaolisi veresoonte põimikuid. Veisel on iirisesõmerad väga väikesed ja seal nad puuduvad hoopis.

Pupilli dilataatorlihast innerveerivad karotiidpleksusest pärinevad sümpaatilised, sfinkterlihast aga tsiliaarganglionist väljuvad parasümpaatilised närvikiud. Vastavalt sellele põhjustab kraniaalse kaelaganglioni ärritus pupilli avardumist, tsiliaarnärvi ärritus aga sfinkterlihase kontraktsiooni tagajärjel pupillaarava ahenemist. Sensiiblid närvid pärinevad trigeeminusest (joonis 307).



Joonis 307. Iirise ja tsiliaarlihase innervatsioon ja farmakoloogiliste vahendite toime paik ja iseloom. (Zimkina, Lebedinski jt. järgi.) *II* — nägemisnärv, *III* — silmaliigutaja närv, *V* — kolmiknärv.

Tugeva valguse toimel pupill aheneb (valgusrefleks). Vastava refleksi aferentne tee algab reetinast, kulgeb optilise tee kaudu keskajju ja siit mõlemapoolsete okulomotoorsete närvide kaudu iirisesse. Iiriselihased reageerivad valguse intensiivsuse muutustele suhteliselt aeglaselt, ainult 5—30 sekundi jooksul. Hele valgus pimestab hämarusega harjunud silma senikaua, kuni pupill pole vajalikul määral ahenenud. Morfium, eseriin, jt. tingivad pupilli ahenemist, atropiin, adrenaliin jt. aga tema dilatatsiooni. Pupilli laienemine esineb ka alkoholi- ja kloroformimürgistuse puhul ning hirmu, piina ja asfüksia korral (mil vabaneb adrenaliin).

Iirisenurk (*angulus iridocornealis*)

Ala, kus kornea, skleera, iirise tsiliaarserv ja ripskeha omavahel liituvad, nimetatakse iirise- ehk eeskambrinurgaks. Siin esinevad iirise ja skleera koest tekkinud ning endoteelirakkudega kaetud põrgad, mis kaarjalt kulgedes kinnituvad skleerale ja osaliselt ka kornea tagumisele piirmembraanile, moodustades iirise harikõõluse ehk iirisenurgakäsna (*lig. pectinatum iridis s. spongium anguli iridocornealis*). Põrkade vahele jäävad isekeskis ja silma eeskambriga seostuvad korrapäratud lümfiga täidetud Fontana ruumid (*spatia anguli iridocornealis*). Inimesel on harikõõlus ja seega ka Fontana ruumid vähe arenenud; seevastu esineb siin skleera koes pilujate ruumidena Schlemmi kanal, mida väljastpoolt haarab tsirkulaarne venoossiinus. Fontana ruumide ja Schlemmi kanali kaudu imbub vesivedelik oletatavasti tagasi vere- ja lümfisüsteemi.

Reetina (*retina*)

Valgustundlikuks kujunenud peaaju osana areneb reetina eesajust väljakasvanud kahelehelisest silmakarikast. Viimase välisleht püsib ka täiskasvanuil ühekihilise pigmentepiteelina, kuid sisemise lehe derivaadid erinevad silmamuna eri regioonidest: iirise ja ripskeha osas säilitab ka sisemine silmakarika leht ühekihilise epiteeli ilme (mida soonkesta kirjelduses juba oleme iseloomustanud), kuid saagservast tagapool ta kihistub, olles seetõttu fikseeritud preparaadis hallika värvusega. See värvuse erinevus reetina pime- ja optilise osa vahel ongi makroskoopiliselt eristatava piirjoone — saagserva (*ora serrata*) põhjustajaks.

Elusas silmas on reetina optiline osa transparentne ja seepärast silmapõhja vaatlemisel mittenähtav. Nähtavad on üksnes temas kulgevad veresooned ja läbikumavate korioidea veresoonte tõttu punakas silmapõhi.

Silmakarika kummagi lehe derivaadid ühelt poolt pigmentepiteeli näol, teiselt poolt reetina kihtide näol jäävad saagservast tagapool (s. o. reetina optilise osa kohal) isekeskis nõrgalt seostunuks, mis avaldub niihästi silmapõhja preparaatide valmistamise korral kui ka teatavatel patoloogilistel juhtudel reetina irdumisena pigmentkihist (*ablatio retinae*). Reetina pimeosa kohal jäävad mõlemad karikalehe derivaadid epiteelkihtide näol tugevasti teineteisega seostunuks.

Reetina optiline osa (*pars optica retinae*). Värvitud histoloogilises preparaadis on silmamuna sisekest jaotatav (korioidea poolt alates) järgmiseks kümneks (või üheteistkümneks) kihiks (joonis 302).

1) Pigmentepiteel, mis moodustub 5—6-kandilistest peente jätkete kaudu järgmises kihis esinevate kepikeste ja kolvi-

keste vahele ulatuvatest ja pruuni pigmendi fustsiini kristalloidseid sõmeraid sisaldavatest rakkudest. Tsellulaar- ja fibroostapeedi kohal pigment siinsetes epiteelirakkudes puudub või teda esineb vaid vähesel määral. Heleda valguse korral liiguvad pigmendisõmerad rakukehast jätketesse, kuid hämaruses rändavad nad rakukehasse tagasi. Pigmentrakkude jätkete kaudu välditakse valguse hajumine ühelt kolvikeselt teisele.

2) Valgusretseptoritest — kepikestest ja kolvikestest — koosnev kiht. Selle kihini jõudmiseks peavad valguskiired (nn. invertses silmas, mis esineb kõikidel vertebraatidel) läbima kõik järgnevalt loetletud reetinakihid.

3) Glioosse päritoluga mulgustunud välimine piirmembraan (*membrana limitans externa*).

4) Kepp- ja kolbrakkudele kuuluvatest tuumadest (ja neid ümbritsevast vähesest tsütoplasmast) moodustunud välimine tuumade kiht. Veidi suuremad ovaalsed ja nõrgemini värvunud kolbrakkude tuumad asetsevad selles otse vastu välimist piirmembraani, ümarad ja tugevamini värvunud kepprakkude tuumad aga eelmistest mitmes reas seespool.

5) Mainitud nägemis- (neuroepiteeli) rakkude ja järgmiseskihis leiduvate ganglionirakkude jätketest moodustunud võrkja ilmega välimine retikulaarkiht. Mõnelt poolt nimetatakse välimiseks retikulaarkihiks ainult eelmainitud kihi seespoolset osa, eristades sellest kiudkihina kepp- ja kolbrakkude basaalosadest koosnevat välimist kihti. Viimast iseseisvana vaadeldes koosneb silma sisekest 11-st ja reetina 10-st kihist.

6) Närvi- ja gliiarakkudele kuuluv sisemine tuumade kiht. See kiht on välimisest tuumade kihist õhem ning sisaldab bipolaarsete, horisontaalsete ja amakriinsete närvirakkude kõrval ka glioossete radiaalkiudude ehk tugirakkude tuumi.

7) Naaberkihtide närvirakkude jätketest moodustunud sisemine retikulaarkiht.

8) Ganglionirakkude kiht, mida seetõttu, et siinsetest rakkudest väljuvad optikusnärvi kiud, nimetatakse ka optikusnärvi ganglioniks. Siinse kihi rakkudest on ühed märgatavalt suuremad (hobusel 40—50 mikronit), tugevasti arenenud dendriitidega ja Nissli känkudega; teised, väiksemad, sarnanevad hüpotaalamuse vegetatiivsete tuumade rakkudega ja neil on kirjeldatud neurosekretsiooni esinemist.

9) Optikusnärvi müeliniseerumata kiudude kimpudest moodustunud närvikiudude kiht.

10) Glioosne sisemine piirmembraan (*membrana limitans interna*).

Sisemist ja välimist tuumade kihti nimetati varem ka sõmerkihtideks põhjusel, et möödunud sajandi algul loomsed rakud sõmerate ehk terakeste nimetust kandsid. Arusaadavalt ei moo-

dustu mainitud kihid mitte üksnes rakutuumadest, vaid ka tuumasid ümbritsevast tsütoplasmast.

Loetletud kihid muutuvad paksuse ja tuumade arvu poolest saagserva naabruses ja samuti silmamuna optilise telje kohal ning nad puuduvad hoopis nn. pimetähnis ehk optikusnärvi papillis, s. o. paigas, kus nägemisnärvi kiud sõelplaadi kaudu silmamunast väljuvad.

Inimesele omases kõige teravama nägemise paigas — optilise telje vastas asetsevas kollastähnis (*macula lutea*) — tekib reetina sisepinnal tema kihtide osalise reduktsiooni tõttu lohkjas süvend — tsentraallohk (*fovea centralis*), milles leidub peamiselt vaid pikaks muutunud kolvikesi (fotoretseptoorseid elemente). Selline lohustunud ala põllumajandusloomade reetinas puudub ja teravaima nägemise alana esineb neil reetinaväljaks (*area retinae*) nimetatav heledam ümar või vöötjas ala silmapõhjas. Viimases on kolbrakkude ja bipolaaride arv kepprakkude arvel suurenenud ja optikusnärvi ganglionirakud asetsevad siin mitmes reas.

Reetina paksus looma suurusest ja silmamuna diameetrist oluliselt ei sõltu: nii hobusel kui ka kassil on see keskmiselt 100 mikronit.

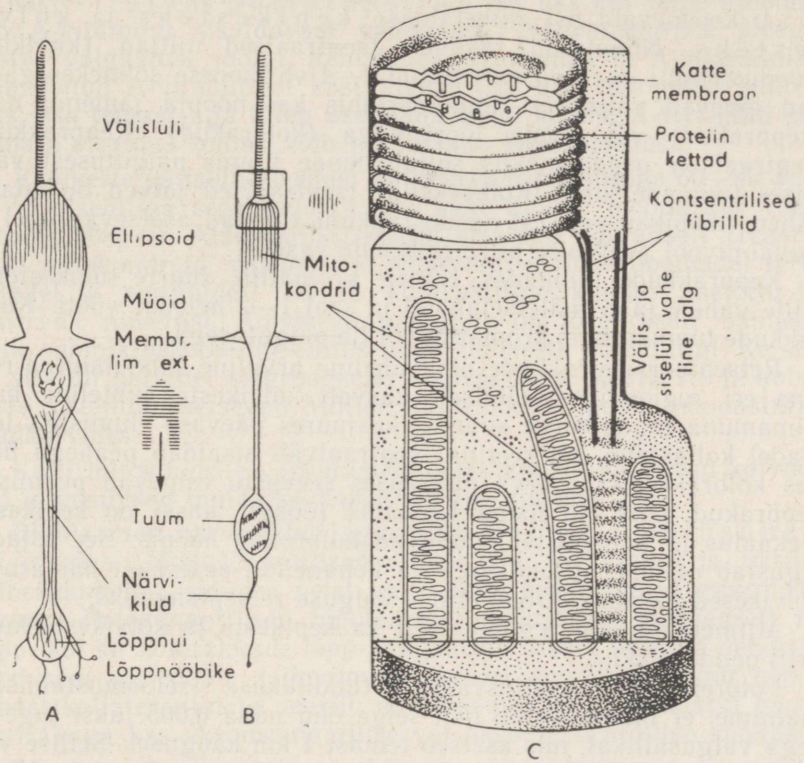
Veri suundub reetinasse ja väljub siit nägemisnärvis asetsevate soonte (*a.* ja *v. centralis retinae*) kaudu. Mainitud veresoonte harud ja viimaste vahel paiknev kapillaaristik esinevad ainult reetina seespoolsetes kihtides. Välimine retikulaarkiht ja temast väljaspool asetsevad reetinakihid on avaskulaarsed, toitudes koroidea kapillaaristiku kaudu. Tsentraalse retinaalarteri suuremad harud asetsevad närvikiudude kihis, väiksemad harud ganglionirakkude ja sisemises retikulaarkihis. Kapillaaristik ulatub kuni sisemise tuumade kihi välispiirini. Hobusel on reetina veresoontega varustatud üksnes 4—6 mm ulatuses nägemispapillist arvates. Ülejäänud reetina on hoopis veresoonteta (Rohen). Lümfisooned reetinas puuduvad.

Reetina optilises osas esinevate rakuliste elementide kuju ja omavaheline seos on üksikasjalikumalt jälgitavad ainult metüleensinisega värvitud või impregneeritud preparaadis.

Värvitud lõikepreparaadis eristatavad 9 või 10 reetinakihti moodustuvad peamiselt kolmeks lüliks reastunud rakulistest elementidest: väljaspoolsetest neuroepiteeli- (kepp- ja kolb-) rakkudest, seespoolsetest optilise ganglioni multipolaarsetest rakkudest ja vahepealset lüli moodustavatest, välimise ja sisemise kihi elemente ühendavatest bipolaarsetest närvirakkudest. Viimased on võrreldavad spinaalganglioni rakkudega, kusjuures nende meelerakkudega seostuv dendriitjätke vastab spinaalnärvi dorsaalse juure (perifeersele) kiule.

Reetinas esinevatel rakkudel on pikk iga. Jagunemis- resp. regeneratsioonivõime neil puudub.

Fotoretseptoorsed elemendid. Reetina välispinnal esineb kahte liiki retseptoorseid (neuroepiteliaalseid) rakke, mida nende retseptoorse osa kuju alusel nimetatakse kepp- ja kolbrakkudeks (joonis 308). Nad on kontaktis optilise tee kolmeneuronilise ahela esimese lüliga — reetina bipolaarsete rakkudega.



Joonis 308. Reetina kolbraku (*A*) ja keppraku (*B*) ehituse skeem. *C* näitab kepikese välislüli ja ellipsoidi elektronmikroskoopilist ehitust. (Sjöstrandi ja Roheni järgi.)
Jäme nool näitab silma tungiva valguse ja peen nool erutuslaine kulgemise suunda.

Retseptoorsete rakkude hulk 23-mikronise küljepikkusega kvadraadi pinnal võrdub väljaspool reetina tsentraalvälja põllumajandusloomadel 16—25-ga. Retseptoorsete rakkude arvuline suhe ganglionirakkude arvuga sõltub samuti reetina regioonist. Fooveas või selle kohal asetsevas reetina tsentraalväljas on oletatavasti iga kepikese ja kolvikese jaoks üks bipolaar ja iga bipolaari jaoks üks ganglionirakk. Perifeerses reetina osas seevastu võib ainus-

ganglionirakk edasi juhtida sadadelt või tuhandetelt retseptoorsetelt rakkudelt saadavat erutust. Nii ületab näiteks veisel retseptoorsete rakkude arv väljaspool tsentraalvälja ganglionirakkude arvu 4500-kordselt.

Retseptoorsete rakkude perifeerseid, pigmentepiteeli ja välimise piirmembraani vahel paiknevaid ning *välis- ja sisesegmendist* koosnevaid osi nimetatakse *kepikesteks* ja *kolvikesteks*. Nimetatud rakkude tsentraalsed niitjad (kiudkihti moodustavad) osad on varustatud 2—4 varikoosse sõlmekesega ja nad lõpevad välimises retikulaarkihis kas nööpja jämendi näol (kepprakud) või põisja lõppnuiaga (kolbrakud). Kepprakkude tsentraalsete osade pikkus sõltub nende tuuma paigutusest välimises tuumade kihis. Kolbrakkude tsentraalsed jätked on enamvähem ühepikkused, sest nende rakkude tuumad asetsevad ühel ja samal nivool (välimise piirmembraani vastas).

Kepprakkude tuumades esineb kromatiin suurte tükikestena, mille vahele jääb mäletsejalistel ja seal 1—2 heledat vööti. Kolbrakkude tuumades on kromatiin võrkja paigutusega.

Retseptoorsete rakkude omavaheline arvuline suhe muutub reetina eri regioonides. Üldiselt kasvab kolvikeste suhteline hulk silmamuna tagapooluse suunas, kusjuures päevase eluviisiga loomadel kollastähn või reetina tsentraalväli sisaldab peaaegu üksnes kolbrakke, saagserva naabruses seevastu esinevad peamiselt kepprakud. Öise eluviisiga loomadel (öökull, kass) on kepikesed ülekaalus ja nahkhiirtel puuduvad kolbrakud hoopis. See asjaolu õigustab oletust, et kepikesed on kohanenud peamiselt hämara ja kolvikesed päevase, kromaatilise valguse retseptsiooniks.

Mitmeti muutub regionaalselt ka kepikeste ja kolvikeste kuju, eriti nende pikkus.

Fotoretseptori imetlusväärse tundlikkuse iseloomustamiseks mainime, et inimene võib läbi selge õhu näha 0,005 luksi tugevusega valgusallikat, mis asetseb temast 1 km kaugusel. Sellise valguse energia on niivõrd väike (ligikaudu 10^{-10} ergi), et 1 väikese kalori moodustamiseks peaks ta paistma 60 miljonit aastat.

Selgroogsete (inverteerunud) silmas on fotoretseptorid valgusest ära pöördunud, mispärast valguskiired peavad kepikeste ja kolvikeste välissegmentideni jõudmiseks läbima kõik reetinakihid. Läbipaistvusele vaatamata hajutab reetina mõnevõrra silmapõhjale projitseeritavat pilti. Oluliselt selgem aga on pilt inimesel reetina tsentraallohus, sest siin on reetina seespoolsed kihid redutseerunud ja siin puuduvad ka reetinasisesed veresooned; tsentrallohu kohal on eriti arenenud reetinat toitev korioidea kapillaarkiht.

Fotoretseptorid puuduvad kohal, kus nägemisnärv väljub silmamunast, mispärast nägemisnärvi papill osutub füsioloogiliselt *pimetähniks*; siia langev eseme kujutus jääb nähtamatuks.

Kepikesed ja kolvikesed. Niihästi kepikesed kui ka kolvikesed koosnevad peenemast (1,5—2 mikronit) välislülist ja jämedamast siselülist. Neist on välislüli tõeline fotoretseptor, siselüli aga eeskätt ainevahetusorgan. Kepikeste välislüli sisaldab (4—10%) valgustundlikku roosaka värvusega ainet rodopsiini (nägemispurpurit) ja kolvikeste välislüli violetset jodopsiini ehk porfüropsiini. Nii üks kui teine moodustub A-vitamiini sisaldavast valkainest. Nägemispurpur pleegib kestva valgustuse mõjul, lõhustudes retineeniks ja A-vitamiiniks. Vabanenud A-vitamiinist kasutatakse osa uue rodopsiini sünteesiks, osa temast aga tuleb asendada toidu kaudu. A-vitamiini piisamatu sisaldus toidus võib põhjustada kanapimedust.

Kepikeste välislüli koosneb ristketastest paksusega 60—90 Å ja ta on siselüliga seostunud üksnes kahe kiulise moodustise varal (joonis 308, *C*). Atsidofiilne siselüli sisaldab hulgaliselt (reastunud) mitokondreid, vakuoole ja sõmeraid; paljudel loomadel (eriti kaladel ja amfiibidel) on ta kontraktiilne, kandes seetõttu ka müoidi nimetust. Kolvikese välislülil on tõenäoliselt samasugune submikroskoopiline ehitus nagu kepikeste välislülilgi. Ka siin on siselüli paljudel selgroogsetel kontraktiilne. Kepikeste ja kolvikeste siselülid asetsevad Mülleri tugirakkude poolt moodustatud kiudkorvides.

Kulli mitokondrite värvimisviisi kasutamisel värvuvad kolvikesed intensiivselt punaseks, kepikesed aga siniseks.

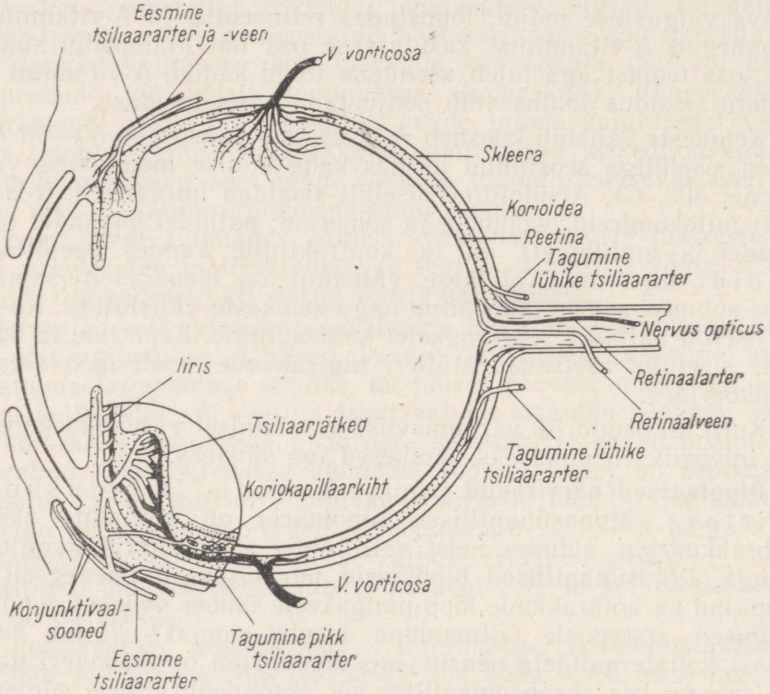
Bipolaarsed närvirakud jagunevad mono- ja polüsünaptilisteks. Monosünaptilised bipolaarid on kontaktis üksnes kolbrakkudega, sidudes neist vaid ühte optikusnärvi ganglionirakuga. Polüsünaptilised bipolaarid moodustavad üheaegselt nii kepp- kui ka kolbrakkude lõpp-pungakeste ümber põõsjad dendriithargused; sissepoole (silmamuna tsentri suunas) väljub nende kehast kollateraalideta neuriit, mis moodustab optikusnärvi ganglionirakuga kas aksonsomaatilise või aksondendriidilise sünapsi.

Bipolaarsete närvirakkude kõrval esinevad sisemises tuumade kihis veel kahesuguse assotsiatiivse talitlusega närvirakud: 1) multipolaarsed horisontaalrakud, millede jätked (dendriidid ja hobusel kuni 1 cm pikkune neuriit) hargnevad välimises retikulaarkihis, tõhustades fotoretseptorite ja bipolaarsete ganglionirakkude vahelist sidet, ja 2) unipolaarsed (neuriidita) amakriinrakud, millede pirnjast kehast väljub sageli ainus jätke, hargnedes seesmises retikulaarkihis kas enam-vähem ühes tasapinnas või kihi kogu sügavuses.

Horisontaalrakud paiknevad sisemise tuumade kihi välistsoonis; nende dendriit on kontaktis 6—50 kolbiga ja neuriit kannab erutuse üle välimise retikulaarkihi ulatuslikule alale.

Optikuse ganglionirakud jagunevad samuti kahte liiki: väiksemateks, kuid arvukamateks monosünaptilisteks ehk indi-

viduaalseteks ja suurematekspolüsünaptilisteks ehk difuusseteks ganglionirakkudeks. Monosünaptiliste ganglionirakkude dendriidid seostuvad ainsa kolvikese-bipolaariga, kuid nende kehal võivad samal ajal esineda (aksonsomaatilised) sünapsid ka teiste bipolaaridega. Polüsünaptilistel ganglionirakkudel on kihilised dendriithargused, millede kaudu nad seostuvad mitme bipolaariga ja amakriinrakkudega.



Joonis 309. Silmamuna veresoonestik. (Prince'i jt. järgi.)

Neuraalse talitluse kõrval omistatakse väikestele ganglionirakkudele ka neurosekretoorset funktsiooni ja oletatakse, et just sellise neurosekreedi kaudu suudab reetina mõjutada mitmekesiseid vegetatiivseid funktsioone (hemopoeesi, seksuaaltsüklit, organismi talitluste ööpäevast rütmi jne.).

Optiliste ganglionirakkude müeliinita närvikiud suunduvad konvergeerivalt optilise papilli poole ja lahkuvad silmast nägemisnärvi näol. Mainime siinkohal, et optikusnärvis leidub peaajusse suunduvate kiudude kõrval ka vastassuunas kulgevaid kiude, mis lõpevad ganglioosses ja sisemises tuumade kihis.

Reetinas esinevateks glioosseteks elementideks on: 1) pikad,

sisemisest piirmembraanist välimiseni ulatuvad ning sisemise tuumade kihi kohal tuumaga varustuvad Mülleri radiaalkiud ehk tugirakud ja 2) peamiselt närvikiudude kihis ning ganglioosses ja sisemises retikulaarkihis leiduvad astrotsüüdid.

Tugirakud anastomoseeruvad isekeskis süntsütiaalselt jätkete kaudu, milledel tuumakihtide kohal on plaatjas, retikulaarkihtides aga niitjas ilme. Mainitud jätked moodustavad neuraalsetele elementidele toese. Välimine ja sisemine piirmembraan osutuvad glioosse süntsüütiumi tihenenud osadeks. Saagserva kohal lähevad Mülleri rakud üle tavalisteks epiteelirakkudeks.

Iga tugirakk seisab oma koonusetaoliselt laienenud baasiga vastu klaaskeha nii, et klaaskeha on kogu ulatuses kaetud tugirakkude basaalosadega.

Silmamuna seina veresoonestikku näitab joonis 309.

Lääts, klaaskeha ja vesivedelik

Lääts (*lens*). Iirise taga asetsev ja ripskehale kinnituv bikonveksne lääts aitab silma dioptrilise aparaadi osana kujundada vaadeldavast esemest reetina pinnal vähendatud ja ümberpööratud pilti. Samal ajal on lääts reetinale valgusfiltriks, kaitstes reetinat teda kahjustavate lühilaineliste (< 4000 Å) valguskiirte eest. Absorbeerides olulisel määral siniseid ja violetseid kiiri, aitab lääts silmas vähendada kujutise ääri värviliseks muutvat kromaatilist aberratsiooni.

Lääts koosneb 1) pikkadest kuuekandilistest prismadest, läätsekiududest (*fibrae lentis*) moodustunud läätsesubstantsist (*substantia lentis*), 2) seda ümbritsevast struktuuritust ja elastsest läätsekihnust (*capsula lentis*), 3) läätse eesküljel kihnu all asetsevast, lamedate või kuubikuliste rakkude ühest kihist moodustunud läätseepiteelist (*epithelium lentis*).

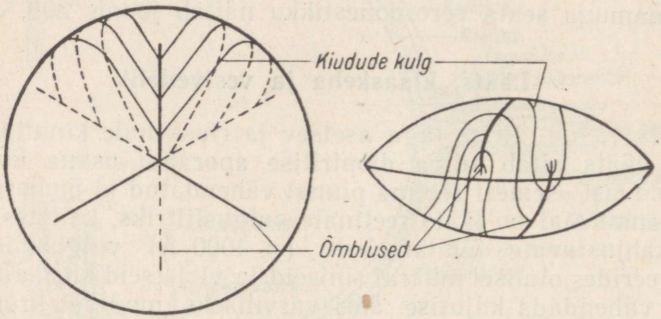
Veresooned ja närvid läätses puuduvad, seepärast ta toitub osmoosi teel ja on ilma tundlikkuseta.

Lääts tekib silmakarika kohal ektodermist arenenud põiekesena. Põiekese eesseina moodustavad rakud säilitavad epiteliaalse ilme, esinedes täiskasvanul läätseepiteelina. Tagapoolsed rakud aga kujunevad pikenedes läätsekiududeks ja põiekese õõnt täites muudavad nad läätse kompaktseks kehaks. Läätsekiudude üleminek epiteelirakkudeks toimub läätse ekvaatori kohal nii, et läätseepiteeli rakud siin mõlemal pool tuuma kord-korralt pikenevad (joonis 301). Mainitud kohal leidub isegi täiskasvanuil üksikuid mitoose.

Läätse tsentraalne, kõvem osa kannab läätsetuuma (*nucleus lentis*) nimetust. Teda moodustavad enam-vähem meridio-

naalselt kulgevad kiud on kaotanud tuuma ja on sakiliste servadega. Perifeersetel pehmetel, läätsekoort (*cortex lentis*) moodustavatel peakiududel on veidi spiraalne kulg; nad sisaldavad tuuma ja nende kontuurid on siledad; nende läbipaistvaks muutunud protoplasma kannab kristalliini nimetust.

Kiude siduv kittaine koondub läätse ees- ja tagaküljel kolme- (või mitme-) harulise läätsetähe näol. Siin puutuvad üksteisega kokku läätsekiudude tipud. Seejuures tähe tsentrist algavad kiud lõpevad vastasküljel (teise tähe) kiire tipul ja vastupidi. Nii ei haara kiud täielikult läätse ühte poolt. Läätsetähed paiknevad läätse ees- ja tagapinnal nii, et ühe kiired (*radii*) asetsevad teise kiirte vahekohal (joonis 310). Täiskasvanud inimesel on läätsetähed korrapäratult mitmeharulised.



Joonis 310. Kiudude kulg ja nende liitekohad (ömblused) läätses.
Katkendjooned näitavad kiudude ömblusi läätse tagaküljel. Vasakul — läätse eestvaade; paremal — lääts ekvaatorilt vaadatuna.

Läätsekihn koosneb kollageenile lähedastest skleroproteiinist ja polüsahhariididest, sisaldades jälgedena ka glutatiooni ja nukleotiide. Talle on omane kaksikmurdmine.

Lääts kinnitub tsiliaarkehale homogeensetest ja venimatutest, tsiliaarkeha basaalmembraanist algavatest ja läätsekihnuga mõlemal pool läätse ekvaatorit seostuvatest tsonulaarkiududest (*fibrae zonulares*) moodustunud tsiliaarsideme (*zonula ciliaris*) varal.

Klaaskeha (*corpus vitreum*). Silmamuna sisemust täitev glioosse päritoluga veerikas ja läbipaistev klaaskeha koosneb sültjast valgu geelist (*humor vitreus*) ja selles asetsevatest vähestest rakkudest (ümarad leukotsütaarsed elemendid, üksikud käävjad sidekoerakud) ning (fikseeritud materjalis) korrapäratult asetsevatest terastunud kiudude võrgust. Kiud tihenevad klaaskeha pin-

nal klaasmembraaniks (*membrana vitrea*), kulgedes siin peamiselt ekvatoriaalselt. Veisel, seal ja koeral leidub klaaskehas optilise papilli ja läätse tagapooluse vahel embrüonaalse hüaloidarteri jäänuseid sisaldav hüaloidkanal (*canalis hyaloideus*). Klaaskeha suurt viskoossust põhjustab hüaluroonhappesisaldus.

Vesivedelik (*humor aquaeus*). Silmamuna avaskulaarseid struktuure (korneat, läätse ja klaaskeha) hapnikuga ja toitainetega varustav läbipaistev vesivedelik meenutab koostiselt peaaegu valguvaba vereplasmat, kuid erineb viimasest reaktsiooni, C-vitamiini rohkuse ning vesinikkarbonaatide ja kloriidide sisalduse poolest. Need asjaolud viitavad sellele, et vesivedelik ei ole lihtne vere transudaat, vaid sekretsiooniprodukt. Vesivedelik tekib tsiliaarjätketes (võimalik, et hobusel ja mäletsejalistel ka iirisesõmerais) ning valgub silma tagakambrist eeskambrisse ja viimasest tsiliaarsesse veenipõimikusse. Kogu vedelik vahetub umbes 1,5–2 tunni jooksul. Rakke ta ei sisalda.

Kornea läbipaistvuse tõttu transplanteeritakse silma eeskambrisse koe- või organitükikesi nende kasvu jälgimiseks. Nähtava liigispetsiifilisuse puudumise tõttu sobib vesivedelik ka liigivõõra materjali kasvatamiseks.

Silma ehituse kohanemine looma eluviisidega

Nende loomade silmad, kes on võrdselt aktiivsed nii päeval kui ka öösel (puhates ja magades irregulaarsete vaheaegade järel), on kohanenud valguse intensiivsuse väga ulatusliku kõikumisega. Sellistel loomadel iseloomustavad silmade ehitust järgmised tunnused: 1) kepikeste ja kolvikeste rikkalik esinemine; 2) pigmendi liikumine kepikeste ja kolvikeste vahele intensiivse valgustuse ajal; 3) kepikeste ja kolvikeste välissegmentide liikumine intensiivse valgustuse puhul pigmentkihti; 4) pupilli arenenud liikumine (avardumine ja ahenemine). Viimati mainitud omapära esineb eeskätt kõrgematel selgroogsetel, kel retinomotoorsed protsessid (pigmendi ja kepikeste ning kolvikeste liikumine) on üldiselt minimaalsed.

Päevase eluviisiga loomadel esinevad silmades järgmised adaptatsiooni tunnused. 1. Silmamuna, eriti lääts, on suhteliselt suur ja samuti on siin kasvanud läätse ja reetina vaheline distants. Selline ehituslik omapära, mis esineb inimesel, lindudel ja päevase eluviisiga imetajatel, võimaldab suuremat reetinale projitseeritavat pilti ja vaadeldava eseme teravamat eristamist. Hoopis vastupidine on selle poolest lugu öise eluviisiga loomadel (näiteks hiirtel). 2. Kolbrakkude suhtelise hulga kasv ja nende impulsse peaajju kandvate närvikiudude arvu suurenemine. 3. Spetsiaalsete alade väljakujunemine optilise telje piirkonnas (*fovea, area cent-*

ralis retinae), kuhu kolvikesed on eriti kontsentreerunud. 4. Värvifiltrite esinemine silmas, mis eriti spektri sinise osa absorbeerimisel vähendavad kromaatilist aberratsiooni; mammaalidel toimivad selliste filtritena läätse kõrval reetina kapillaarid.

Hämaruses nägemiseks kohanenud öise eluviisiga loomade silmi iseloomustavad: 1) kepikeste suhteliselt suurem arv kolvikestega võrreldes; 2) pilujas pupill, mis on suuteline heleda valguse puhul ahenema tugevamini kui ümar pupill ja mis hämaruses maksimaalselt avanedes ümardub; 3) läiketapeet soonkestas, mis reetinast läbitunginud valguse teistkordselt tagasi heidab ja seega silma tundlikkust valguse suhtes suurendab (nägemisteravust samal ajal vähendades).

Nägemisnärv, optilised teed ja nägemistsentrumid

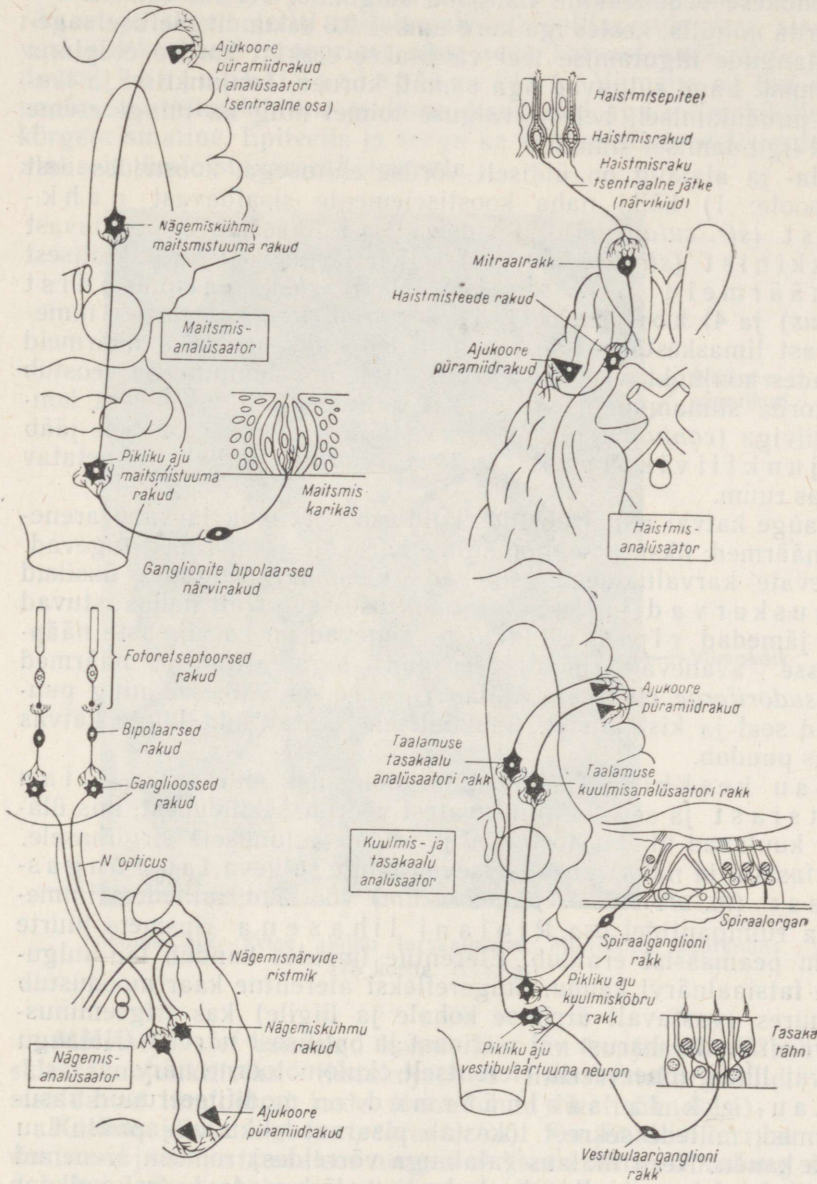
Optiline närv, olles (nagu reetinagi) peaaju osa, on kaetud peaajule omaste kestadega, kusjuures piaalkest katab vahetult nägemisnärvi ja jaotab selle ebaselgelt eraldatud kimpudeks. Kõva- ja arahnoidaalkesta vahele jääb arenenud subduraalruum, arahnoidaal- ja piaalkesta vahele aga pilujas subarahnoidaalõõs. Optikuse papilli (sõelplaadi) kohal lähevad mainitud ajukestad üle skleeraks ja soonkestaks. Nägemisnärvi teljel asetsevad sidekoelisse vääti sulundunuina reetina tsentraalarter ja veen. Optilise närvi kiud meenutavad neurilemmi puudumisega ajusiseseid närvikiude. Nende müeliintupp pärineb gliiarakkudest.

Reetinast väljunult muutuvad nägemisnärvi kiud müeliniseerunuks.

Ajusääri ümber haarates suunduvad nägemisnärvid koorealustesse nägemistsentrumitesse, mis asetsevad taalamuse tagapoolses osas, eesmises nelikküngastikus ja välises genikulaatkehas. Siit kannavad närvikiud erutuslaineid kuklasagarais paiknevatesse ajukoore nägemistsentrumitesse. Nii seostub reetina niihästi ajukoorega kui ka arvukate koorealuste tsentrumitega (joonis 311). Kõik need reetina seosed võimaldavad valgusärritusel esile kutsuda väga erinevaid ja keerukaid reflektoorseid reaktsioone keha kõikides osades. Ajukoores asetseva optilise tsentrumi vigastusele järgneb (kortikaalne) pimedus. Mõistetavalt järgneb pimedus ka kõikide teiste nägemisanalüsaatori alaosade vigastusele või läbilõikamisele; samal ajal kaob ka reflektoorne toime teistesse organitesse.

Silmalaud (*palpebrae*)

Silmamuna eeskülje kaitsmise ja puhastamise osas on silmalauge võrreldud auto klaasipühkijatega: silmade pilgutamisel viivad laud ära kogunenud tolmu, jättes samal ajal kornea pinnale



Joonis 311. Mõningate analüsaatorite histoloogilise ehituse ja paigutuse skeemid. (P. A. Kovalski järgi, veidi muudetult.)

uue õhukese vedelikukihi. Laugude sulgumise refleks toimub 5—50 korda minutis, kestes iga kord umbes 0,3 sekundit. Sellise sagedase laugude liigutamise teel välditakse eeskätt kornea eespinna kuivamist. Laud sulguvad aga samuti kornea, konjunktiivi ja laugude puudutamisel, heleda valguse toimel ning ka mingi eseme järsul ligindamisel silmale.

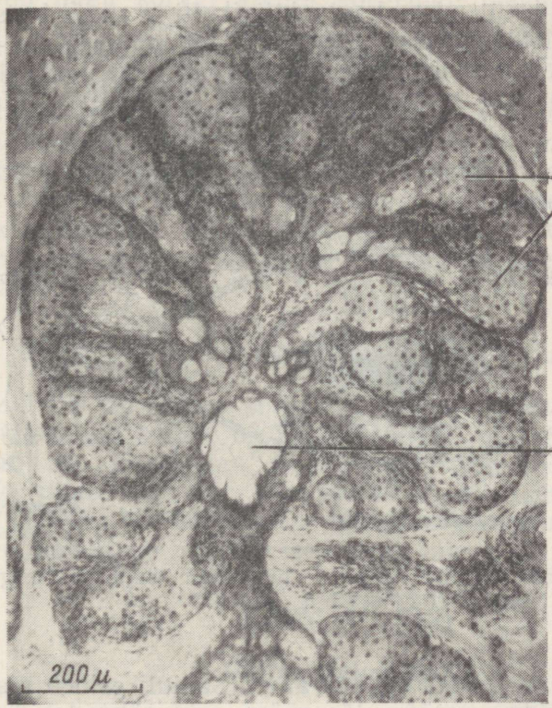
Üla- ja alalaug on üldiselt võrdse ehitusega, koosnedes eest tahapoole: 1) kõiki naha koostiselemente sisaldavast nahkkihist (*str. cutaneum*), 2) sidekoelisest lihasekiude sisaldavast keskkihist (*str. medium*), 3) sellele järgnevast tihedakiulisest launäärmeid (*gl. tarsales*) sisaldavast lauplaadist (*tarsus*) ja 4) konjunktiiviks (*conjunctiva palpebrae*) nimetatavast limaskestast. Lau serval läheb nahk karvu ja näärmeid kaotades konjunktiiviks üle (joonis 301). Lau konjunktiiv seostub omakorda silmamuna eeskülge katva limaskestaga, skleera konjunktiiviga (*conjunctiva sclerae*), kusjuures kummagi vahele jääb konjunktiivikotiks (*saccus conjunctivalis*) nimetatav pilujas ruum.

Lauge katval nahal on tihe, kuid õrn karvastik ja vähe arenenud näärmed; üksnes seal on siinne karvkate ja näärmed tugevad. Erinevate karvaliikidena esinevad (loomade) laugudes üksikud siinuskarvad ja lau serva naabruses sügavalt nahas istuvad ning jämedad ripsmed (*cilia*). Tugevad on ka viimaste nääpsudesse avanevad modifitseerunud higi- (Molli) näärmed (*gl. sudoriferae ciliares*). Alalau ripsmed on väikesed ning puuduvad seal ja kiskjalistel. Subkuutisele vastav kiht lauge katvas nahas puudub.

Lau keskkiht moodustub kõõlusjast sidekoest — lau fastsiast ja sellele kinnituvatest vöötlihasekiududest, mis ülalaus kuuluvad ülalau tõsturile ja alalaus alumisele sirglihasele. Lau fastsia ja naha vahel asetsevad lauge sulgeva lau rõngaslihase (*m. orbicularis palpebrarum*) vöötkiud, milledest inimesel ja ruminantidel osa Riolani lihasena ripsmete juurte kaudu peamassist eraldub. Eferentne impulss kandub lau sulgurisse fatsiaalnärvi kaudu. Sulgerefleksi aferentne kaar moodustub seejuures (vastavalt ärrituse kohale ja liigile) kas trigeeminusnärvi oftalmikusharust või reetinast ja optilisest närvist. Ülalaugu tõstvat lihast innerveerib eferentselt okulomotoorne närv.

Lau- ehk tarsaalnäärmed on modifitseerunud rasunäärmed, millede sekreet tõkestab pisaravedeliku väljapääsu lau serva kaudu. Need ülalaus (alalauga võrreldes) rohkem arenenud näärmed avanevad pikkade, hulgaliste lõpposade keskel paiknevate ja lau serval perpendikulaarselt asetsevate juhade varal lau serva sisekandi kohal. Näärmete ja seega ka nende juhade arv kummaski laus erineb liigiti ja indiviiditi, ulatudes mitmekümneni. Kõiki näärmeid seob omavahel ja ümbritseb lauplaat (joonis 312).

Lau sidekest ehk lau konjunktiiv koosneb lümfotsüütiderikkast ja sageli (eriti mäletsejalistel) solitaarsõlmekesi sisaldavast sidekoelisest proopriast ning seda katvast karikrakke sisaldavast konjunktivaalepiteelist. Viimane on lau serva naabruses mitmekihiline ja lame, kaugemal aga mitmekihiline ja kõrgeprismaline. Epiteelis ja seega ka konjunktiivivedelikus leidub alaliselt lümfotsütaarseid elemente.



Joonis 312. Veise alalau tarsaalnääre. Mikrofoto. Suurendus 75 korda. (Orig.)

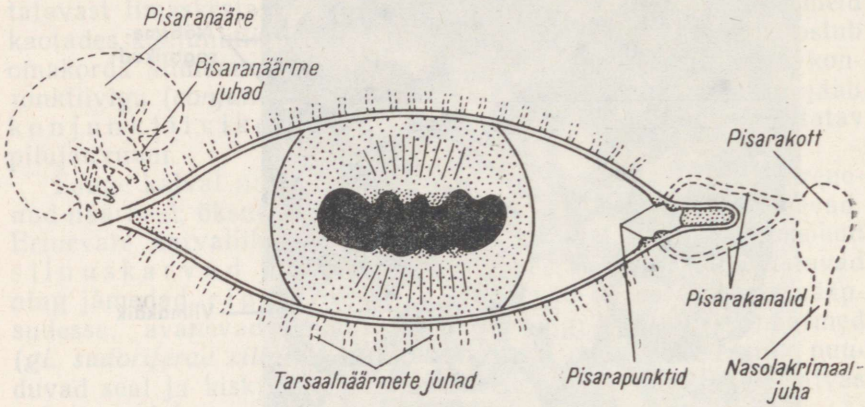
Mäletsejalistel esinevad kohal, kus lau konjunktiiv läheb üle skleerakonjunktiiviks, liistukujulised limaskestakõrgendid, mis sisaldavad lümfoidset kude (koondunud lümfisõlmekesi).

Kolmas silmalaug (*palpebra tertia*). Konjunktiivikurrust moodustunud ja silma nasaalses nurgas asetsev kolmas silmalaug sisaldab hobusel, seal ja kassil elastset, teistel loomadel hüaliinset kõhrplaati ja pisaranääret meenutavat (hobusel ja kassil albuminoosset, ruminantidel ja koeral sega- ja seal mukoosset) kolmanda lau superfitsiaalset nääret (*gl. superficialis palpebrae tertiae*). Lisaks nimetatule esineb seal segaiseloomuline Har-

deri nääre (*gl. profunda palpebrae tertiae*). Inimesel esineb kolmas silmalaug rudimentaarse semilunaarkurruna, lindudel aga võib ta vastavate lihaste abil katta kogu silmamuna eeskülge.

Pisaranääre (*gl. lacrimalis*) ja pisaraaparaat

Mitme juha kaudu ülemisse konjunktiivikotti avanevad pisaranäärmed on tubuloalveolaarse ehitusega albuminoossed (seal mukoossed) näärmed, millede silmamuna eespinda niisutav sekreet (pisaravedelik) sisaldab vähesel hulgal (1—2%) mineraalaine-



Joonis 313. Pisaranäärme ja pisaravedeliku juhteteede kuju ja paigutuse skeem. (Prince'i jt. järgi.)

test, valgust ja limast koosnevat kuivainet. Samuti esineb pisaravedelikus bakteritsiidne ensüüm lüsosüüm, mis vähendab bakterite hulka konjunktiivikotis. Pisaravedelik lahjendab ärritavat ainet ja aitab seda konjunktiivikotist välja uhta. Pisaravedeliku tavaline hulk aurustatakse kornea pinnal või suunatakse pisara äravoolu teedesse. Konjunktiivi ärritusele järgneva tugeva sekretsiooni (lakrimatsiooni) korral valgub enamik pisaravedelikku pisaratena üle alalau serva.

Näärme-lõpposades esinevad müoepiteliaalsed rakud ja näärmerakkude vahel (välja arvatud siga) intraepiteliaalsed sekreedi kapillaarid. Sekreeti väljutanud rakud värvuvad intensiivsemalt kui sekreeti sisaldavad rakud. Lambal, kitsel ja koeral leidub ka limavärvidega tingeeruvaid lõpposi. Lambal ulatuvad kitsused sügavale lõpposadesse.

Viimasüsteemis juttosad puuduvad. Vahepealsetes juhades on

epiteel kahekihiline, kuubikuline või batüprismaline ja suuremates mitmekihiline ning lame.

Pisarate ärajuhteteede, pisaratorukeste, pisarakoti ja pisarakanali (joonis 313) sein moodustub mitmekihilisest silinderepiteelist ja lümfotsüütiderikkast sidekoelis-elastsest limanäärmeid sisaldavast proopriast, mida ümbritsevatest organitest eraldab tihe veenipõimik.

Silm nagu kõrvgi arenes kõrgemate loomade eellastel ajal, mil need elasid veel vees. Aga tänapäevalgi vaatame meie ja loomad läbi kornea eespinna asetseva õhukese veekihi; samasugust vedelikku sisaldab ka sisekõrv.

Pisarakarunkul (*caruncula lacrimalis*). Pisarakarunkul koosneb modifitseerunud välisnahast, olles kaetud (inimesel, hobusel, seal ja koeral karikrakke sisaldava) mitmekihilise lame-epiteeliga ning sisaldades (välja arvatud koer) ka nõrgalt arenenud karvu ja nahanäärmeid. Veisel, hobusel ja koeral leidub siin üksikuid lümfisõlmekesi ning inimesel, hobusel ja koeral aktsessoorseid pisaranäärmeid.

Linnu silmade ehitusliikud erinevused

Lindudel on läätse kõrval ka kornea akommodatsioonivõimeline. Vastavalt sellele on lindudel kaks (vöötkiulist) akommodatsioonilihast: Cramptoni lihase abil akommodeerub kornea ja Brücke lihase abil lääts. Ka iirises on (süntsütiaalne) vöötlihaskude. Skleera on kõhrkoeline. Reetina veresooni ei sisalda. Kolmas silmalaug on lindudel iseseisvalt liikuv.

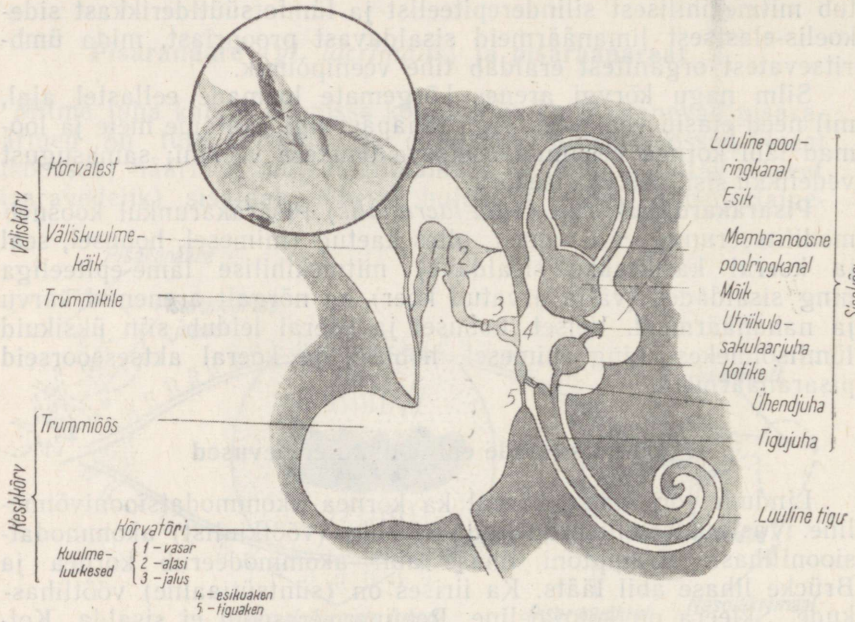
KÕRV (*AURIS*)

Üldine iseloomustus

Kõrv on tasakaalu- ja kuulmisanalüsaatori retseptoorne algusosa — statoakustiline retseptor (*organum vestibulocochleare*). Õhulainetusest ja keha asendi muutustest põhjustatud ärritused transformeeruvad siin närviimpulssideks ning viimased kujunevad statoakustilise närvi ja edasiste teede kaudu ajukooresisestesse tsentrumitesse jõudes vastavateks (tasakaalu- ja heli-) aistinguteks.

Anatoomiliselt eristatakse kõrvas: 1) kõrvalestast ja välisest kuulmekäigust koosnevat väliskõrva (*auris externa*), 2) faarünksiga kõrvatõrve kaudu seostunud (õhuga täidetud), kuulmeluukesi (haamer, alasi ja jalus) sisaldavat keskkõrva (*auris media*) ja 3) oimuluu kaljuosas paiknevat, luulisest ja membranoossest osast koosnevat ning vedelikuga (peri- ja endolümfiga) täidetud sisekõrva ehk labürinti (*auris interna*). Väliskõrv

ja sisekõrva eraldab teineteisest õhuke trummikile (*membrana tympani*). Kesk- ja sisekõrva vahelises luulises seinas esinev ümaraken on suletud sidekoelise membraaniga ja ovaalaken jaluseplaadiga (joonis 314 ja tahvel XXV). Välis- ja keskkõrv



Joonis 314. Hobuse kõrv skemaatiliselt. (B r a d l e y' järgi, täiendatud väliskõrvaga.)

toimivad õhulainete koondajaina, edasijuhtijaina ja nende tugevuse reguleerijaina. Sisekõrva akustilises osas (tigujuhas) muutuvad õhu ja luulise ahela kaudu edasikanduvad võnked jaluseplaadi liikudes vedeliku (peri- ja endolümfi) lainetuseks; viimane osutubki fonoretseptori ärritajaks. Statoretseptorid, mis paiknevad samuti sisekõrvas, erutuvad vedeliku liikumisest, mis kaasneb pea asendi muutumisega.

Kõrvade esinemine paarilistena võimaldab hääle suuna määramist.

Kõrva embrüonaalne areng

Kõrva embrüonaalseteks algmeteks on välis- ja keskkõrva osas kaks esimest lõpusekaart koos nende vahel asetsevate lõpusevagude ja -taskutega ning sisekõrva osas ektodermi sissesopistu-

mise teel tekkinud kõrva- ehk labürindipõieke koos seda piirava mesenhüümiga. Põieke asetseb I lõpusevaost dorsaalselt. Lõpusevao ja temale vastava lõpusetasku vahel asetsev sulgeplaat kujuneb trummikileks, lõpusevagu väliseks kuulmekäiguks, lõpusetasku perifeerne osa trummiõõneks ja tsentraalne osa kõrvatõrveks. Mainitud õõsi piiravad struktuurid kui ka kõrvalest ja kuulmeluukesed on esimese ja teise lõpusekaare derivaadid. Trummiõõnde satuvad kuulmeluukesed tema seinast sekundaarselt.

Labürindipõiekese ektodermaalne kate säilib membranoosse sisekõrva epiteelina, ümbritsevast mesenhüümist aga tekivad membranoosse labürindi sidekoeline sein ja luuline labürint koos kummagi vahel asetseva (perilümfiga täidetud) vaheruumiga.

Väliskõrv

Heli kogujana ja edasijuhtijana toimiv väliskõrv osutub liikuva kõrvalesta osas elastset kõhrplaati (kõrvalesta kõhret) sisaldavaks nahkkurruks ning välise kuulmekäigu osas kõhr- ja luutorust ümbritsetud umbselt (trummikile vastas) lõppevaks nahasopiseks. Kõrvalesta sisepinnal kinnitub nahk kõhrele otseselt, välispinnal aga subkuutise kaudu.

Kõrvajuurel ümbritseb kõhrplaati rasvpadjand ja samas kinnituvad kõrvalesta kõhrele kõrva (vööt-) lihased. Kõrvalesta sisepinnal muutub naha karvkate välise kuulmeava suunas kord-korralt hõredamaks ja õrnemaks, rasunäärmed aga samal ajal suuremaks. Karvad ja näärmed kaovad põllumajandusloomadel välise kuulmekäigu kõhrelise osa lõpul, koeral ja kassil aga ulatuvad nad ka kuulmekäigu luulisse ossa. Rasu- ja päsmasnäärmed esinevad välises kuulmekäigus mõnevõrra ehituslikult ja talitluslikult modifitseerunuina. Tubulaarsed näärmed produtseerivad siin kollast pigmenti sisaldavat limast nõret, mis koos rasunäärmete poolt valmistatud sekreediga moodustab kõrvavaigu (*cerumen*). Välise kuulmekäigu tubulaarseid näärmeid nimetatakse sageli ka kõrvavaigunäärmeteks, vaatamata sellele, et kõrvavaik on mõlema näärmeliigi ühine produkt.

Väliskõrva keskkõrvast eraldav 200—300 mikroni paksune trummikile (*membrana tympani*) koosneb väljaspoolsest karvadeta, papillaarkehata ja näärmevabast nahk- ehk kuutiskestast, keskkõrva vastas asetsevast näärmetust ja mitmekihilise lameepiteeliga kaetud limaskestast ning vahepealsest sidekiulisest päriskestast; viimane moodustub perifeerses osas radiaalsetest ja tsentraalses, haamri varre periostiga liituvas osas tsirkulaarkiududest.

Keskkõrv, mille kaudu edasi antakse trummikile mehaaniline energia sisekõrva vedelikule, koosneb õhuga täidetud korrapäratu kujuga ruumist — trummiõõnest (*cavum tympani*) ja selles paiknevatest kuulmeluukestest moodustunud ahelast. Lisaks mainitud luulisele ahelale ja viimasele kinnituvale kahele väikesele lihasele (*m. tensor tympani* ja *m. stapedius*) leidub trummiõõnes veel fatsiaalnärvi haru — trummikeelik (*chorda tympani*). Niihästi trummiõõne sein (mis hobusel, veisel ja seal moodustub spongioossest ning lambal, kitsel ja koeral kompaktsest luust) kui ka trummiõõnes paiknevad struktuurid on kaetud õhukese, enamikus näärmetu limaskestaga. Välja arvatud trummikile, ümarakent kattev membraan (*membrana tympani secundaria*), trummiõõne ventraalne sein ja kuulmeluukesed, kus limaskesta epiteel on ühekihiline ja lame, on epiteel mujal enamikus kaherealine ja ripsmeline. Üksikud näärmed leiduvad tavaliselt ainult kõrvatõrve trummiavause naabruses. Lambal ja koeral kirjeldatakse trummiõõne nasaalses osas alveolaarset albuminoosnääret.

Kompaktsest luukoest moodustunud kuulmeluukesed — haamer, alasi ja jalus — seostuvad isekeskis liigeste kaudu. Nendest moodustunud ahel kinnitub haamri varre varal trummikilele ning jaluseplaadi kaudu trummiõõne ja teo esikuastriku vahel asetsevasse ovaalaknasse; akna kõhrelisi servi ja jaluseplaati seob ringikujuline elastne ligament, mis tagab jaluseplaadi teatavamäärali liikumist mainitud aknas. Jaluseplaadile kinnituv väike (vööt-) lihas tõkestab plaadi liiga ulatuslikku tungimist ovaalaknasse. Trummiõõne luuliselt seinalt algav ja haamri varrele kinnituv pikk ning peen trummikile pingutajalihas väldib trummikile rebenemist tugevate ja kiiresti muutuvate rõhkude puhul. Sama lihase pinguldudes väheneb madalate toonide kuuldavus. Alasi on kahe kõõluse varal kinnitunud trummiõõne seinale.

Õhulainetusest (helist) põhjustatud trummikile võnked kanduvad keskkõrva luulise ahela kaudu edasi ovaalaknale (sisekõrva vedelikule), kusjuures trummikile võngete amplituud väheneb, võngete rõhu suurus aga kasvab mitmekümnekordselt.

Kõrvatõri. Trummiõõnt faarünksiga ühendav kõrvatõri (*tuba auditiva*), mille kaudu trummiõõnesisese õhu rõhk võrdsustub atmosfäärilise õhurõhuga (neelamisliigutuste ajal), koosneb trummiõõnepoolses osas luulisest ja kaugemal kõhrelisest (rennikujulisest elastsest kõhrplaadist moodustunud) toesest ning mainitud toest seestpoolt katvast, mukoosseid ja seganäärmeid sisaldavast mitmerealise ripsmelise epiteeliga kaetud limaskestast. Limaskestas rikkalikult esinev lümfoidne kude moodustab mäletsejalistel ja seal tõrve farüngeaalavause naabruses kõrvatõrve tonsillid. Kõrvatõrved puhastuvad siia kogunenud limasest

nõrest ripsmete farüngeaalses suunas toimuva liikumise kaudu ja neelamisliigutuste ajal.

Õhukott. Hobustel esineva kõrvatõrve sopise — õhukoti (*diverticulum tubae auditivae*) sein moodustub elastsete kiudude rikkast, mukoosseid ja albuminoosseid näärmeid ning lümfisõlmekesi sisaldavast ja üksikute silelihasekiududega varustunud limaskestast, mida katab mitmerealine ripsepiteel. Rasvarikka adventitsiaalkoe kaudu seostub ta ümbritsevate struktuuridega.

Sisekõrv (*auris interna*)

Eristatakse luulist ja membranoosset sisekõrva ehk labürinti. Luulises sisekõrvas (*labyrinthus osseus*) on tsentraalse paigutusega ovaalne esik (*vestibulum*), mis keskkõrvaga seostub ovaalakna kaudu. Samuti avanevad siia ampullaarsete laiendite näol kolm (tagumine ehk frontaalne, seespoolne ehk sagitaalne ja väljaspoolne ehk horisontaalne) poolringkanalit (*canales semicirculares*) kui ka spiraalse kuluga (tigutelge — *modiolus* — mööda ülespoole tõusev) tigukanal (*canalis cochleae*; joonised 315 ja 316). Viimane on madala, tiguteljele kinnituva spiraalse luuplaadi varal jaotunud osaliselt kaheks (teineteisega kommunitseeruvaks) osaks — ülemiseks esikuastrikuks (*scala vestibuli*) ja alumiseks trummiastrikuks (*scala tympani*).

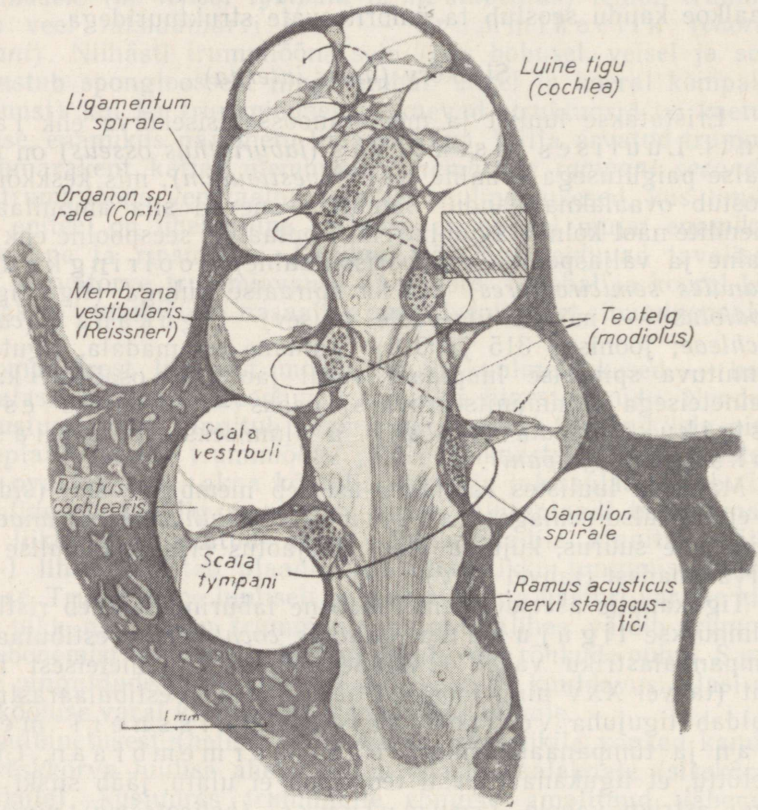
Mainitud luulistes ruumides asetseb membranoosne (sidekoelis-epiteliaalse seinaga) labürint (*labyrinthus membranaceus*), kuid selle suurus, kuju ja alaosade jaotus erinevad luulise sisekõrva omadest (tahvel XXV).

Tigukanalis asetsev membranoosne labürint paikneb ristlõikes kolmnurkse tigujuhana (*ductus cochlearis*) vestibulaar- ja tümpanaalastriku vahel, eraldades viimaseid teineteisest täielikult (tahvel XXV ning joonised 317 ja 318). Vestibulaarastrikust eraldab tigujuha vestibulaar- ehk Reissneri membraan ja tümpanaalastrikust basilaarmembraan. Üksnes seetõttu, et tigukanal täiesti teo tippu ei ulatu, jääb siiski kummagi astriku vahele tigumulguks (*helicotrema*) nimetatav kommunikatsioon.

Luulises esikus asetsevad põisjate moodustistena kaks membranoosse labürindi osa, milledest ühte nimetatakse kotikeseks (*sacculus*) ja teist mõiguks (*utriculus*). Isekeskis seostuvad nad peene kanali — utrikulosakulaarjuha (*ductus utriculosaccularis*) kaudu; viimase keskosast väljub omakorda aju kõvakestas umbselt lõppev endolümfijuha (*ductus endolymphaticus*), mille kaudu endolümf kas verre või tserebrospinaalvedelikku valgub. Kotikese ja tigujuha vahel asetseb ühendusjuha (*ductus reuniens*).

Luulistes poolringkanalites (mööda nende konveksset seina)

kulgevad torujad membranoossed poolringjuhad (*ductus semicirculares*) avanevad ampullaarsete laiendite kaudu mõiku ehk utriikulisse. Membranoossete poolringjuhade diameeter on mitmekordselt väiksem luuliste poolringkanalite valendikust (tahvel XXV) ja üksnes ampullides ulatuvad nad ümberringi luulise seina (periosti) vastu. Nii jääb luulise ja membranoosse labü-

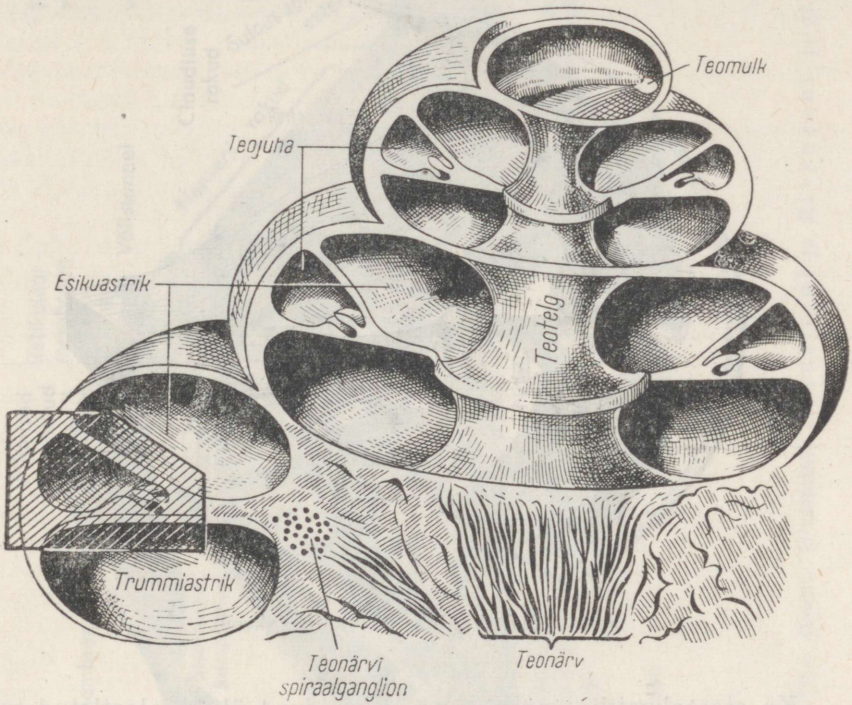


Joonis 315. Merisea teo pikilõige.

rindi vahele peaaegu kõikides sisekõrva osades koevedelikuga täidetud perilümfiruum (*spatium perilymphaticum*), mida poolringkanalite osas läbivad vaid õrnad membranoosset poolringjuha seina poolringkanali periostiga siduvad sidekoelised põrgad. Perilümfiruumid seostuvad subarahnoidaalruumiga.

Umbne (väljaspoolsete õõntega mitteseostuv) membranoosne sisekõrv on samuti täidetud läbipaistva ning vähest hulka valku,

lima ja anorgaanilisi soolasid sisaldava vedelikuga — endolümfiga, mille tekkekohaks peetakse tigujuha välisseina (verekapillaare sisaldavat) epiteeli (*stria vascularis*).



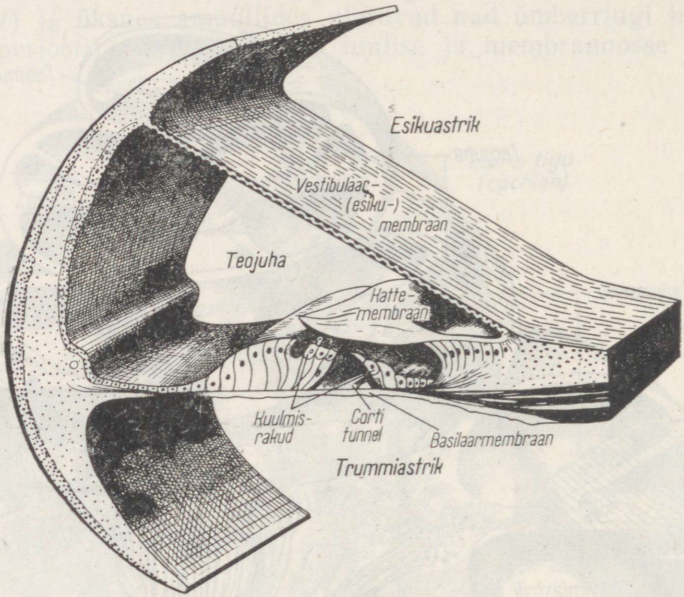
Joonis 316. Teo ruumiline skeem. Viirutatud ala on näidatud järgmisel joonisel suurendatuna.

Utrikulaarses endolümfis (kassil, meriseal) on kaaliumi kontsentratsioon kõrgem ja naatriumi kontsentratsioon madalam kui perilümfis või tserebrospinaalvedelikus. Valku on perilümfis rohkem kui teistes mainitud vedelikkudes. Muus osas sarnaneb perilümf tserebrospinaalvedelikuga. Kaltsiumisisaldus ja viskoossus on kõigil kolmel vedelikul ühesugune.

Esik koos poolringjuhadega (vestibulaaraparaat) on tasakaaluorgan, tigu aga kuulmisretseptor.

Kogu membranoosses labürindis leidub retseptoorset epiteeli vaid kuues erinevas paigas: poolringjuhade kolmes ampullis risti paiknevates poolkuujates ampullaarharjades (*cristae ampullares*), kotikeses ja mõigus kummaski ainsa valge tähni (*macula sacculi* ja *m. utriculi*) näol ja lõpuks tigujuha trummi-

astrikupoolses seinas leiduvas spiraal- ehk Corti organis (*organum spirale*). Membranoosse sisekõrva kuju ja selles leiduva retseptoorse epiteeli alasid näitab tahvel XXV.



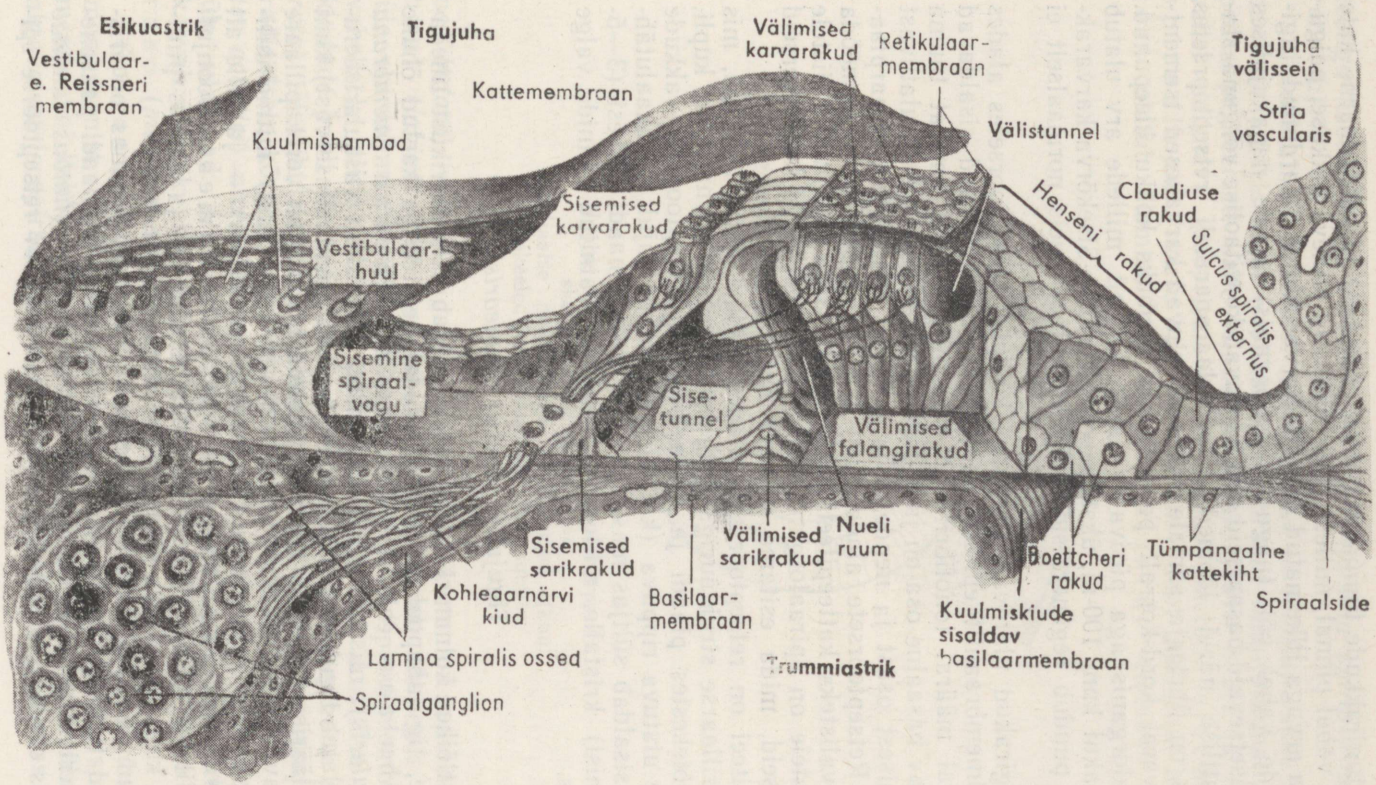
Joonis 317. Teojuha ruumiline skeem.

Ka statoakustilise närvi lõpmed esinevad üksnes loetletud retseptoorse epiteeli paikades, kusjuures staatiline (vestibulaar-) haru innerveerib vestibulaaraparaati, akustiline (kohleaar-) haru aga spiraalorganit. Vastavad närvikiud väljuvad kohleaarharu puhul tiguteljes paiknevast spiraalganglionist ja vestibulaarharu puhul bipolaarsetest vestibulaarganglioni rakkudest.

Membranoosse sisekõrva sein moodustub tugevale basaalmembraanile kinnituvast ühekihilisest lame-epiteelist ja tihedakiulisest proopriast. Üksnes retseptoorsetes alades muutub epiteeli (ja osaliselt ka proopria) ehitus. Samuti osutub epiteel iso- või batüprismaliseks poolringjuhade alades, mis seisavad otseselt luulise kanali vastas; mitmeti modifitseerunud on ka tigujuha tümpanaalse ja välisseina epiteel.

Mainitud retseptoorsetes alades koosneb epiteel: 1) ärritust vastuvõtvatest karvarakkudest ja 2) tugirakkudest (joonis 318).

Karvarakkudele on kõikjal ühine nende pinnaline asend (basilaarmembraanini nad kuskil ei ulatu), nende tuumade paikne-



Joonis 318. Spiraalorgani ruumilise ehituse skeem. (Peamiselt Goldsteini ja Rivenzoni järgi.)

mine tugirakkude tuumade nivoost kõrgemal ja kutikulaarne kate nende vabal pinnal, millest välja ulatuvad erineva pikkuse, paigutuse ja arvuga liikumatud karvad. Karvarakkude ümardunud, tugirakkude vahel või (nagu spiraalorganis) nende napakujulises nõos asetsevaid basaalseid otsi haaravad korvitaolise võrguna statoakustilise närvi lõpmed. Vestibulaaraparaadi retseptoorsetes alades on ühele ja samale rakule kuuluvad karvakesed tsementaine varal kord-korralt peenenevaks kimbuks kokku kleepunud. Spiraalorganis aga püsivad rakkude karvad, millede arv ulatub ühel rakul kuni 100-ni, üksteisest isoleeritult. Sisekõrva karvarakkudel puudub regeneratsioonivõime; mitoose neis normaalselt ei esine.

Tugirakud ulatuvad sisekõrva kõikides retseptoorsetes alades basaalmembraanilt epiteeli vabale pinnale; kõik nad sisaldavad erineval määral tonofibrille. Nende ovaalset või ümarat tuuma sisaldav basaalne osa on jämedam karvarakkude vahele ulatuvast pindmisest osast ja nende vaba pind on kaetud kutikulaarplaadiga. Retseptoorsete alade piiril lähevad tugirakud aegamööda üle tavalisteks katteepiteeli rakkudeks. Lisaks mainitud üldistele tunnustele on spiraalorgani epiteelkattel veel muid karakteerseid tunnuseid, mida esitame vastava organi kirjelduses.

Epiteel on retseptoorsetes alades kaetud sültja massiga, mis on fibrillaarse struktuuriga ning esineb ampullaarharjades kupli, esikupõiekestes plaadi ja spiraalorganis retseptoorsete rakkude kohale ulatuva rippuva (katte-) membraani kujul. Tasakaalutähnides sisaldab sültjas mass Ca- ja Mg-karbonaadi väikesi (3—5-mikronisi) kristalle, millest on tingitud mainitud tähnide valge värvus.

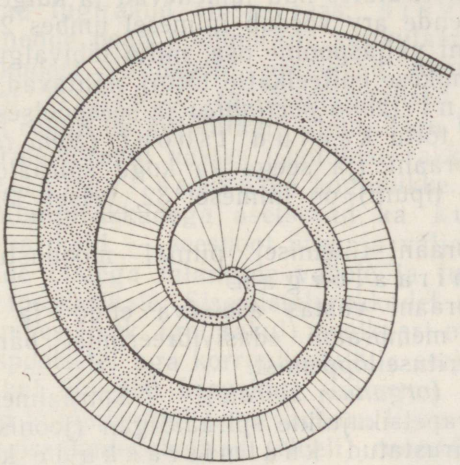
Tigujuha (*ductus cochlearis*)

Ristlõikes kolmnurkset tigujuha eraldab esikuastrikust tihedakiuline, tigujuhapoolsest küljest madala epiteeliga kaetud õhuke vestibulaar- ehk Reissneri membraan (*membrana vestibularis*), mis, olles mäletsejalistel rikkalikult vaskulariseerunud, ulatub tigukanali välisseinast (spiraalsideme ülaservast) kuni spiraalääre alguseni. Kanali välissein moodustub verekapillaare sisaldavast (oletatavasti endolümfi setserneerivast) mitmekihilisest epiteelist — soonjutist (*stria vascularis*) — ja selle all asetsevast periostiga seostuvast spiraalsidemest. Soonjuti epiteelil on basaalses osas sümplastiline ehitus ja üksnes pindmistes kihtides on raku piirjooned eristatavad.

Trummiastriku vastas paiknevas tümpanaalses seinas on eristatavad tigutelje naabruses asetsev, spiraalse luuplaadi paksenenud periostist moodustunud spiraalääris (*limbus laminae spiralis osseae*) ja sellest perifeersemalt paiknev retseptoorse epi-

teeliga kaetud spiraalmembraan (*lamina spiralis membranacea*).

Tihedakiulisest sidekoest moodustunud ja tähtjaid rakke sisaldav spiraalääris algab vestibulaarmembraani kinnituskohalt, lõppedes perifeerselt kahe teineteise kohale jääva huule ja nende vahel paikneva (isoprismalise epiteeliga kaetud) sisemise spiraalvao (*sulcus spiralis internus*) näol. Mainitud huultest ulatub ülemine ehk vestibulaarne (*labium limbi vestibulare*) vabana tigujuha valendikku, kuna tümpanaalhuul (*labium limbi tympanicum*) kord-korralt õhenedes läheb üle spiraalmembraaniks. Tümpanaalhuule ja spiraalmembraani vaheliseks piiriks loetakse paika, kus esinevad akustilise närvi kiudude poolt läbitavad mulgud (*foramina nervosa; zona perforata*). Vestibulaarhuule ülemine pind on kaetud harjakujuliste radiaalsete kõrgenditega, mis kuulmishammasteks (*dentes acustici*) nimetatavate tippude näol vestibulaarhuulte servast üle ulatuvad. Vestibulaarhuule mitmekihilisest lame-epiteelist kasvab välja kuulmisepiteeli kohale ulatuv sültjas kattemembraan (*membrana tectoria*).



Joonis 319. Teojuha basilaarmembraani skeem (pealt vaadatuna). Radiaalse paigutusega basilaarkiud (kuulmiskeeled) pikenevad teo tipu suunas.

Spiraalmembraan koosneb: 1) struktuuritust basaalmembraanist (mis tigujuhas on arenenud vaid spiraalmembraani kohal), 2) radiaalselt paiknevatest, tümpanaalhuulelt algavatest ja spiraalsidemele kinnituvatest, teo tipu suunas kord-

korralt pikenevatest (inimesel 100—500 mikronit) 1—2-mikronise diameetriga kiududest — kuulmiskeeltest ehk basilaarkiududest (joonis 319) — moodustunud kihist ja 3) sidekoelisest tümpanaalsest kattekihist, mis on trummiastriku periosti jätkuks ja mille pind on kaetud epiteeli meenutava sidekoerakkude kihiga. Kattekihis kulgeb üks (ruminantidel kaks) arteriaalne spiraalsoon (*vas spirale*).

Spiraalmembraani tiguteljepoolses osas on basilaarkiud peenemad ja isekeskis osaliselt seostunud või läbi põimunud, kuid välissarikate kohalt alates nad jämenevad ja kulgevad üksteisega seostumatult. Nende arv võrdub inimesel umbes 24 000-ga. Tümpanaalmembraani väljaspoolne osa, mille läbivalgustamisel kuulmekeeled on (õhukese epiteelkatte tõttu) nähtavad, kannab pektinaattsooni (*zona pectinata*) ja seespoolses osas kuulmiskeelte varjatuse tõttu kaetud tsooni (*zona tecta*) nimetust.

Spiraalmembraani (ja seega ka kogu spiraalorgani) pikkus (teo baasilt teo tipuni) on inimesel 32, veisel 33, lambal 35 ja koeral 24 mm.

Spiraalmembraani ülemisel pinnal moodustub retseptoorsest epiteelist spiraalorgan.

Spiraalmembraani vastas asetseva endo- ja perilümfi viskoossus väldib membraani edasivibreerimist pärast väliskeskkonna helilise ärrituse lõppemist.

Spiraalorgan (*organum spirale*). Spiraalmembraanil asetsev, ristlõikes trapetsikujuline spiraalorgan (joonis 318) koosneb karvakestega varustatud kuulmisrakkude kõrval sarik- ja falangirakkudena tuntud tugirakkudest. Tugirakud karakteriseeruvad tonofibrillide sisaldusega, ühise (retikulaarmembraani moodustava) kutikulaarse pinnakattega (mis jätab vabaks ainult ümarad mulgud karvarakkudele) ja rakkude eraldumisega üksteisest intertsellulaarsete ruumide kaudu.

Sarikrakud asetsevad spiraalmembraanil kahes reas sarikakujuliselt üksteise vastu kaldunult, nii et nende vahele jääb vaba spiraalselt kulgev, ristlõikes korrapäratult kolmnurkne ruum — sise- ehk Corti tunnel. Tuuma ümbritsev tsütoplasma on siin koondunud peamiselt raku basaalsesse ossa, kuid rakkude tipmised osad on kujunenud jäikadeks fibrillaarse struktuuriga sarikateks, mis lõpevad kolbjalt jämenenud peaga. Sisemiste sarikate peal on nõgu välissarika peaga liitumiseks ja ta on kaetud peaplaadiga, mis tigutelje suunas sisemise ja perifeerselt välimise nokkjätke näol peast üle ulatub. Välissarika peast väljub perifeerses suunas (välimiselt nokkjätkest kaetud) kutikulaarne falang. Sarikate pikkus suureneb teo tipu suunas ja sisemiste sarikate (sarikrakkude) arv (inimesel umbes 6000) ületab välissarikate arvu (4500).

Falangi- ehk Deitersi rakkudes eristatakse jämedamat basaalset, tuuma sisaldavat osa, mis kuulmis- ehk karva-

rakkude baasi kohal moodustab viimase paiknemiseks nõgusa toeskarika, karvaraku kõrval asetsevat falangijätket ja viimast katvat biskviidikujulist kutikulaarplaati — falangi ehk falangplaati. Naaberrakkude falangid liituvad isekeskis (kittaine abil) võrk- ehk retikulaarmembraaniks (*membrana reticularis*), mida läbivad ainult ümarad avad kuulmisrakkude kutikulaarplaadi paigutumiseks. Falangirakud asetsevad väljaspool sarikaid 3—4 reas ja niiviisi, et nende falangijätke jääb vastava rea kuulmisrakust väljapoole. Sarikaist sissepoole paiknevad tugirakud ainsas reas; sisemise falangina katab nende pead kolmnurkne kutikulaarplaat.

Falangirakkudest väljaspool asetsevad üleminekuvormidena batüprismalised Henseni ja isoprismalised Claudiuse rakud. Need rakud on kutikulaarkatteta. Tigu basaalses käärus leidub basilaarmembraani vastas Claudiuse rakkude all üksikuid tumedate Boettcheri rakkude kogumikke.

Võrdselt falangirakkudega asetsevad ka kuulmisrakud mõlemal pool sarikaid — seespool ühes ja väljaspool 3—4 reas, ulatudes vabade otstega falangide vahele ja tuginedes baasiga Deitersi raku toeskarikale. Sisemistel rakkudel asetsevad jäigad karvakesed (umbes 15 tk. igal rakul) poolkaart moodustavas (1—2) reas, väljaspoolsetel aga korrapäratult ja seejuures arvurikkamalt (igal rakul 80—100 karvakest; inimene). Kuulmisrakkude baasi haaravad kuulmisnärvi kohleaarharu lõpmed. Karvarakkude alla jäävad tugirakkudevahelised (Nueli) ruumid, mis kommunitseeruvad niihästi isekeskis kui ka Corti tunneliga.

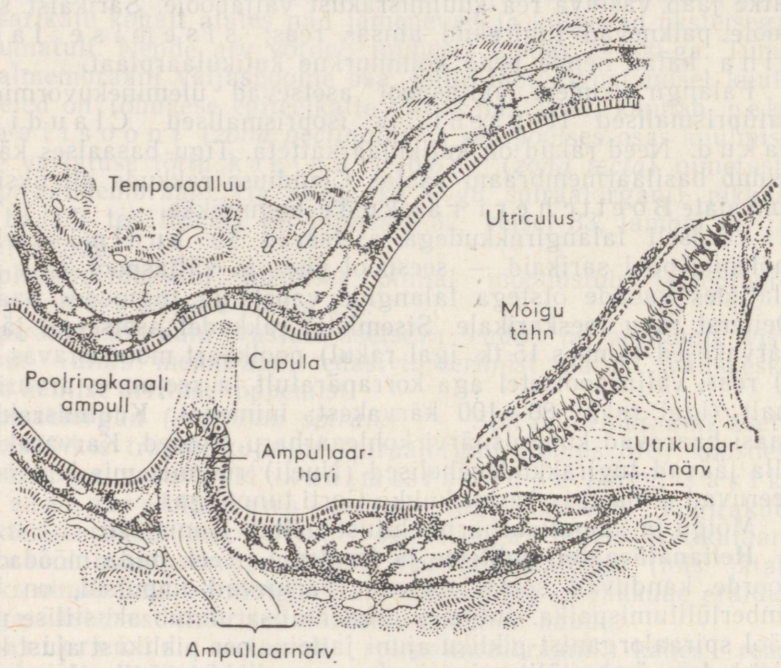
Mõigu ja ampullaarharja ehitust näitab joonis 320.

Helianalüsaatori juhtetee ja tsentrum. Teel, mida mööda ajukoorde kanduvad spiraalorganist pärinevad impulsid, on mitu ümberlülitumispaika. Juhtetee esimene osa ulatub akustilise närvi näol spiraalorganist pikliku ajuni ja teine osa piklikust ajust keskajuni, kus ümberlülitumispaigaks on nelikküngastiku tagumised (kuulmis-) kühmud. Osalt teostub siin seos lihaseid innerveerivate närvide tsentrumitega, osalt aga kulgevad närvikiud siit edasi, lõppedes genikulaatkehas; viimases mitmekesistest retseptoritest pärinevad impulsid seostuvad. Helianalüsaatori viimane osa asetseb genikulaatkeha ja ajukoore oimusagara vahel. Oimusagaras paiknevas kuulmistsentrumis teostub akustiliste erutuslainete analüüs ja süntees.

Helianalüsaatori ümberlülitumine motoorsetele tsentrumitele nelikküngastikus võimaldab motoorsete reaktsioonide näol vastata tugevatele heliärritustele ka sellisel (mesentsefaalsel) loomal, kellel peaaju on nelikküngastiku (keskaju) eest läbi lõigatud. Tugevale kõlale (vile, pauk) vastab selline loom kõrvade kikitamisega, pea pööramisega ärrituse suunas ja kogu keha haarava võpatamise näol.

Kuulmisteooria. Kõrvas toimuvat heli ehk õhulainetuse vastuvõttu (retseptsiooni) iseloomustab nn. resonantsiteooria järgmiselt.

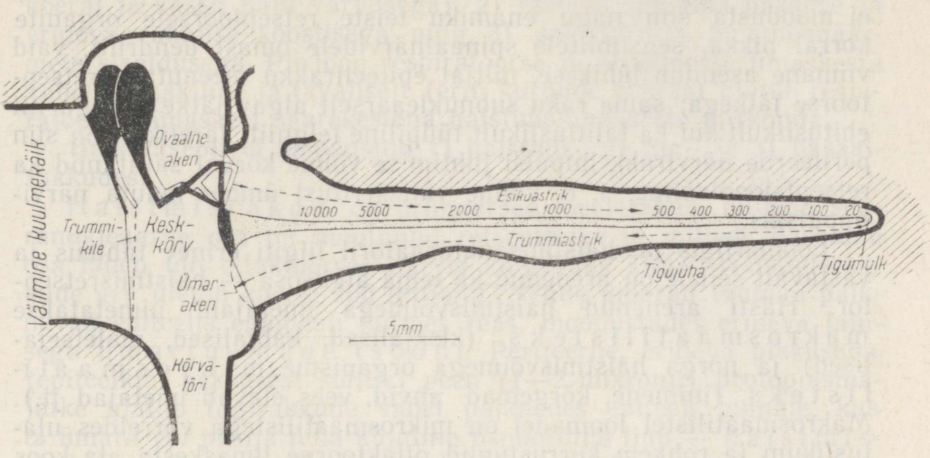
Trummikile ja luulise aheliku kaudu läbi ovaalakna sisekõrva kanduvad õhuvõnked põhjustavad perilümfis rõhulainet, mis mööda esikuastrikku kulgeb teo tipu suunas ja seal teomulgu ehk helikotreema kaudu trummiastrikku üle kandudes jõuab ümarakent sulgeva membraanini, viimast välja kummides (joonis 321).



Joonis 320. Mõigu ja ühe ampulli ristlõige. (T a n d l e r i s t.)

Vastavalt lainetuse iseloomule (lainete pikkusele ehk frekventsile) hakkavad perilümfi lainetusega kaasa võnkuma ehk resoneerima ka vastava pikkusega (basilaarmembraanis asetsevad) basilaarkiud (kuulmiskeeled) analoogiliselt sellele, nagu avatud kaanega klaver kordab tema läheduses lauldud tooni. Kuulmiskeelte võnkudes liiguvad kaasa ka paiksed kuulmisrakud, sattudes sel teel vastu nende kohal asetsevat kattemembraani. Kuulmisrakkude karvakeste mehaaniline kontakt kattemembraaniga ongi kuulmisrakkude ärritumise momendiks. Sel puhul tekkiv erutus kandub kuulmisnärvi kaudu ajukoore kuulmistsentrumisse, kus teda aistitakse helina.

Vastavalt kuulmiskeelte erinevale pikkusele teo tipus ja baasil on teo tipp kohanenud madalate ja baas kõrgete helide retseptsiooniks. Kirjeldatud resonantsiteooria kõrval on aga ka teisi kuulmisteooriaid.



Joonis 321. Kuulmisretseptori ehituse skeem.
Tigu on näidatud joonisel väljasirutatuna. Katkendlik joon näitab perilümfi lainetuse suunda ja numbrid alasid, milledele toimivad vastava sagedusega helilained.

HAISTMISORGAN (*ORGANUM OLFACTUS*)

Üldine iseloomustus

Haistmisretseptor on kõrgematel loomadel ninaõõne kaudodorsaalses osas paiknev liigiti ja indiviiditi erineva ulatusega kemoretseptor, mis on kohanenud gaasjas olekus esinevate ainete (lõhnade) retseptsiooniks, vastandina teistele (keele maitsmiskarikates, siseorganites, veresoonte seintes jm. esinevatele) kemoretseptoritele, millede adekvaatseks ärritajaks on vedelikus (vees) lahustunud keemilised ained.

Alates oma arengut idulase neuraalplaadist, eraldub haistmisretseptori (ja selle juurde kuuluvate haistmisnäärmete) alge neuraalplaadi torustumise ajal embrüonaalsest eesajust ja jääb mõneks ajaks püsima idulase pea ektodermaalse katte koosseisus haistmislohukeste näol. Viimaste ümberkujunemise ja ümberasetumise käigus ninaõõnes diferentseeruvad neuroektodermaalse päritoluga rakud retseptoorseteks haistmisrakkudeks. Haistmisrakkude tsentraalsed jätked kujundavad haistmisnärvi, mille varal

vahepeal kaotsiläinud seos peaajuga taastatakse. Seose uuendamine peaajuga inkapsuleerunud sünapside — haistmispäsmakeste näol on vajalik niihästi haistmisretseptori kui ka haistmispäsmakeste edasiseks histoloogiliseks väljakujunemiseks (histogeneesiks). Väliskeskkonna lähedusse jäänud närvirakud (neuronid) ei moodusta siin nagu enamiku teiste retseptoorsete organite korral pikka, sensiiblitele spinaalnärvidele omast dendriiti, vaid viimane asendub lühikese, niitjat epiteelirakku meenutava retseptoorse jätkega; sama raku subnukleaarselt algav jätke on aga nii ehituslikult kui ka talitluslikult tüüpiline telgniit. Järelikult on siin perifeerne närvirakk impulsi juhtimise võime kõrval säilitanud ka retseptsioonivõime, s. o. võime välisärritust ümber muuta närviimpulsiks.

Loomariigis on haistmisanalüsaatoril liigiti erinev tähtsus ja vastavalt sellele on arenenud ka tema algusosa — haistmisretseptor. Hästi arenenud haistmisvõimega imetajaid nimetatakse makrosmaatilisteks (kiskjalised, kabjalised, mäletsejalised) ja nõrga haistmisvõimega organisme mikrosmaatilisteks (inimene, kõrgemad ahvid, vees elavad imetajad jt.). Makrosmaatilistel loomadel on mikrosmaatilistega võrreldes ulatuslikum ja rohkem kurrustunud olfaktoorne limaskesta ala koos paksema epiteeliga ja tugevamini arenenud näärmetega. Samuti on neil suurem ka olfaktoorse närvi kiudude arv. Anosmaatilistel loomadel (hambulised vaalad, delfiinid jt.) puudub haistmisorgan hoopis.

Huvitav on siinkohal märkida, et looma bioloogiline omapära ei kajastu mitte üksnes vastavas organis, vaid ka teistes, sellega tihedas talitluslikus seoses olevates organites. B. S. Matvejev (1951) esitab selle kohta järgmise näite. Koer ja kass kuuluvad kiskjalistena ühisesse geneetilisse rühmitusse, kuid koeral on juhtivaks haistmismeel, kassil aga nägemine ja kuulmine. Vastavalt arenenud haistmisregioonile on koeral ninamik välja veninud, kuid seevastu silmakoobas, väline kuulmekäik ja *bulla tympani* vähe arenenud. Kassil vastupidi on ninamik lühike, kuid orbita ja *bulla tympani* on tal suhteliselt suured. Samuti on kassil tugevamini arenenud nägemisnärvide ristmik ja kuulmistsentrumit sisaldavate oimusagarate tugeva arengu tõttu on kassi peaaju koera omast märgatavalt laiem. Ka nelikküngastikud on nägemis- ja kuulmismeele vahepealsete tsentrumitena kassil märgatavalt suuremad kui koeral. Hoopis nõrgemini on aga kassil arenenud ajusisene haistmispiirkond. Seega kahe sugulaslooma ehitus sõltub suuresti sellest, kuidas nad suhtlevad välismaailmaga. Talitlus kujundab organid.

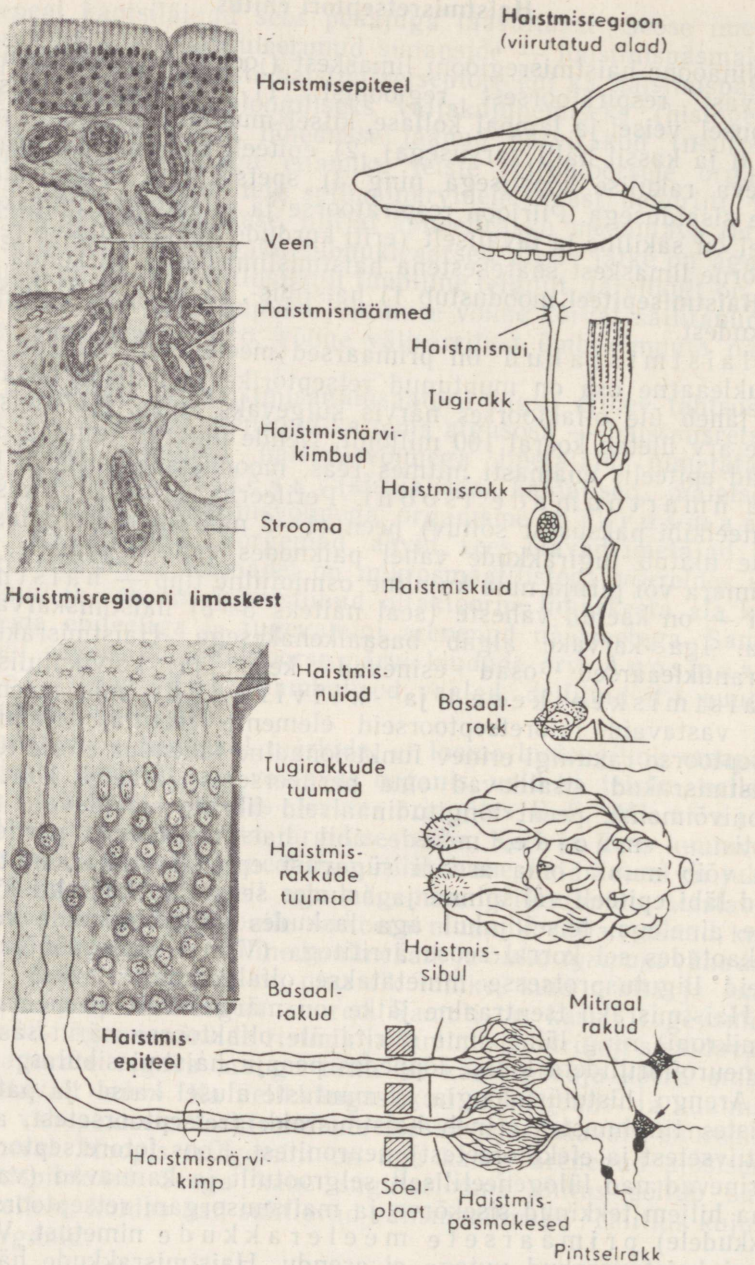
Ninaõõne haistmisregiooni limaskest (joonis 322) erineb ümbritsevast respiratoorsest regioonist: 1) pigmendisisaldusega (hobusel, veisel ja lambal kollase, kitsel mustja, seal pruuni ning koeral ja kassil halli värvusega), 2) epiteeli suurema paksuse ja erineva rakulise koostisega ning 3) spetsiifiliste haistmisnäärmete sisaldusega. Piirjoon respiratoorse ja olfaktoorse limaskesta vahel on sakiline ja tavaliselt (eriti kurdude põhjas) ulatub respiratoorne limaskest saarekestena haistmislimaskesta piirkonda.

Haistmisepiteel moodustub 1) haistmis-, 2) tugi- ja 3) basaalrakkudest.

Haistmisrakud on primaarsed meelerakud, millede supranukleaarne osa on muutunud retseptoriks ja millede basaalne osa läheb üle olfaktoorses närvis kulgevaks kiuks. Haistmisrakkude arv ületab koeral 100 miljonit. Nende ümarad tuumad paiknevad epiteelis enamasti mitmes reas, moodustades erineva laiusega ümartuumade tsooni. Perifeerne, erineva pikkusega (epiteelkihi paksusest sõltuv) peen (1—2 mikronit) protoplasmajätke ulatub tugirakkude vahel paiknedes epiteeli pinnale, kus ta ümara või pirnja nuia kujuline osmiofiilne tipp — haistmisnui — on kaetud väheste (seal näiteks 5—8) haistmiskarvakestega. Iga karvake algab basaalkehakesega. Haistmisrakkude supranukleaarsed osad esinevad kepi- ja kolvikujulistena (haistmiskepikesed ja -kolvikesed), mis meenutavad vastavaid fotoretseptoorseid elemente reetinas. Kummagi retseptoorse rakuliigi erinev funktsionaalne tähendus ei ole teada. Haistmisrakud sisaldavad oma perifeersetes jätketes kontraktsioonivõimelisi, peeni longitudinaalseid fibrille sisaldavaid moodustisi — müoide, millede abil haistmisrakkude perifeerne osa võib muuta oma asendi sügavust epiteeli pinnal, ulatudes kord läbi epiteeli välispinna ja astudes sel puhul kontakti lõhnavate ainetega, teisel juhul aga laskudes epiteelirakkude vahele ja kaotades sel korral seose ärrititega (Vinnikov, 1957). Selliseid liigutusprotsesse nimetatakse olfaktomotoorseteks.

Haistmisraku tsentraalne jätke on märgatavalt peenem (alla 1 mikroni) ning läheb ilma piirita üle olfaktoorse närvi säsituks ja neurofibrillideta kiuks, lõppedes peaaju haistmissibulas.

Arengu, histofüsioloogia ja muutuste alusel katse- ja patoloogilistes tingimustes erineb haistmisrakk (retseptoorsetest, assotsiatiivsetest ja efektoorsetest) neuronitest. Koos fotoretseptoritega pärinevad nad fülogeneetiliselt selgrootuilt ja kannavad (vastandina hiljem tekkinud sisekõrva ja maitsmisorgani retseptoorsetele rakkudele) primaarsete meelerakkude nimetust. Vigastatud haistmisrakud uutega ei asendu. Haistmisrakkude hävimisele järgneb ka haistmisnärvi, haistmispäsmakeste ja vastavate mitraalneuronite degeneratsioon ja vastupidi — haistmissibulate



Joonis 322. Haistmisretseptori histoloogiline ehitus. (Orig.)

vigastumine tingib ka haistmisnärvi ja haistmisrakkude hävimise. Et haistmisepiteel on kaetud nõrevedelikuga ja haistmisnuiad sisaldavad lipoide, siis on mõistetav, miks haistmisretseptoreid ärritavad (lõhnavad) ained peavad olema üheaegselt lahustuvad niihästi vees kui ka lipoidides. Lõhnavate ainete hulka kuuluvad ained on enamasti orgaanilised, kergesti lenduvad ja nende molekulaarkaal ulatub 17-st kuni 300-ni. Lävikontsentratsioonis esinevate lõhnaainete molekulaarenergia on vaid 10^{-4} kuni 10^{-3} ergi.

Glioossed tugirakud on tavalised kõrgeprismalised ja siledapinnalised või vaba pinna poolt õrnade protoplasmajätketega kaetud epiteelirakud, millede vahel olevaid ruume epiteeli vaba pinna poolt katab sulgeliistude võrk ja millede oksüfiilses tsütoplasmas esinevad tugifibrillid koos peente limatilgakestega. Nende ovaalsed kromatiinirikkad tuumad asetsevad makrosmaatilistel loomadel (kel haistmisrakud esinevad mitmekordses arvulises ülekaalus) enam-vähem ühtlasel nivool, moodustades lõigus tuumade ülemise rea (ovaalsete tuumade tsooni). Haistmisrakkude väiksema suhtelise arvu korral asetsevad tugirakkude tuumad mitmesuguses sügavuses (mitmes reas). Tugirakkude keha subnukleaarne ala sisaldab haistmisrakkude tuumadele kujult vastavaid nõgusid ja basaalmembraanile kinnituvad nad hargnenult. Tugi- ja haistmisrakkude omavaheline arvuline suhe on makrosmaatilistel loomadel haistmisrakkude ja mikrosmaatilistel loomadel tugirakkude kasuks.

Lisaks mainituile leidub basaalmembraani vastas hargnenud basaalrakke. Mõnelt poolt peetakse neid tugirakkude asendajaiks, kuid mitoosid ja amitoosid võivad esineda mitte üksnes neis, vaid ka tugirakkudes endis.

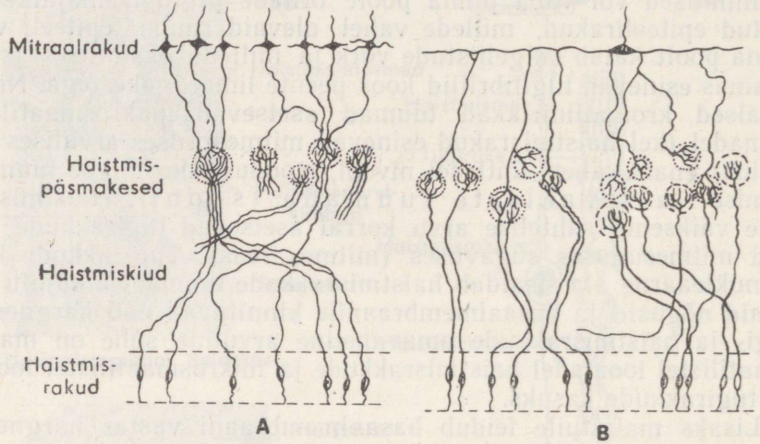
Kaotsiläinud või vigastatud haistmisepiteel asendub olfaktoorsete näärmete juhade epiteelist tekkivate basaal- ja tugirakkude näol uuesti, haistmisrakud aga imetajail ei asendu.

Haistmisepiteeliga sarnanevat rakukihti leidub ka Jakobsoni kanali mediaalses seinas ja koeral ülalõuaurkes.

Haistmisnäärmed. Haistmisnärvi kimpude kõrval leiduvad imetajatel olfaktoorse limaskesta prooprias hargnemata või hargnenud, glioosse päritoluga liht-tubuloalveolaarsed mukoidsed haistmis-, olfaktoorsed ehk Bowmani näärmed (*glandulae olfactoriae*), millede epiteel sisaldab sekreeditilgakeste kõrval pigmenditerakesi. Haistmisnäärmete viimakäigud jätkuvad iseseisvatena (lamedatest rakkudest koosnevatena) ka retseptoorses epiteelis. Et haistmisnäärmete osmiofiilne sekreet koguneb niihästi rakkude apikaalsesse kui ka basaalsesse ossa, siis oletatakse nende sekreedi väljutamise kahte (ekskretoorset ja inkretoorset) suunda. Gaasjad produktid toimivad haistmisrakkudesse ärritavalt ainult olfaktoorsete näärmete albuminomukoidses nõres lahustunult. On selgitamata, kas erinevatele lõhnaliikidele vastavad ka eri haistmisrakud. Üldiselt peetakse seda ebatõepäraseks.

Lindudel, roomajatel ja metamorfoosi läbiteinud kahepaiksetel esinevad haistmisnäärmed üksnes intraepiteliaalselt (proopriasse ulatumata). Kaladel puuduvad nad hoopis.

Haistmisnäärmete närvide sekretoorsed kiud pärinevad trigeeminusest ja sümpaatikusest. Trigeeminuse ärritamisel suureneb sekreedi hulk ja sekreet vedeldub; sümpaatikuse ärritamisel sekreet tiheneb, muutudes venivaks. Trigeeminus varustab haistmislimaskesta ka sensiiblite kiududega.



Joonis 323. Makrosmaatilise looma (imetaja, *A*) ja mikrosmaatilise looma (linnu, *B*) haistmistee. Esimesel on mitraalrakkude arv haistmisrakkudega peaaegu võrdne, mikrosmaatilisel loomal aga on mitraalrakke mitmekordselt vähem.

Haistmisregiooni võrkjatest koheva sidekoe põrkadest moodustunud proopria on subepiteliaalselt rakurikas, vahepeal kavernoosne (sisaldab korrapäratu kujuga vereruume) ja sügavamal (luu või kõhrkoe naabruses) sidekiuline.

Olfaktoorne närv, mis kannab üksnes haistmisega seostatavaid impulsse, koosneb üksteisest eraldunud kimpudest (ühist tüve moodustamata), mis kulgevad läbi sõelplaadi avade, lõppedes haistmissibula pinnal; siin moodustavad haistmisnärvi kiud koos mitraalrakkude dendriitide hargustega kerajaid glioosse kihnu poolt ümbritsetud sünaptilisi struktuure — haistmispäsmakesi (*glomeruli olfactorii*). Haistmissibulates paikneb esmane haistmistsentrum. Siit algavad haistmistrakti kiud kulgevad teise järgu tsentrumitesse ja alles viimastest saavad alguse kolmandad haistmisneuronid, mis lõpevad ajukoore pisiformses käärus. Makrosmaatilise ja mikrosmaatilise looma haistmistee erinevusi näitab joonis 323.

Haistmisnärvi kaablilise ehitusega kimbud moodustuvad üksnes Schwanni süntsüütiumiga kaetud müeliniseerumata kiududest, millede arv ainsas kimbus võib ulatuda mitmesajani ja mis omavahel on seotud õrna sidekoega. Väljastpoolt ümbritseb haistmisnärvi kimpe ajukestadega seostuv sidekoeline tupp, mille alla jääb endoteeliga kaetud pilujas ruum.

Olfaktoorse regiooni (nagu kogu ninaõõne) limaskestas esineb rikkalik lümfisoonte põimik. Nina lümfisoonestik seostub subarahnoidaalruumiga: viimasesse või seljaaju tsentraalkanalisse süstitav lahus tungib olfaktoorseid kiude saatvate lümfiruumide kaudu läbi sõelplaadi ninaõõnde, ulatudes osaliselt isegi läbi epiteeli haistmisregiooni pinnale. Selline pea- ja seljaaju ümbritsevate ruumide ja ninaõõne lümfiruumide vaheline kommunikatsioon on omane niihästi inimesele kui ka kõikidele põllumajandusloomadele ja osutab nakkuste hõlpsale ülekandumise võimalusele ninaõõnest ajupiirkonda. Ka veresooni esineb olfaktoorse regiooni submukoosas rikkalikult.

Lindude haistmisorgani ehitus sarnaneb üldiselt imetajate omaga.

MAITSMISORGAN (*ORGANUM GUSTUS*)

Üldine iseloomustus

Maitsmisretseptor moodustub keele dorsaalsel pinnal asetsevates maitsmis- ehk gustatoorsetes (seen-, vall- ja leht-) papillides (aga ka faarünksi tagaseinas, kõrikaanel, häälekurdudes ja pehmes suulaes) leiduvatest maitsmiskarikatest (*caliculi gustatorii*). Maitsmiskarikate leiuga väljaspool keelt seletub asjaolu, et inimesel, kellel keel (vähktõvest põhjustatud või mõne muu vigastuse tagajärjel) on täielikult kõrvaldatud, siiski teataval määral maitsmisvõime säilib. Ka loomadel ei piirdu maitsmiskarikad üksnes keele dorsaalse pinnaga.

Maitsmiskarikad on vees lahustuvate ainete kaudu ärrituvad kemoretseptorid. Teistest, keha sisemuses hajusalt esinevatest kemoretseptoritest erinevad nad ehituse kõrval selle poolest, et maitsmisretseptori ärritus jõuab maitseks nimetatava aistingu kujul organismi teadvusse, kuna aga teiste kemoretseptorite ärritus, olgugi et see samuti võib jõuda ajukoorde, vastavat aistingut ometi ei põhjusta. Haistmisretseptorist (mis on ühtlasi kemoretseptor) erineb maitsmisanalüsaatori algusosa peale ehituse veel selle poolest, et ta ärritub ainult vastava esemega (ainega) otseselt kokku puutudes (kontaktretseptor) ja et adekvaatseks ärritajaks siin pole gaasjad, vaid vedelikkudes lahustuvad ained.

Tuleb märkida, et maitsmisretseptor ei ole suuõõnes ainus retseptoorne organ. Maitsmiskarikate kõrval leidub siin arvukalt

teisi retseptoorseid moodustisi, millede ärritus põhjustab puutumis-, rõhumis-, valu- ja temperatuuriaistingut (puute-, valu- ja temperatuuriretseptorid). Vastavalt öeldule ei ärrita suuõõnde sattunud toit mitte üksnes maitsmisretseptoreid, vaid ka kõiki teisi siin leiduvaid retseptoorseid närvilõpmeid, milline asjaolu raskendab maitsmiskarikate talitluse isoleeritud uurimist.

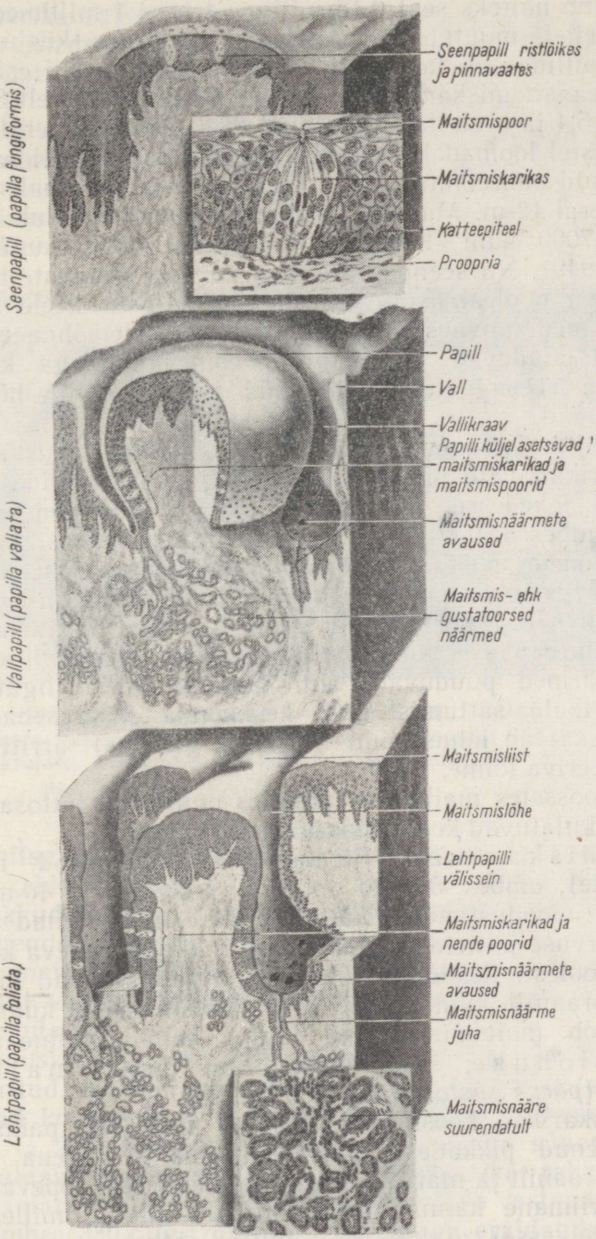
Vastandina haistmis-, nägemis- ja kuulmisretseptorile, millede igaüks on varustatud iseseisvate, üksnes neile kuuluvate aferentsete närvidega, kantakse maitsmisretseptori ärritusest tekkiv närviimpulss peaajju kolme erineva paaristee (lingvaal-, fatsiaal- ja glossofarüngeaalnärvi) kaudu. On võimalik, et osale keelepäral asetsevatele maitsmiskarikatele on aferentseks närviks ka vaagusnärv. Inimesse puutuvad kliinilised andmed näitavad, et maitsmiskiud on koondunud peamiselt trummikeelikusse (fatsiaalnärvi haru, mis lingvaalnärvi üle läheb). Maitsmisanalüsaatori ajukooresiseste tsentrumite asukoha küsimus pole üksmeelselt lahendatud. Inimesel oletatakse nende paiknemist operkulaarpiirkonnas.

Maitsmisretseptori ärrituse iseloomust ja ulatusest sõltub mitte üksnes süljenäärmete, vaid kõikide seedeorganite töö, eriti nende sekretoorne talitlus. Ärrituse iseloomust sõltub eritatava nõre kogus, tema kuivaine ja üksikute koostisosade (seedefermentide, lima jm.) hulk. Seetõttu on põllumajandusloomade puhul maitsmisorgani ehituse ja talitluse uurimine väga olulise tähtsusega.

Maitsmisretseptori ehitus

Keelel asetsev maitsmisretseptor paikneb maitsmis- ehk gustatoorsete papillide tipul (seenpapillid) või külgedel (vall- ja lehtpapillid) (joonis 324). Erandjuhtudel võivad maitsmiskarikad leiduda ka vallpapilli tipul (siga) kui ka niitpapillidel (siga, kass). Maitsmiskarikaid kandvad niitpapillid on tavalistest mehaanilistest papillidest mõnevõrra erinevad oma ümarama tipu tõttu ja selle poolest, et karikatega epiteeli ala raudhematoksüliinis ei mustu. Ruminantide keelemõhnal on sageli raske vahet teha seen- ja mehaaniliste papillide vahel.

Koduloomadel peale ruminantide ja koera näivad maitsmiskarikad koonduvat peamiselt seenpapillidesse; viimaste arv on hobusel 125—550, veisel ja kassil 180—260, lambal umbes 600, seal 750—1150 ja koeral 600—850. Seenpapillide arvu ja suuruse suhtes on keele mõlemad pooled kõikidel koduloomadel sümmeetrilised. Kahekümnel vasikal, näiteks, oli seenpapille keelemõhnast eespool keele paremal küljel keskmiselt 85 ja vasakul 86. Üksikjuhtudel oli poolte vaheline diferents 1—22, kusjuures arvuline ülekaal esines 10 korda paremal ja 10 korda vasakul. Sümmeetrilisus näib kehtivat ka seenpapillide tipul leiduvate maitsmiskarikate arvu kohta. Seenpapillide suurus varieerub regionaalselt (dia-



Joonis 324. Maitsmispapillide histoloogiline ehitus. (Orig.)

meeter ulatub näiteks seal 0,16 millimeetrist 1,4 millimeetrini) ja vastavalt sellele muutub ka maitsmiskarikate arv, kusjuures suuremates papillides on tavaliselt rohkem karikaid. Nii esineb ühes seenpapillis maitsmiskarikaid sea keele tipul keskmiselt 3,4, mediaanrühmas 5,4 ja keele lateraalpinnal 28,3. Seal ja koeral (arvatavasti ka teistel loomadel) võivad üksikutes seenpapillides karikad puududa, kuid suuremates ulatub karikate arv seal maksimaalselt 93-ni ja koeral 12-ni. Maitsmiskarikate koguhulk võrdub sea seenpapillides 7000 kuni 18 000-ga ja koeral 4000 kuni 5000-ga (A a v e r, 1949). Nii seenpapillide kui ka neis leiduvate maitsmiskarikate arvu poolest osutuvad kõige rikkamaks keele küljed ja tipp. Keele mediaanvaos ja mäletsejalistel keelemõhnaeelses alas seenpapillid puuduvad. Seenpapillid esinevad seega keele dorsaalse pinna seesugustes alades, mis toiduga kõige hõlpsamini kokku puutuvad.

Vallpapillides avanevad valli külgedel mitmes reas asetsevad maitsmiskarikad valli piiravasse kraavi ja lehtpapillides lehtedevahelistesse lõhedesse. Maitsmiskarikate koguarv on veise vallpapillides umbes 35 000 ja koera vallpapillides umbes 8000. Ringkraavi ja lõhede põhja avanevad albuminoossete m a i t s m i s - (ehk E b n e r i) n ä ä r m e t e juhad (joonis 325), millede kaudu kraavi valguv nõre kõrvaldab varem toiminud ärritusaine, võimaldades juurdepääsu uuele maitsmisainele. Seenpapillides sellised uhtenäärmed puuduvad; siin tagavad keele liigutused ise maitsmiskarikate sattumist uude keskkonda. Ühtlasena püsivas keskkonnas kaotab lahustunud (aga ka gaasjas) ärriti peatselt oma stimuleeriva toime.

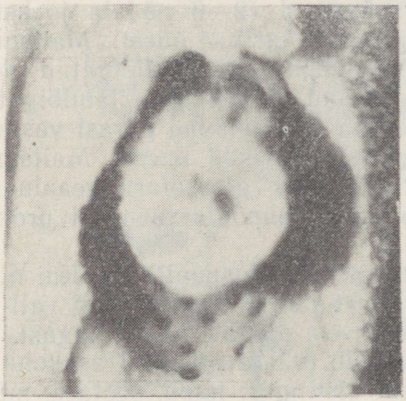
Albuminoossetes maitsmisnäärmetes puuduvad juttosad. Näärme-lõpposad ulatuvad keele lihasekiudude vahele.

M a i t s m i s k a r i k a d (joonis 324) paiknevad munajate (ellipsoidsete), umbes 50—60 mikroni pikkuste ja 40-mikronise jämedusega moodustistena katteepiteelis, millest nad erinevad nõrgema värvuse ja neid moodustavate rakkude erineva kuju ning paigutuse poolest. Ristlõikes ümarad karikad algavad kitsenedes basaalmembraanilt, kuid epiteeli vaba pinnani nad ei küüni. Välispinnaga seob maitsmiskarikaid lühike kanalikujuline ruum — m a i t s m i s l o h u k e; selle välisava on tuntud m a i t s m i s p o o r i n a (*porus gustatorius*) (joonis 326).

Maitsmiskarikad koosnevad rühmast (20—30) paiksest epiteelist arenenud pikkadest rakkudest, mis kitsastena algavad basaalmembraanilt ja maitsmislohukeste naabruses lõpevad peente jätketega; viimane kannab õrna kutikulaarplaati, millest välja (maitsmislohukesse) ulatub 3—5 niitjat jätket — m a i t s m i s k a r v a k e s t. Need 2—5-mikronise pikkuse ja umbes 0,2-mikronise jämedusega moodustised osutuvad umbes 120-millimikronise jämedusega mikrohattude kimpudeks. Basaalses osas sisaldavad

maitsmiskarika rakud ovaalset tuuma (milles mitoosi pilti täheldatakse erakordselt harva), mitokondreid, Golgi aparaati ja endoplasmaatilist retiikulumi.

Ühes ja samas karikas leidub väga erineva kujuga rakke: peente, niidikujuliste või käävjate rakkude kõrval esineb teisi, mis näivad pundunutena, on heledamad või karika välispinnal asudes haaravad teisi rakke sibulakoorekujuliselt. Ühelt poolt kujuline mitmekesisus ja teiselt poolt analoogiliste retseptoorsete organite ehitus kaladel ja amfiibidel olid põhjusteks, miks varem ka ime-



Joonis 325. Maitsmisnäärmete avad koera vallpapilli kraavi põhjas. Mikrofoto. Suurendus 7,5 korda. (Orig.)



Joonis 326. Maitsmispooride avad sea vallpapilli küljel. Mikrofoto. Suurendus 20 korda. (Orig.)

tajate maitsmisretseptoris maitsmisrakkude kõrval eristati iseseisvaid tugirakke. Tõeliselt on siin rakkude erinev kuju tingitud ainult rakkude asendist, nende funktsionaalsest seisundist ja võibolla ka nende erinevast east. Küll aga leidub kirjeldatud mitmekujuliste maitsmisrakkude kõrval suuremates karikates basaalmembraani vastas üksikuid haralisi basaalrakke, mis karika pinnale ei ulatu.

Maitsmiskarikad on ülalnimetatud närvide poolt rikkalikult innerveeritud. Epiteeli tungides kaotavad närvikiud müeliinkatte, hargnevad korduvalt ja ulatuvad siis kolbjalt jämenevate (mitokondreid ja 200—400-ongströmilise diameetriga sünaptilisi sõmeraid sisaldavate) lõpmete näol maitsmiskarika rakkude vahele, kusjuures närvikiu sünaptiline membraan jääb vastavast maitsmisrakust umbes 330-ongströmilise vahemaaga eraldatuks. Seejuures on mainimisväärne, et ühe ja sama telgsilindri harudest võib osa (intragemmaalsete harude näol) tungida maitsmiskarikasse, teine osa (ekstragemmaalsete harude kujul)

aga lõppeda tavalises katteepiteelis. Selle asjaolu tõttu on avaldatud arvamust, et maitsmisärrituse retseptsiooni võime ei tarvitse paratamatult piirduda üksnes maitsmiskarikatega, vaid et viimastel on maitsmisärrituse suhtes ainult suurem tundlikkus.

Müeliniseerunud närvikiudude kõrval innerveeruvad maitsmiskarikad veel müeliinitutest kiududest, mis oletatavasti kuuluvad sümpaatilisse süsteemi, sest et nad kraniaalse kaelaganglioni ekstirpatsiooni (väljalõikamise) korral degenereeruvad.

Maitsmiskarikate arengul ja eksisteerimisel on tihe seos närvisüsteemiga. Glossofarüngeaalnärvi läbilõikamise korral hävivad ka vastavas keelepooles maitsmiskarikad (2—6 nädala jooksul) ja närvikiudude regenereerudes ilmuvad karikad uuesti. Maitsmiskarikate regeneratsiooniks piisab ka sellest, kui läbilõigatud glossofarüngeaalnärvi perifeerne ots kokku õmmeldakse läbilõigatud vaagusnärvi proksimaalse otsaga. Ka siis ilmuvad pärast vastava regeneratsiooniaja möödumist maitsmiskarikad uuesti. Maitsmiskarikate taastumist ei teki aga siis, kui glossofarüngeaalnärvi perifeerne ots ühendatakse (motoorse) hüpoglossusnärvi proksimaalse otsaga.

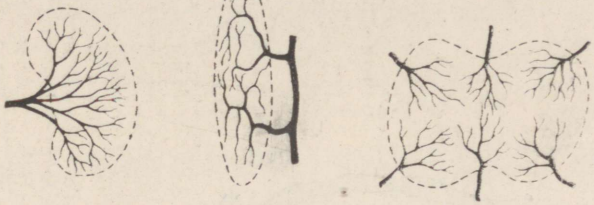
Suur regeneratsioonivõime on ka maitsmispapillidel. Kui need termokauteriga välja põletada, ilmuvad seen- (hiirel isegi vall- ja leht-) papillid mõne aja pärast endisele paigale uuesti tagasi.

Üksiku maitsmiskarika ärritus võib (vastavalt tema asukohale) inimesel põhjustada nelja erinevat aistingut: hapu, soolase, mõru ja magusa maitse. Kõik teised maitseliigid aga tekivad nende põhimaitsete kombinatsiooni tagajärjena. Oletatakse, et neljale põhimaitsele vastavad ka nelja liiki maitsmiskarikad. Selle oletuse kasuks kõnelevad järgmised asjaolud: 1) maitseliikidele vastavad keele erinevad topograafilised alad (keele tipul asetsevate maitsmiskarikate ärritus põhjustab magusa, külgedel asetsevate karikate ärritus hapu või soolase ja keele päral asetsevate karikate ärritus mõru maitse); 2) maitsmisvõime kaob kokaiini mõjul järgmises järjekorras: mõru, magus, soolane ja lõpuks hapu; 3) üksikute ainete toimel kaovad ainult teatavad maitse põhiliigid, säilivad aga teised; 4) keelel võib leida selliseid seenpapille, millede ärritus tingib vaid ainsat maitseliiki; 5) elektrilise ärrituse künnis erineb eri maitseid vahendavates karikates. Viimase kriteeriumi varal on võimalik ka loomadel eristada funktsionaalselt erinevaid maitsmiskarikaid. Nii on selgunud, et kass näiteks suudab eristada vähemalt kolme järgnevat põhimaitset: haput, soolast ja mõru. Nagu näitavad akad. I. P. Pavlovi laboratooriumi uurimised, esinevad koeral samad neli põhi-maitseliiki mis inimeselgi.

Teiselt poolt oletatakse, et osa maitsmispapille suudab vahendada vaid ainsas maitseliigis, teine liik papille aga kahes või mitmes maitseliigis.

Üksikutele maitseliikidele vastavaid maitsmiskarikaid pole histoloogilise ehituse alusel senini suudetud eristada.

Arterite kulg kompaktsetes organites

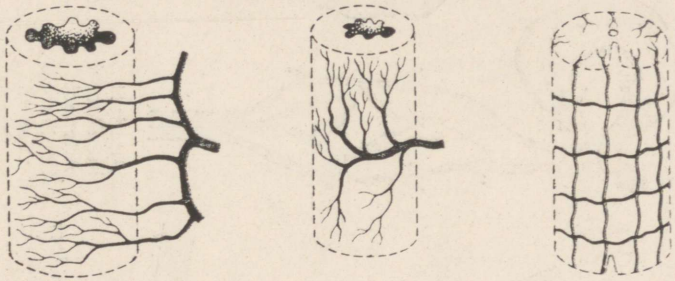


Radiaalne kulg (neerud, näärmed, maks, kops)

Longitudinaalne kulg (lihased, närvid, kõõlused)

Konvergeeriv kulg (suprarenaalnääre)

Arterite kulg torujates organites

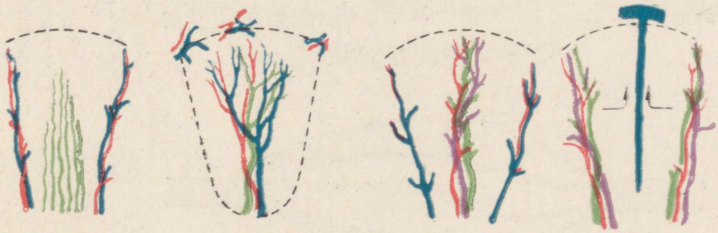


Tsirkulaarne kulg (sool, emakas jt.)

Longitudinaalne kulg (ureeter jt.)

Radiaalne kulg (seljaaju)

Veresoonte paigutuslik vahekord teiste torujate moodustistega (näärmete viimasüsteemiga, sapijuhaga, bronhidega) näärmete või näärmetaoliste organite sagarikes



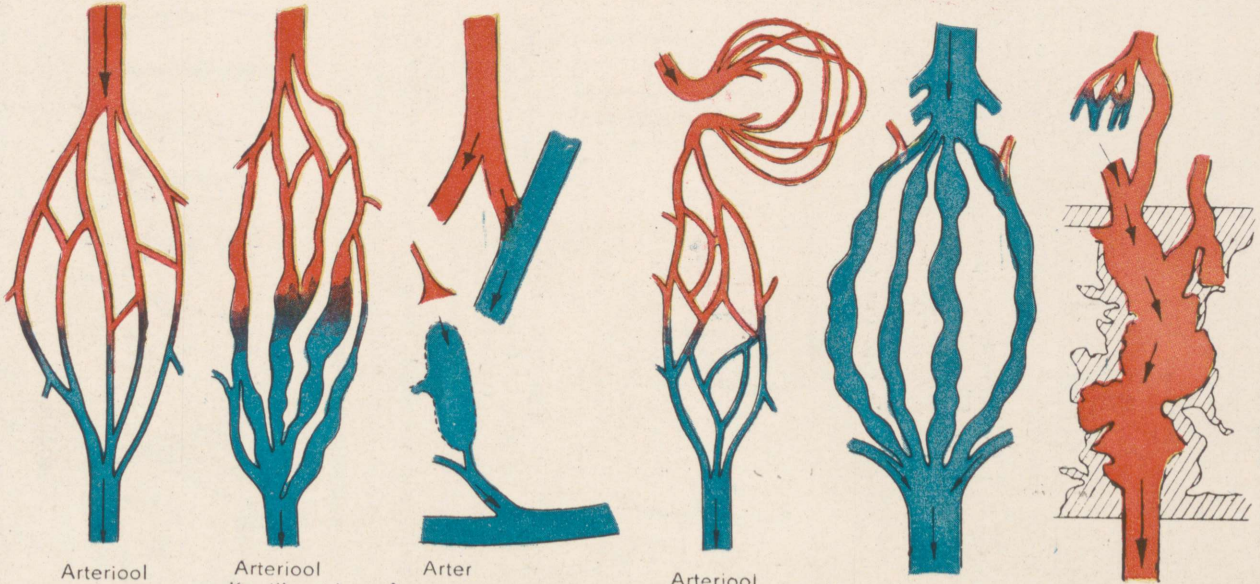
Neer

Süljenääre

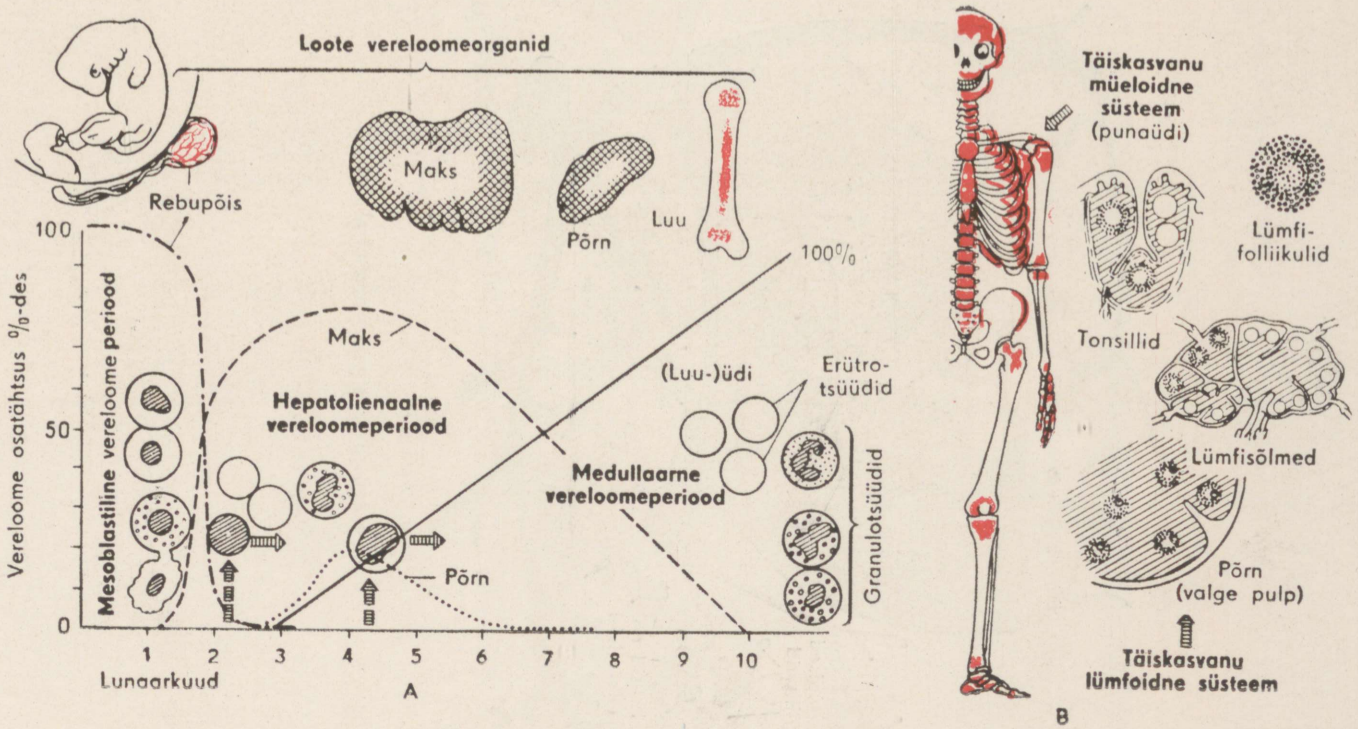
Kops

Maks

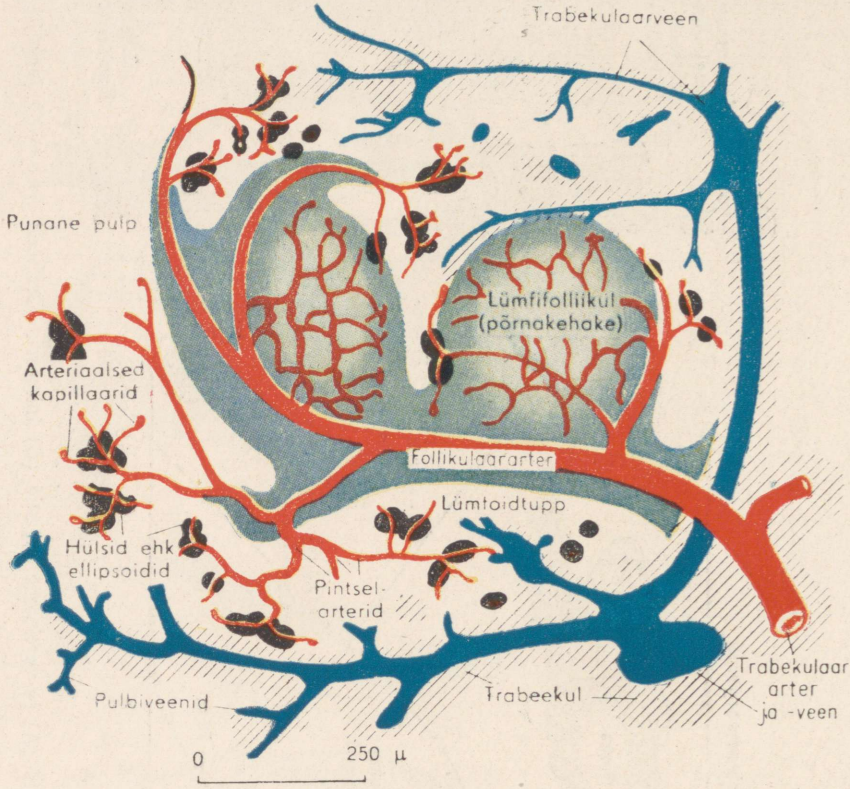
Veresoonte paigutus organites ja kompaktsete organite sagarikkudes. (Erinevate allikate põhjal koostatud skeem.)



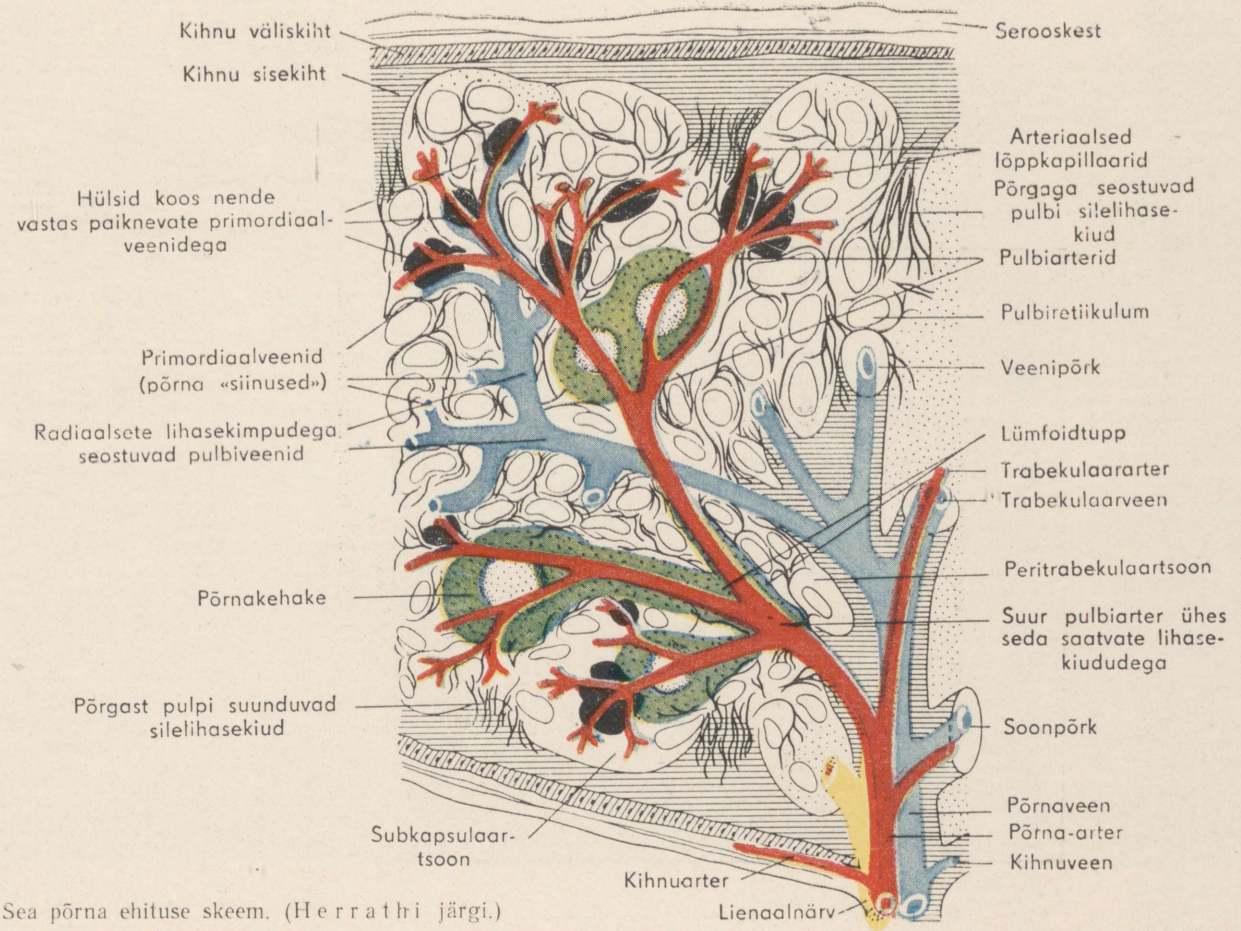
Arterite ja veenide vahelisi seostusvorme.



Vereloome perioodid (A) ja vereloome organid (B) inimesel. (Osaliselt Custeri järgi.)

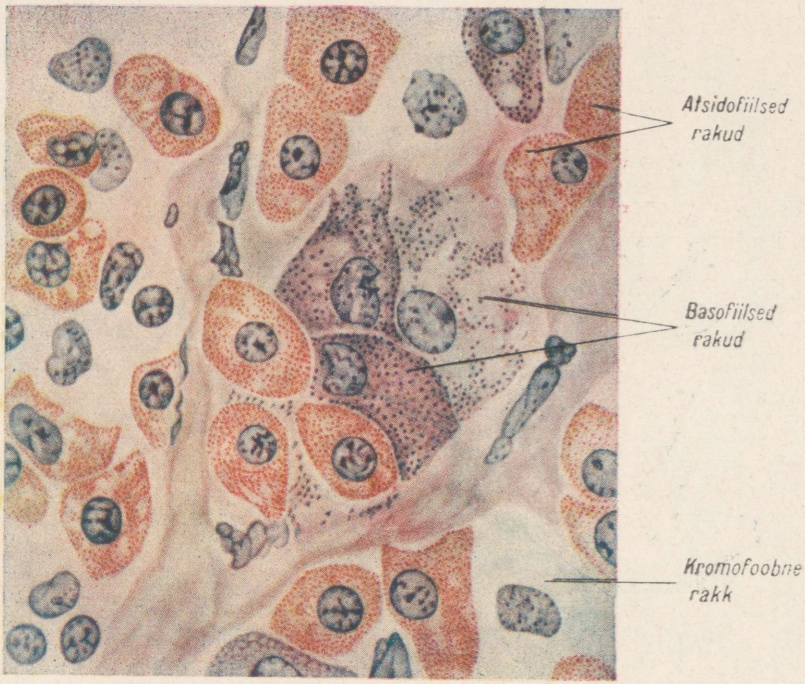


Kassi põrna soontesüsteemi skeem.

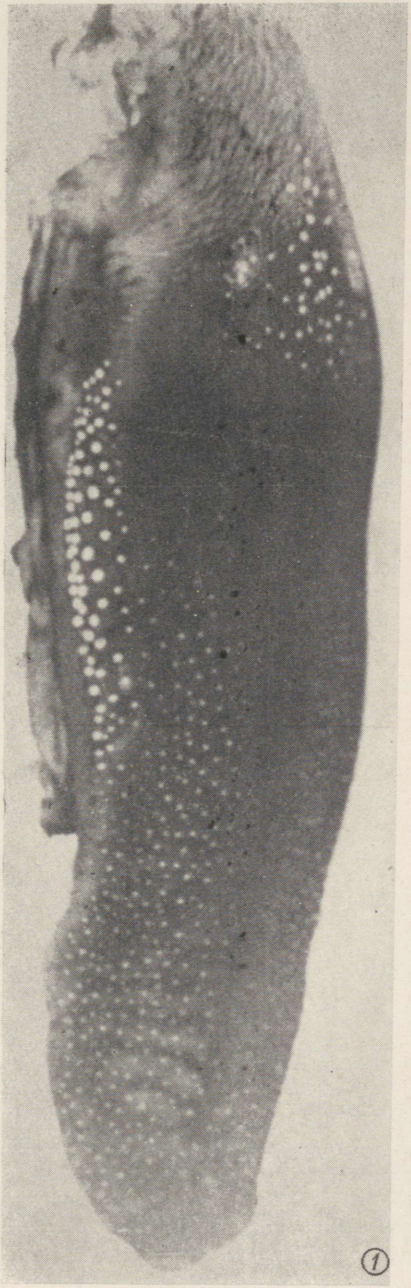


Sea põrna ehituse skeem. (Herrathi järgi.)

TAHVEL V.



Hüpofüüsi eessagara rakuliigid.

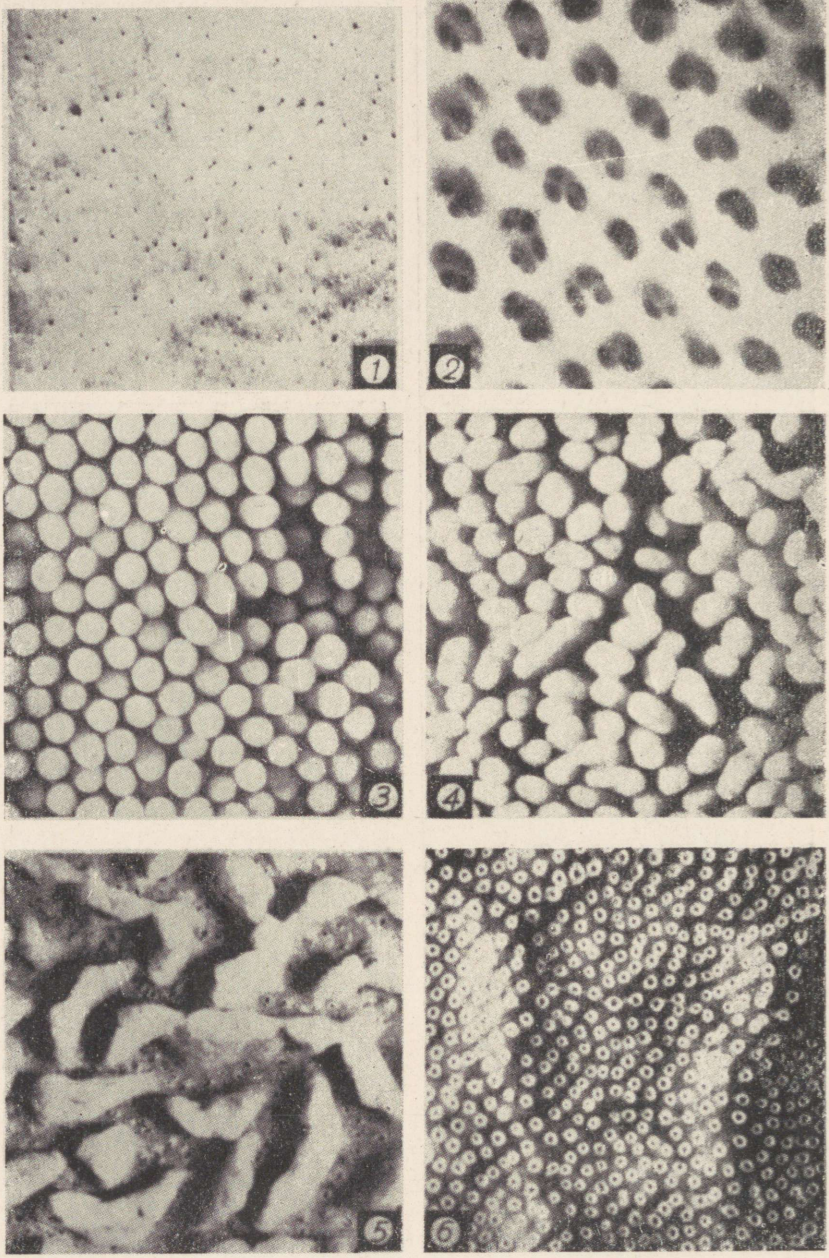




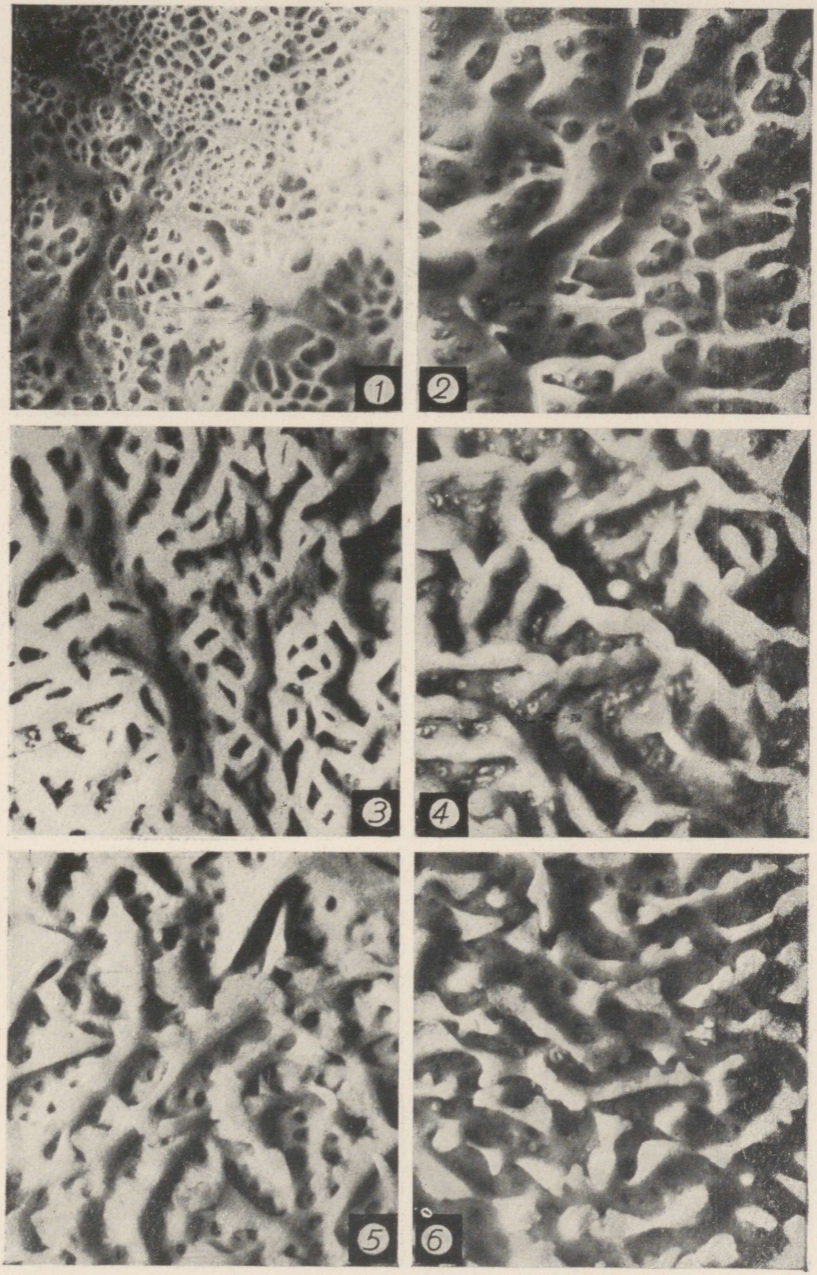




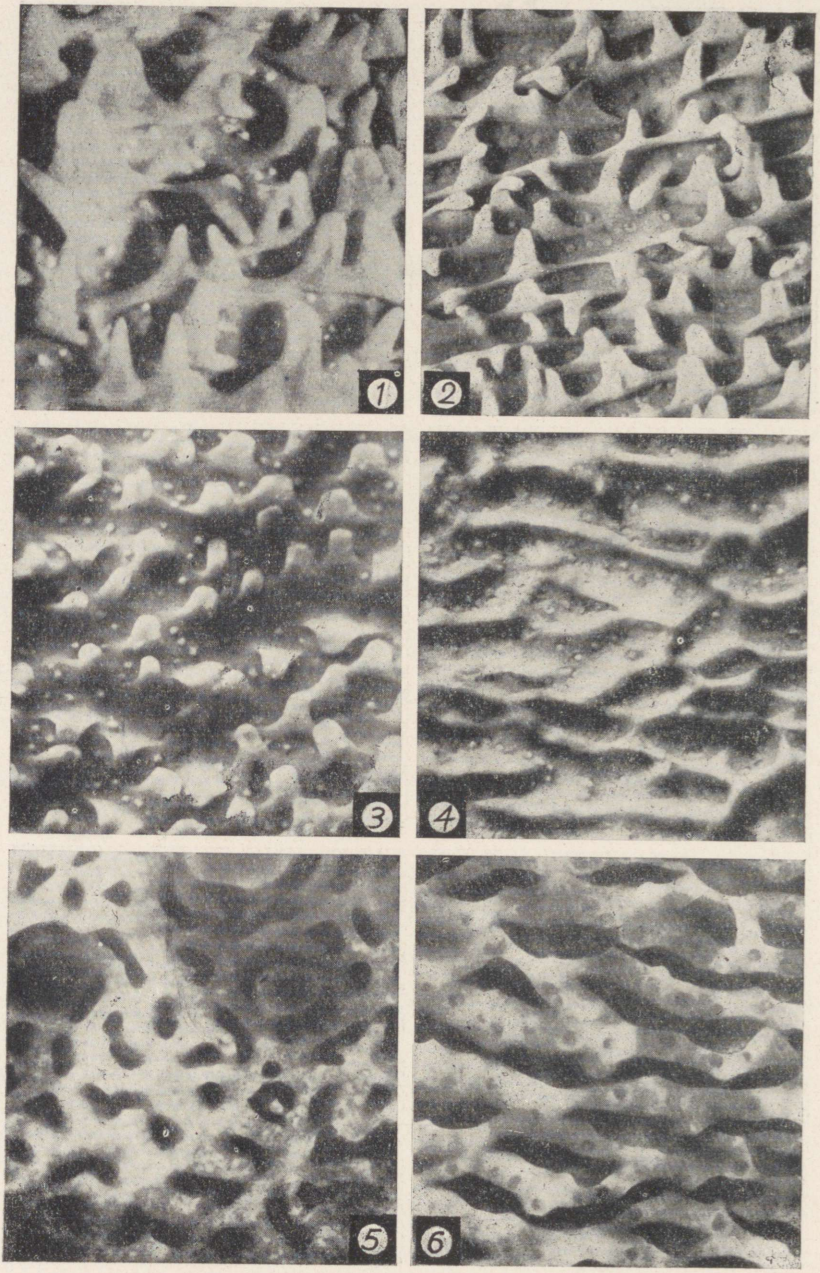
Sea keele maitsmis- ja mehaanilised papillid. (O r i g.)
1 — seenpapillide paigutus keelel; *2* — lehtpapill; *3* — maitsmispoorid seenpapilli pinnal; *4* — mehaanilised papillid keeletipul.
Esimesel pildil normaalne suurus, teisel 7,5-, kolmandal 90- ja neljandal 20-kordne suurendus. Pildid on valmistatud Weigerti raudhematoksüliiniga värvitud preparaatidelt.



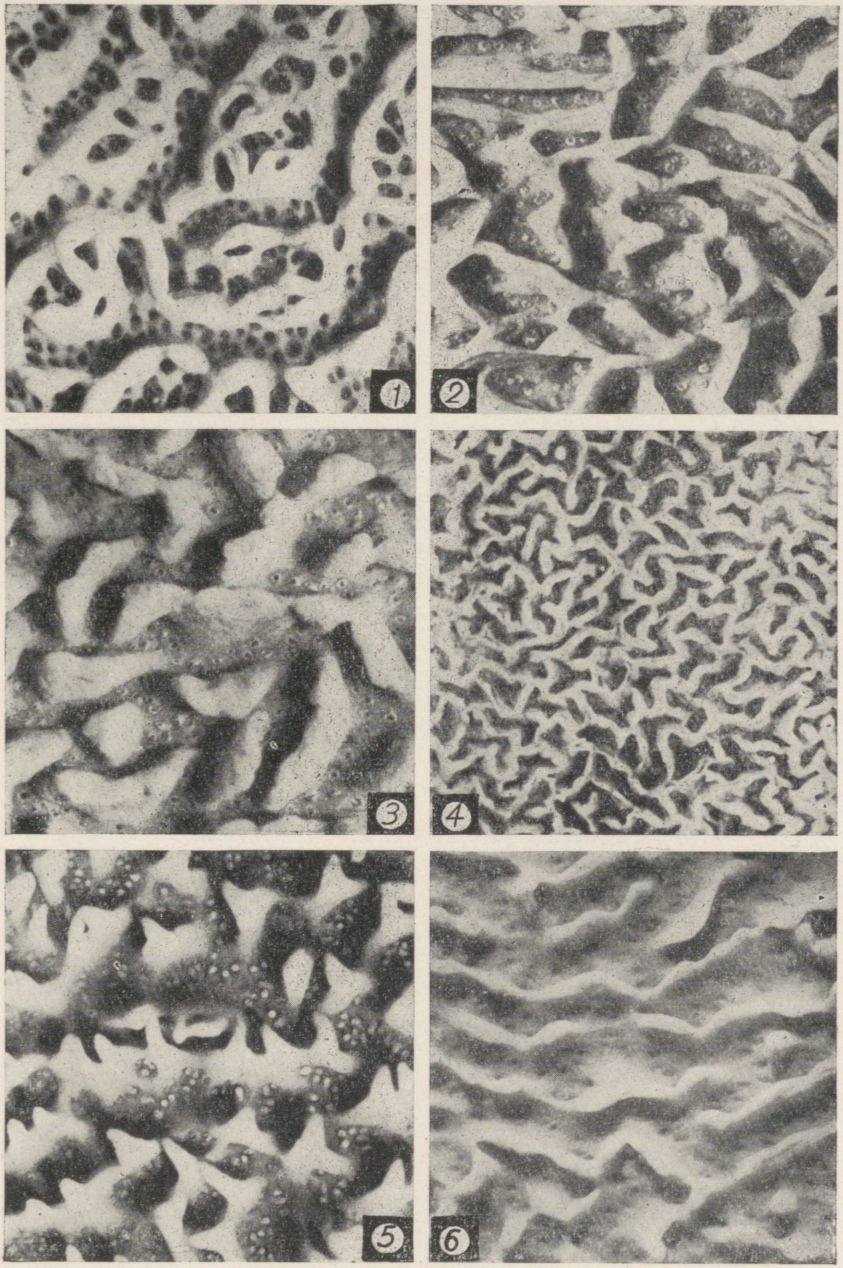
Seedekanali mikroreljeef pealtvaates. (O r i g.)
1 — koera söögitorunäärmete avad; *2* — kassi maolohukesed nende põhjas asetsevate näärmeavadega; *3* — hobuse, *4* — koera ja *5* — veise peensoolehatud; *6* — sea jämesoole epiteelivaba pind (jämesoole näärmed nähtavad valgete sõõridena).
Suurendus esimesel joonisel 7,5-kordne, teisel joonisel 80-kordne ja ülejäänud joonistel 20-kordne.



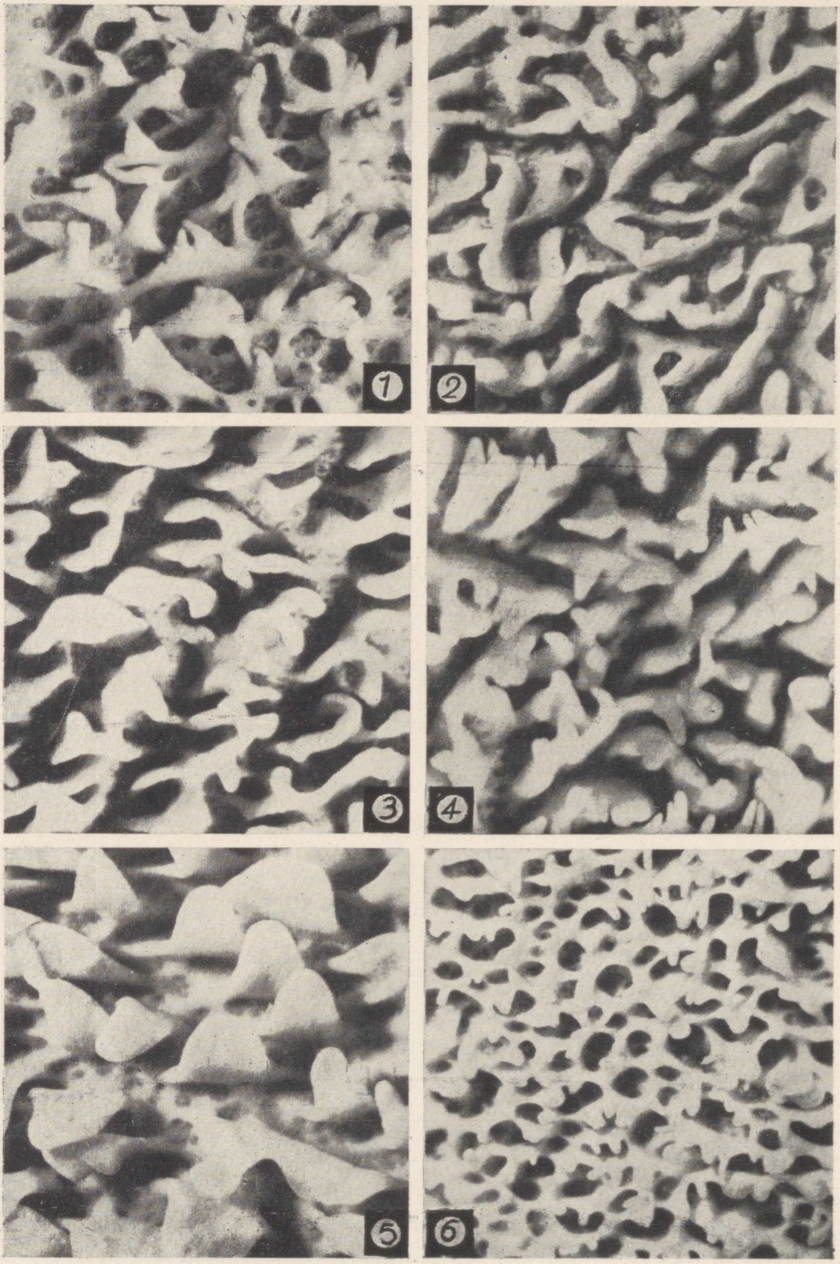
Lamba peensoole epiteelivaba limaskesta mikroreljeef pealtvaates. (Orig.) *1* kuni *4* — reljeefipildi erinevusi kaksteistsõrmikus üksikutel loomadel; *5* ja *6* — reljeefipildi erinevusi peensoole teise poole algusosas. Suurendus 20 korda.



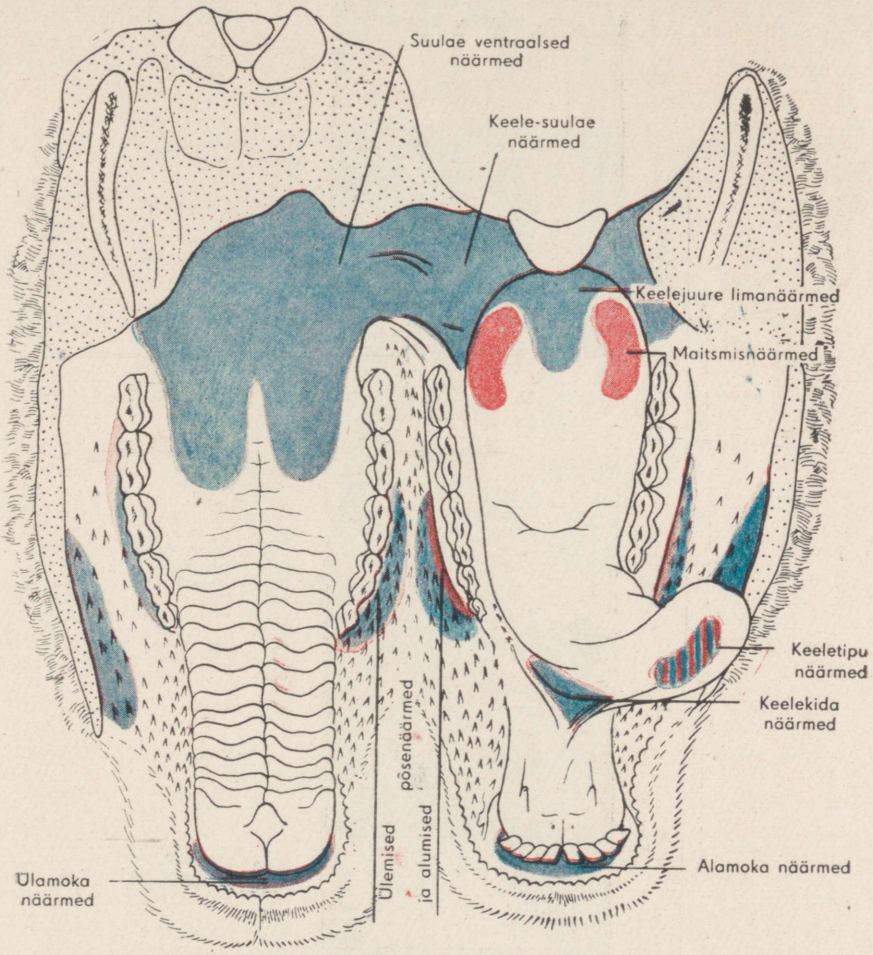
Lamba peensoole epiteelivaba limaskesta mikroreljeef pealtvaates. (Orig.)



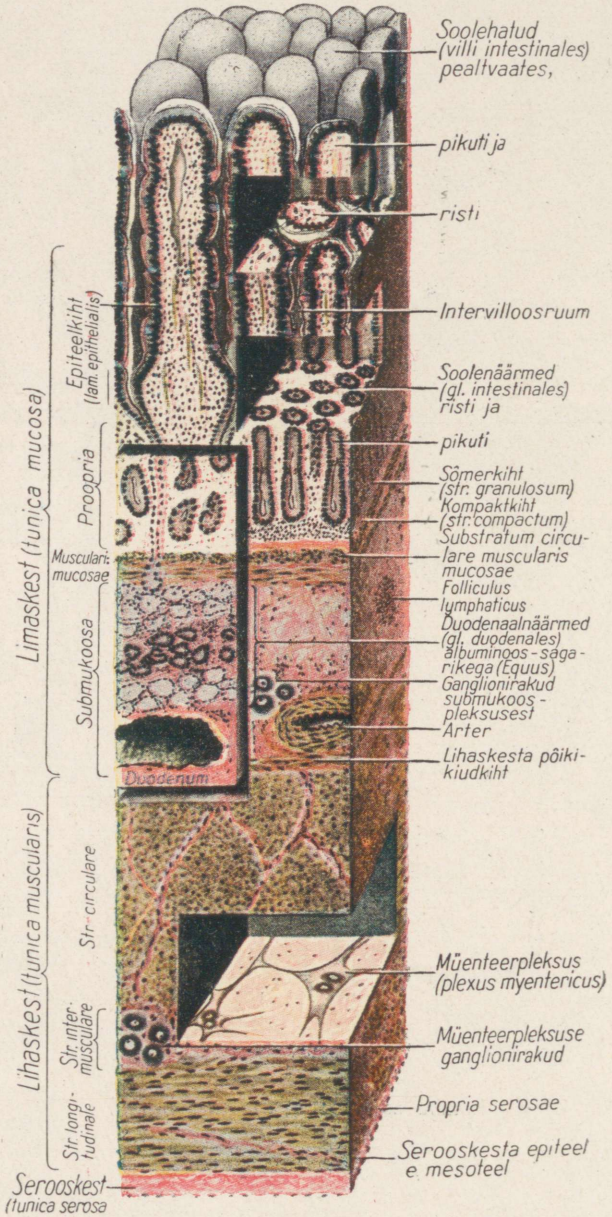
Veise peensoole epiteelivaba limaskesta mikroreljeef pealtvaates. (O r i g.)
Joonised pärinevad numbrite järjekorras peensoole viiendike algusosadest ja kuues joonis iileumi lõpust.
Joonisel 4 on suurendus 7,5-kordne, teistel joonistel 20-kordne. Kõrgendite baasi nivool asetsevad soolenäärmete avad.



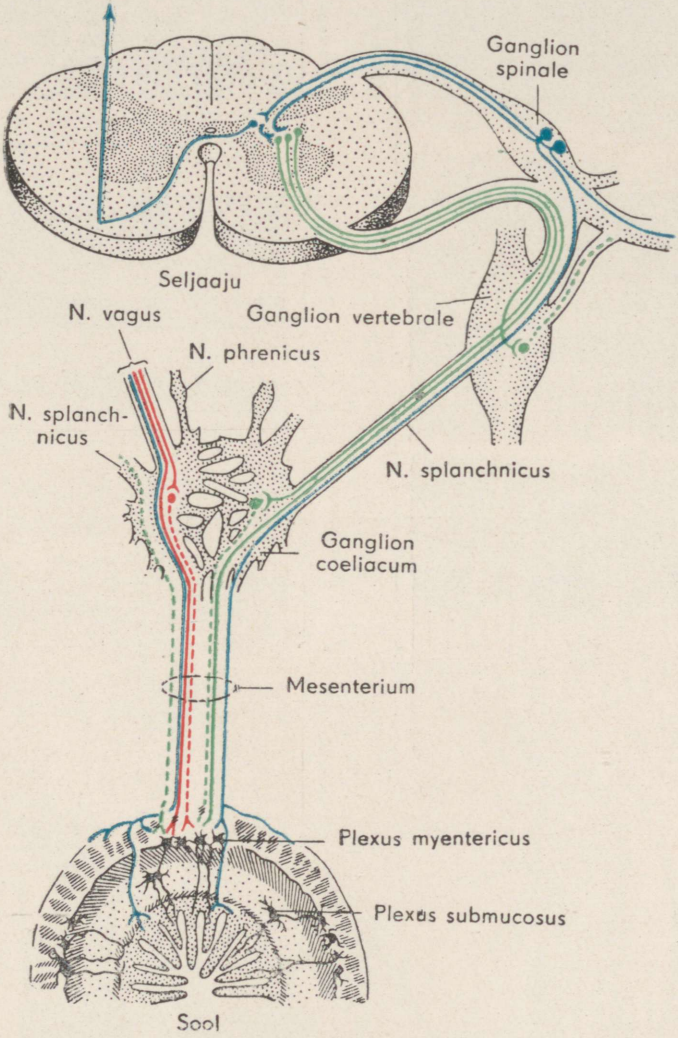
Sea peensoole epiteelivaba limaskesta mikroreljeef pealtvaates. (O r i g.)
1 — duodeenumi algusosa; *2* — peensoole teise viiendiku algusosa; *3* — peensoole kolmanda viiendiku algusosa; *4* — peensoole neljanda viiendiku algusosa; *5* ja *6* — iileumi lõpp.
Kõikide jooniste puhul on kasutatud 20-kordset suurendust.



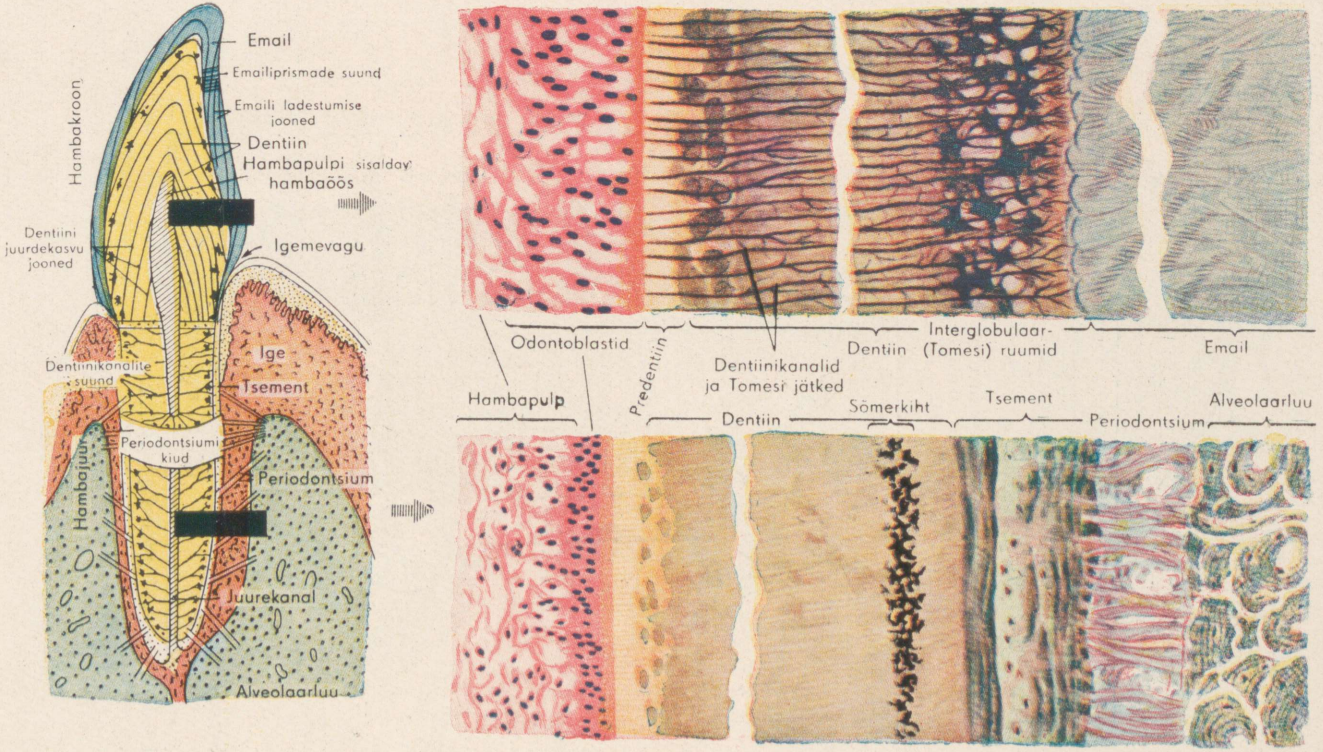
Lamba suuõõne näärmed. (Orig.)



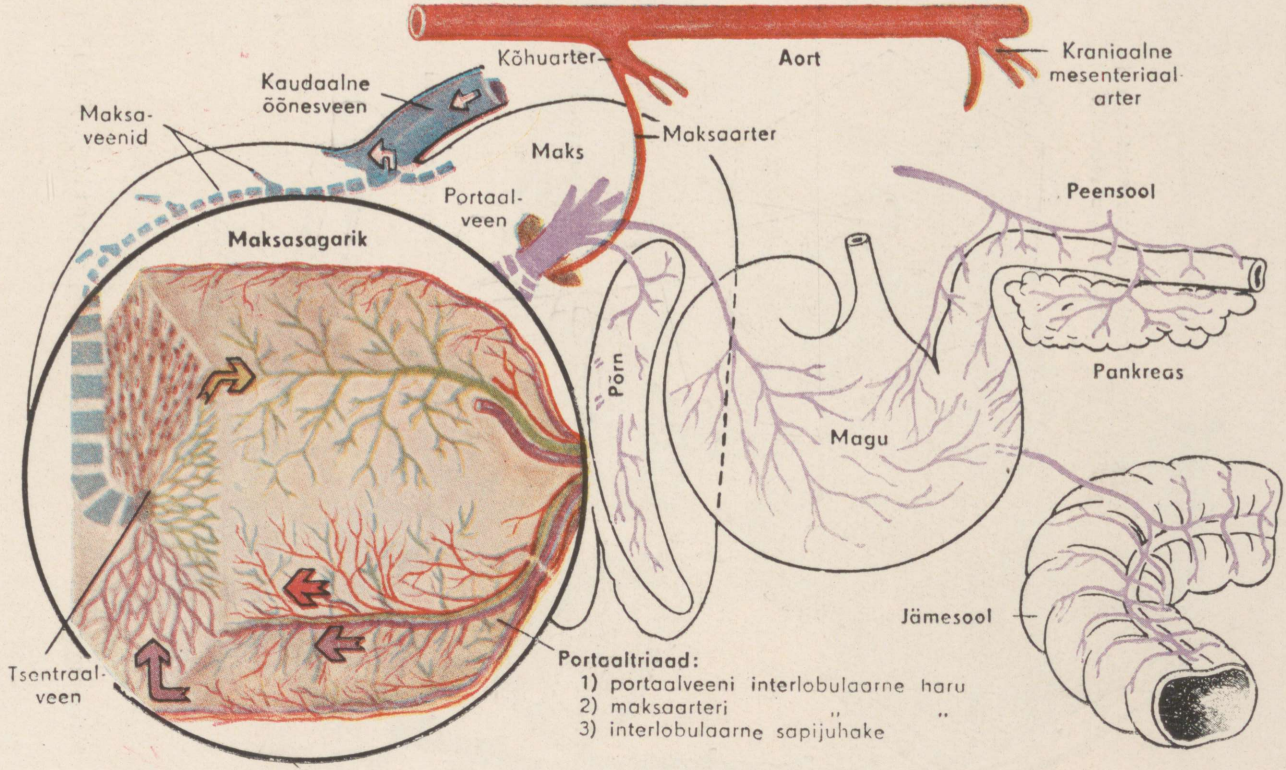
Peensoole mikroehitus. (Orig.)



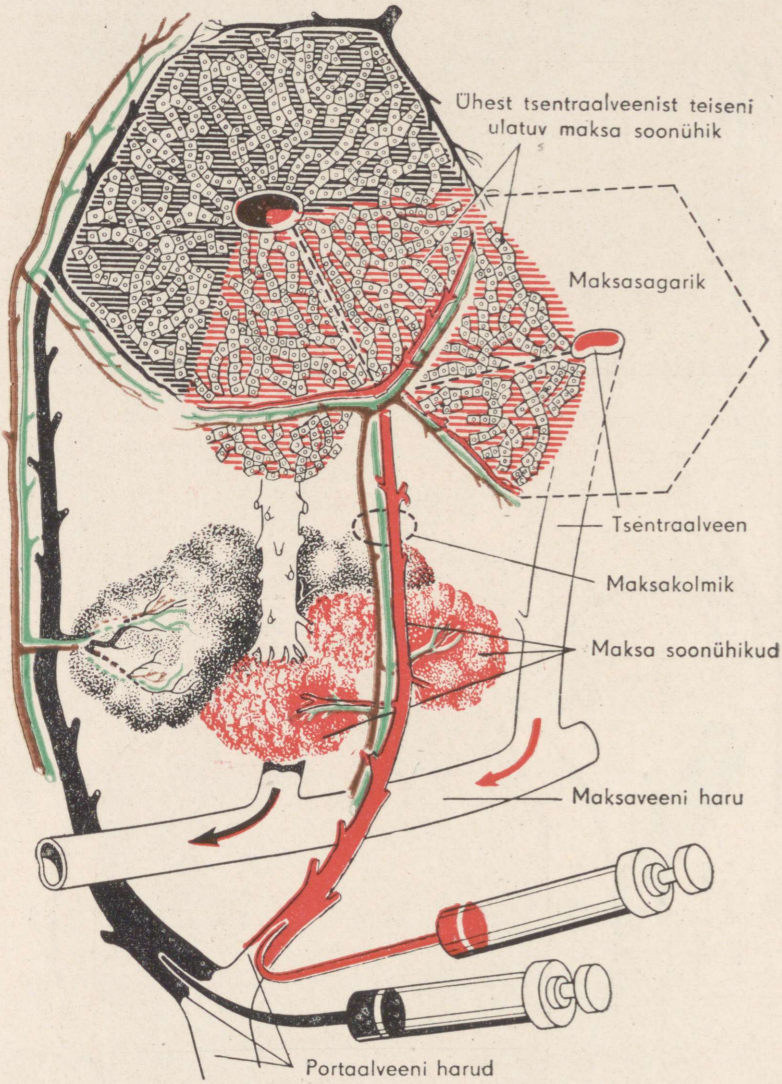
Seedekanali sümpaatilise ja parasümpaatilise innervatsiooni skeem. (Clara järgi.)
Aferentsed kiud — sinised; eferentsed sümpaatilised kiud — rohelised; eferentsed parasümpaatilised kiud — violetsed; preganglionaarsed kiud — pidevad jooned; postganglionaarsed kiud — katkendjooned.



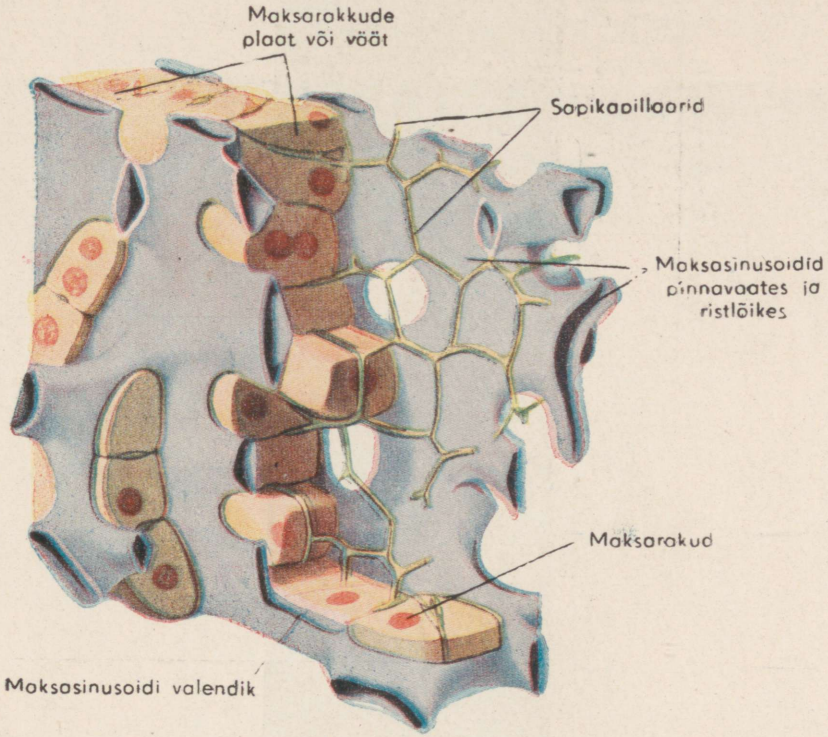
Hamba ehitus. (Erinevate allikate põhjal koostatud joonis.)



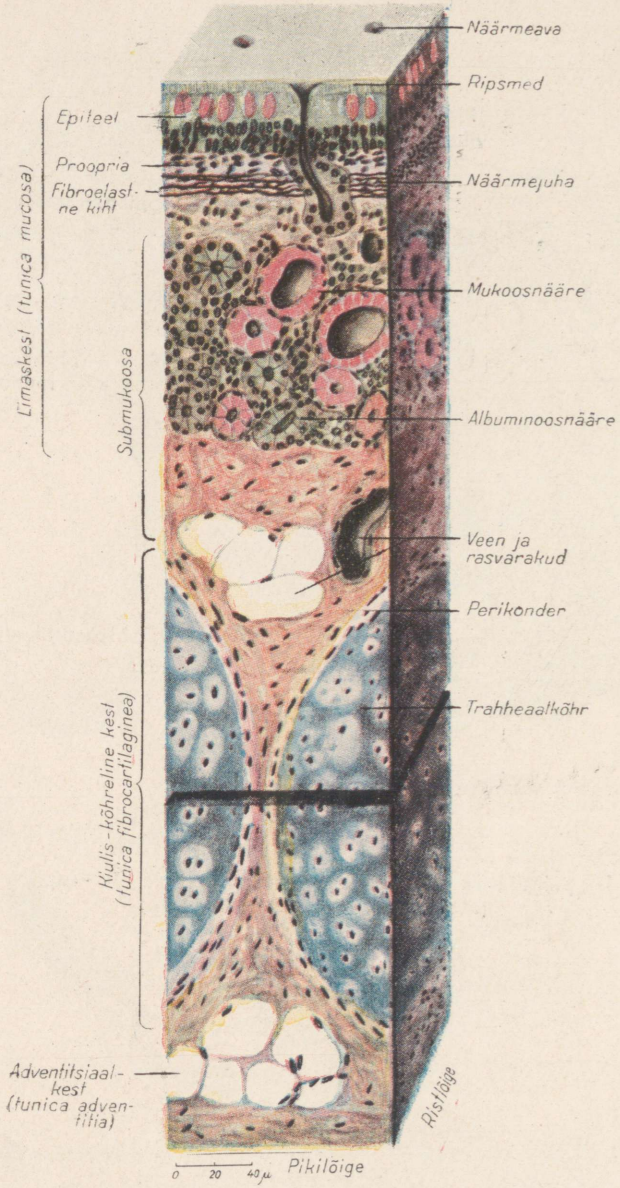
Maksasagariku seos aferentsete ja eferentsete veresoontega.



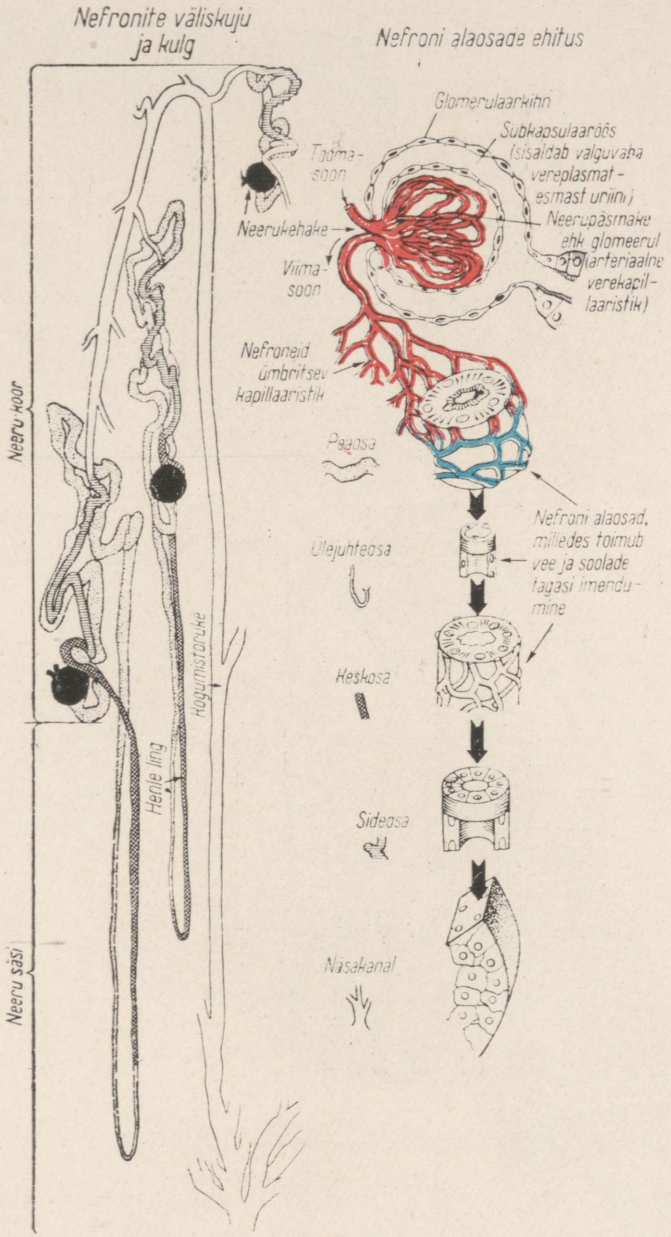
Maksasagarikkudesisesed soonühikud. (Rappoporti jt. järgi.)



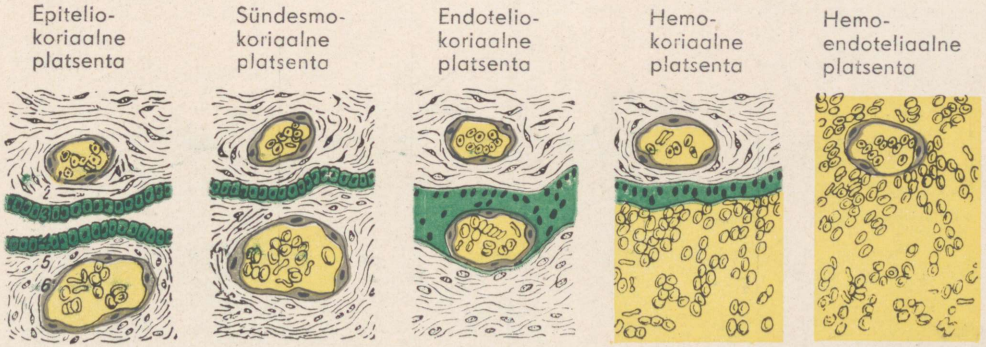
Maksarakkude paigutuslik vahekord maksasinusoidide ja sapikapillaaridega. (Modifitseeritud B r a u s i järgi.)



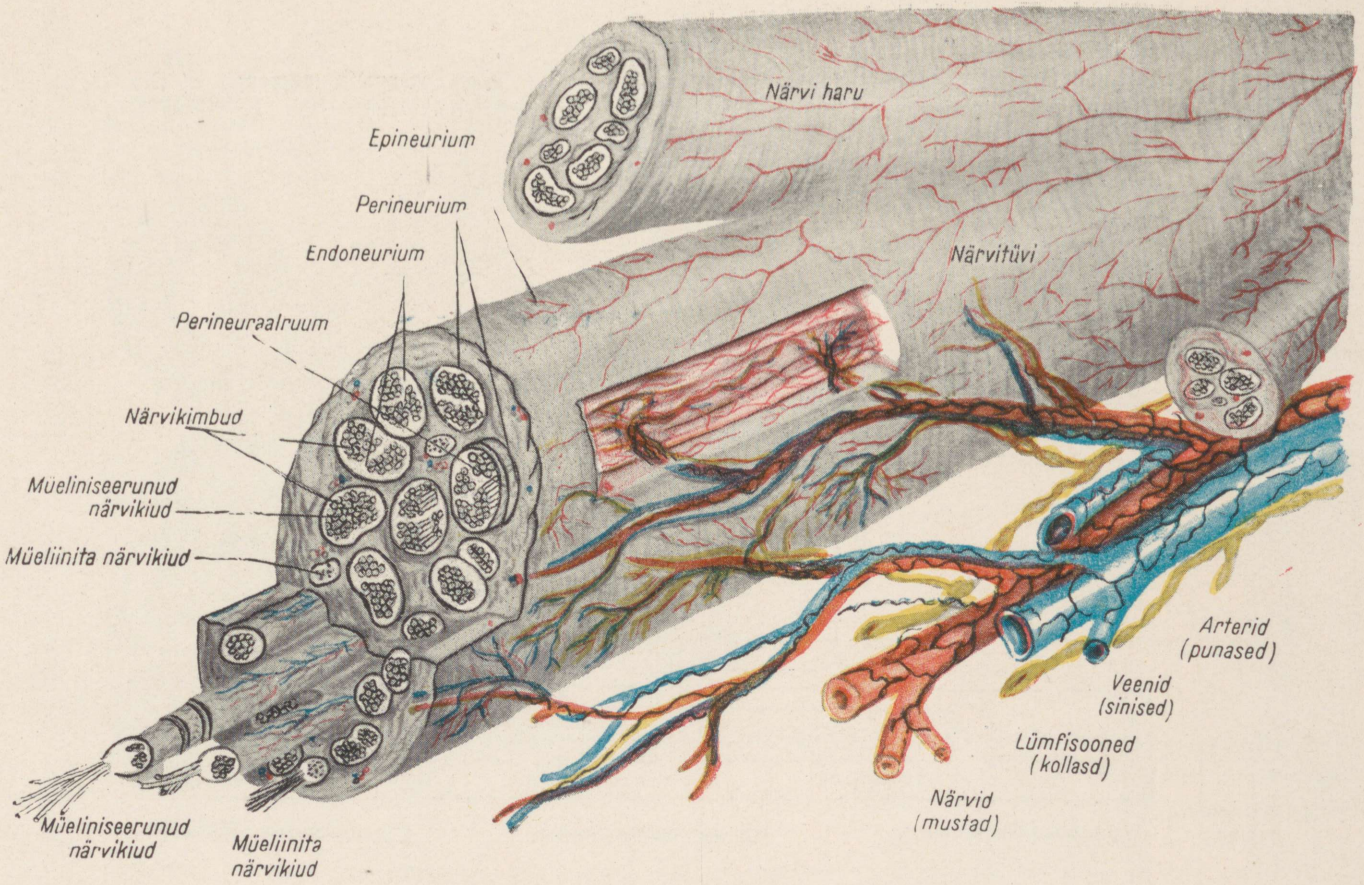
Trahhea mikroehitus. (O r i g.)



Nefroni kuju ja ehitus.

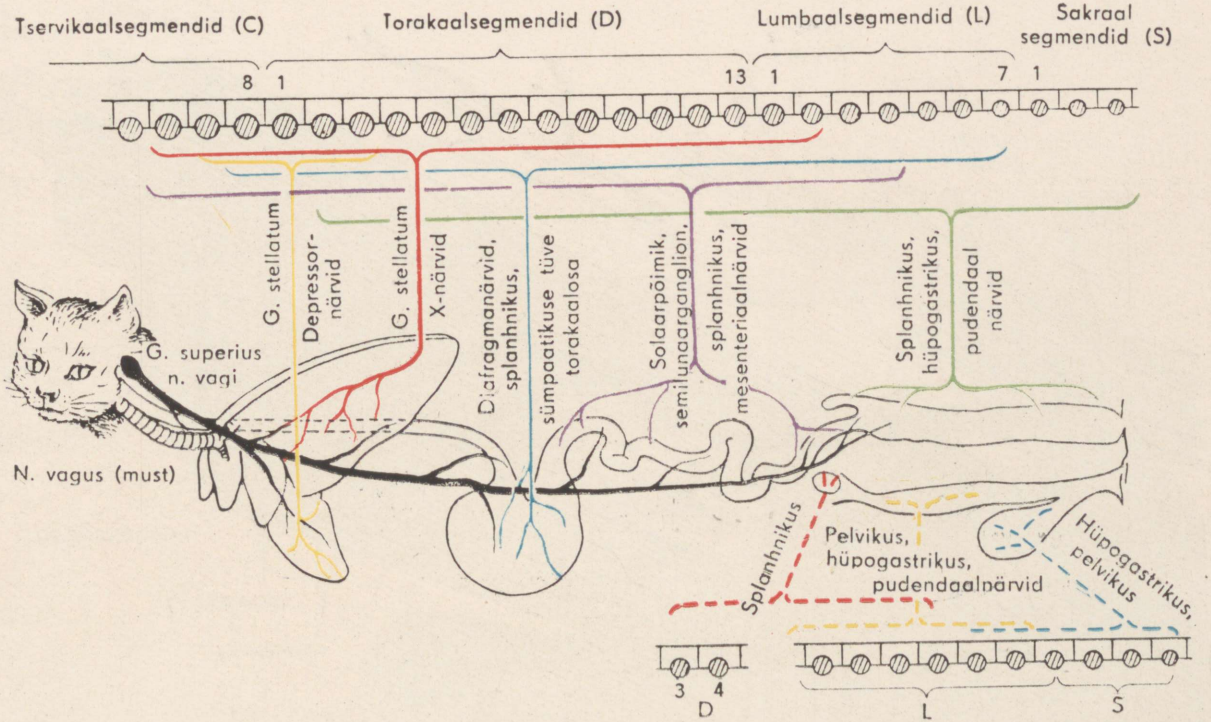


Platsenta jaotus loote ja ema vere vahel asetsevate koekihtide alusel.
1 — koorioni veresoone endoteel; *2* — koorioni sidekude; *3* — koorioni epiteel; *4* — emaka epiteel; *5* — emaka strooma; *6* — emaka veresoone endoteel.

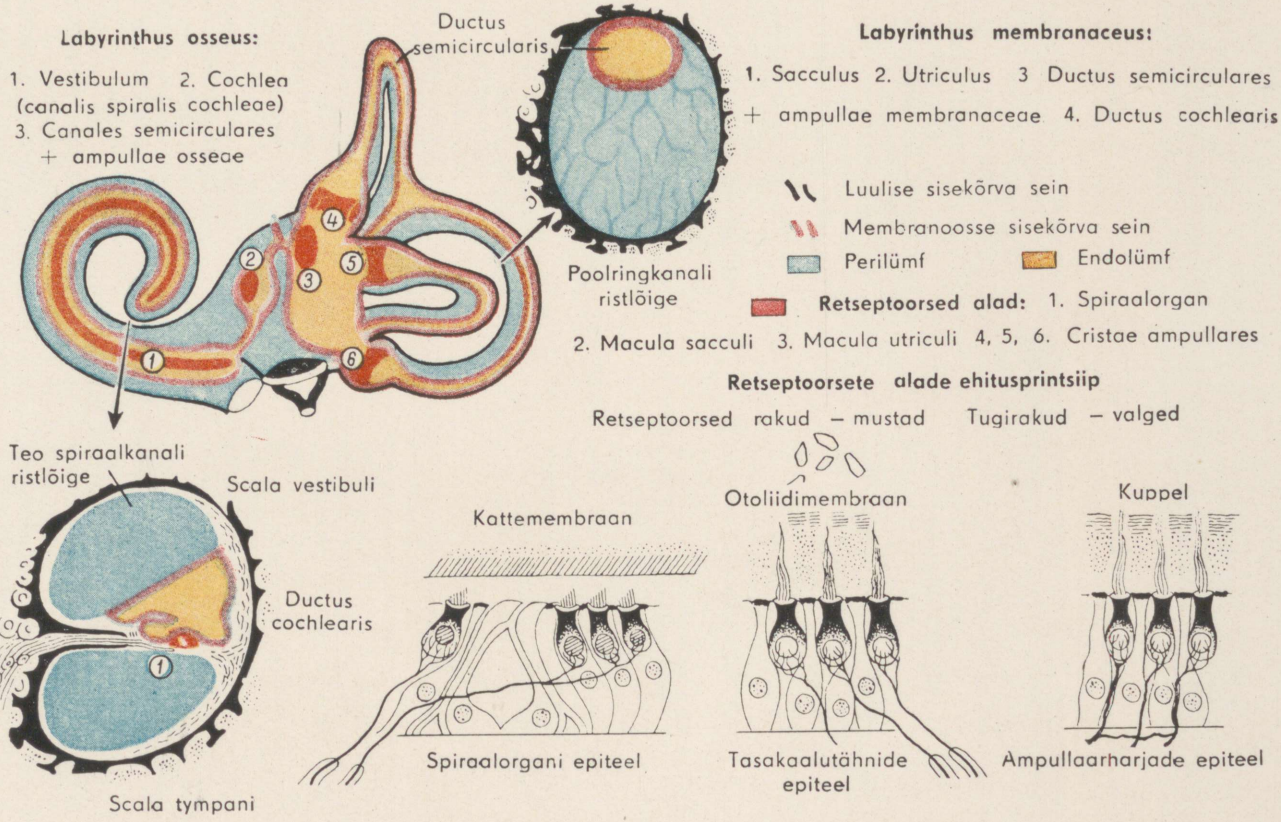


Närvi ehituse skeem. (Suurest meditsiinilisest entsüklopeediast.)

TAHVEL XXIII.



Siseorganeid innerveerivate aferentsete närvikiudude väljumispaigad vaaguse ülemisest ehk nodoosganglionist ja spinaalganglionidest. (J. K. Pletškova laboratooriumi tentatiivsete andmete põhjal koostatud skeem.)



Sisekõrva anatoomiline-jaotus ja retseptoorsete alade ehitusprintsiip. (Erinevate allikate põhjal koostatud skeem.)

TAHVEL XXV.

AINEREGISTER

adamantoblastid 276
adenohüpofüüs 138
adenohüpofüüsi distaalosa 138
— infundibulaarosa 138, 142
— proksimaalosa 138, 142
— tuberaalosa 138, 142
adenopituitsüüdid 144
adetsiduaadid 441
adrenaalnääre 159
adrenaliin 165
adventiitsia 60, 65, 66, 79
adventitsiaalkest 13, 48, 62, 214, 303
aferentne lümfisoon 99
— soon 332, 341
agranulaarne kooretüüp 530
aisting 550
aju ehituse morfogeneetiline seadus 504
ajuepifüüs 130, 144
ajukestad 502, 536
ajukoor, heterotüüpiline 528
— homöotüüpiline 528
aju piaalkest 537
ajusubstants 502
akrosoom 393
aktsessoorsed seedeorganid 214
— sugunäärmed 379, 382
aktsessoorsete sugunäärmete sekreedi varuruum 382
alakihid 13
albugiinea 383
albuminoossed näärmed 236
alimentaarne toitumisviis 454
alusnahk 175, 181
alveolaarjuhakesed 314
alveolaarkotikesed 314
alveolaarne bronhiool 314
alveolaarpuu 314
alveolaarrühma kiud 280
alveoolid 461
alveoolide septaalrakud 320
— tolmurakud 320
amakriinrakud 573
ampullaarharjad 589
ampullaarnäärmed 379
anaalnäärmed 252
anaalpaunanäärmed 252
anageen 197, 198
analüsaatorid 550
analüsaatori tsentraalne osa 550
anastomoosi arteriaalne segment 72
— venoosne segment 72
anastomoosid, arteriovenoossed 70
— gloomusetüübilised 70
anastomooskanal 72
anastomoospäsmakesed 72
angioretseptorid 73
anosmaatilised loomad 598
aortaalparaganglion 166
arahnoidaalhatud 537
arahnoidea 536
arkuaatarterid 341
arkuaat-tsoon 160
arkuaatveen 341
arteriaalsed kapillaarid 54
arterid 48, 59, 69
— elastsed 59, 63
— hübriidsed 61
— muskulaarsed 60
arterioolid 48, 59
arterioosrõngas 566
arteriovenoossed anastomoosid 70
aparaat, subneuraalne 47
apokriinsed higinäärmed 185, 186
aponeuroos 42
A-spermatogoonid 396
astrotsüüdid 575
atleetloomad 110
atrioventrikulaarkimbu säär 83
— tüvi 83
atrioventrikulaarkimp 83
atrioventrikulaarsõlm 83
atrioventrikulaarsäär 83
atrioventrikulaartüvi 83
atrotsütoosivõime 125
atsellulaarne tsement 280
atsetüülkoliin 544
Auerbachi pleksus 268

Baillarger' vööt 530
basaalmembraan 191, 266, 404, 559, 563
basaalrakud 601, 607
basilaarkiud 594
basilaarmembraan 587
basofiilid, β- 141
— δ- 141
basofiilsed erütroblastid 122
Becheri rakud 340
Behterevi vööt 528, 530
Bergmanni rakud 524
Betzi hiidpüramiidrakud 530
Billrothi väädid 116
biovulatoorsed loomad 408
bipolaarsed närvirakud 570, 573
— — monosünaptilised 573
— — polüsünaptilised 573
bivalendid 396
blastoderm 448
Boettcheri rakud 595
Bowmani membraan 559
— näärmed 601
bronhiaalarter 320
bronhiaalnäärmed 306
bronhiaalpuu 313
bronhioolid 313, 314
bronhopulmonaalsegmendid 314
Bruchi membraan 566
Brunneri näärmed 250
B-spermatogoonid 396
bukaalnäärmed 241
bulbouretraalnäärmed 352, 379
Burdachi kimp 516

Cajal-Retziuse rakud 526, 528
Call-Exneri kehakesed 405
Clarke'i sammas 506
Claudiuse rakud 595
Corti organ 590
— tunnel 594

Deitersi rakud 594
dendriitrakud 177
dentiin 275, 277
dentiinikanalikesed 277
dentiinikiud 277
dentiini mantelkiht 278
— parapulpaarne kiht 278
depoopõrn 109
Descementi membraan 559
detsiduaadid 441
detsiidua 441
diakineesistaadium 396
difuusne elastne võrk 266
dipioteenstaadium 396
diskusplatsenta 441
Disse ruumid 295
distantsiretseptorid 487, 492
diöstraalfaas 355
diöstrum 354
Dogeli I tüübi närvirakud 86
dopaas 177
dorsaalne väät 513
dorsaaltuum 506
dorsobronhid 322
duodenaalnäärmed 250

Ebneri kiud 278
— näärmed 226, 242, 606
eelneer 326, 327
eesaju 485
eeskambri endoteel 565
eesmagu 214
eesnahk 352, 386
eesnääre 352
eessägar 138
efektor 481
eferentne soon 332, 341
eferentsed lõpmed 495
ejakulatoorne juha 390
ejakulatsioon 389
ekraantsentr(um)id 503
ekriinsed higinäärmed 185, 186
ekstero(re)tseptorid 487, 492
ekstragemmaalsed närviharud 607
ekstramuraalsed näärmed 231, 242
elastne membraan 50
— — sisemine 50
— — välimine 50
elastsed arterid 59, 63
— elemendid 57
elemendid, elastsed 57
— neurogliaalsed 145
ellipsoidid 111, 113
elupuu 519
elu põhiline seadus 480
email 279
emaili, dentiini ja luukoe võrdlus 283
emailiorgan 276
emailiprismad 279
emailiprisma tupp 279
emailipulp 276
emaka laiside 18
emakanäärmed 428
emaka proopria 433
— — basaalkiht 433
— — kompaktne kiht 433
— — spongioosne kiht 433
— — superfiitsiaalne kiht 433
emakas 351
— tiine 437
emassuguorganid 351, 399
— kana 446
— tubulaarsed 417
emassuguorganite lihaskest 433
— morfoloogiline ja funktsionaalne asümmeetria 445

embrüonaalsete suguorganite derivaadid 358
emissaarveenid 386
enameloblastid 276
endokard 50, 79
endokriinorganid 129
endokrinoloogia 137
endolümf 589
endolümfijuha 587
endomeetrium 417
endomüüsium 42
endoneurium 499
endoteelirakud 336
endoteelkiht 48
endotenoonium 42
endotsüüdid 294
enterokromafiinrakud 234, 240, 248, 249
ependüüm 502
epidermis 174, 175, 189
epiduraalõõs 536
epikard 18, 50, 79, 81
epikeras 212
epineurium 499
episkleraalkiht 560
epiteel 14, 304
— germinatiivne 370
— limaskesta 231
— spermatogeenne 370
epiteeli lümfotsütaarne infiltratsioon 94
epiteelkiht 14, 19, 220
epiteliaalne retiikulum 155
epitsüüdid 335
eponüümid 20
erektsioon 388
erinevused emas- ja isassugurakkude vahel 361
erutatavus 480
erutusjuhtesüsteem 83
erutuslaine 480
erütroblast, basofiilne 122
— oksüfiilne 123
— polükromatofiilne 122
erütropoees 87
erütrotsüüdid 122
esikuastrik 587
esikunäärmed 428
esimese tüübi närvirakud 270
eskalaatoriteooria 163

falang 594
— sisemine 595
falangijätke 595
falangplaat 595
falangirakud 594
fallus 390
farüngeaalnäärmed 243, 306
farüngeaalrõngas 94
fastsia 42
fastsikulaat-tsoon 160
feokroomsed rakud 165
fertilisatsioon 360
fetaalne atroofia 408
fibromuskulaarkest 18
fibrooskest 33, 552
fibroosvõru 36
fibropituitsüüdid 144
filiformsed papillid 226
folliikuli karikas 448
— küpsemisperiood 405
— lõhkemisperiood 405
folliikulid, ainumunalised 402
— atreetilised 413
— Graafi 401
— kilpnäärme 147
— mitmemunalised 402
— multiovulaarsed 402
— pluriovulaarsed 402
— polüovulaarsed 402
— primaarsed 401
— sekundaarsed 401
— tertsiaarsed 401, 402
— uniovulaarsed 402
folliikuliepiteel 399, 402
folliikulivedelik 402
folliikuliõõs 402
follikulaararterid 111
follikulaarfaas 355, 423
follikuliin 407
Fontana ruumid 568
fotoretseptoorsed elemendid 571
fundusenäärmed 244
Fürstenbergi rosett 468

galea 393
gameet 360
gangliomeerid 512
ganglionaarkiht 519, 521, 526, 528
ganglionid 502
ganglioniliist 483
ganglionirakkude kiht 569
genitaalkurrud 358
genitaalköbruke 358
germinatiivsed rakud 371
gestageen 351, 407, 410, 413
Gianuzzi poolkuud 242
glandulaarvaod 451
Glissoni kihn 285
globulaarleukotsüüdid 238
glomeerul 331, 335
glomeeruli akendunud membraan 335
— endotsüüdid 336
— epitsüüdid 335
— interkapillaarsed rakud 335
— katterakud 335
— podotsüüdid 335
glomerulaarkihn 331

glomerulaarvedelik 343
glomerulcostsoon 160
glomiformsed näärmed 184
gloomusetüübilised arteriovenoossed anastomoosid 70
glossofarüngeaalnärvi ülemine ganglion 502
glossopalatiinnäärmed 241
glükagoon 168, 169
glükagoonirakud 169
Golgi-Mazzoni kehakesed 492
Golgi rakud 522
Golli kimp 516
gonaadid 130, 351
gonadotroobid, folliikuleid stimuleerivad 141
— luteiniseerivad 141
gonohorism 360
Goormaghtighi rakud 334
Graafi folliikulid 401
granuloosa 404
granuloosa-luteiinrakud 410
granulooskiht 17, 175
granulopoees 87
granulotsüüdid 122
gustatoorsed näärmed 229, 242
— papillid 226

haistmisepiteel 599
haistmiskepikesed 599
haitsmiskolvikesed 599
haistmisnui 599
haistmisnäärmed 601
haistmisorgan 597
haistmisorgani üldine iseloomustus 597
haistmispäsmakesed 602
haistmisrakud 599
haistmisretseptori ehitus 599
hallaine 12, 505, 506
hallaine külgsarv 506
— sammas 505
— — dorsaalne 506
— — ventraalne 506
— sarve vaheosa 506
— sarved 506
Halleri aberantsed juhakesed 390
hamba areng 275
hambad 214, 275
hambajuur 275
hambakael 275
hambakroon 275
hambaliist 275
hambapapill 276
hambapaun 276
hambapulp 275, 281
hambatsement 275
hammassidemed 536
Harderi nääre 582
harikõõlus 568
Hassali kehakesed 157
hatikud 441
hatud 226
helianalüsaatori juhtetee 595
— tsent(e)r(um) 595
hemaalsõlmed 102
hemolümfisõlmed 102
hemopoeetilised organid 87
hemotroofne toitumisviis 454
hemotsütoblastid 122
hemotsütopoeetilised organid 87
Henle kiht 193
Henseni rakud 595
hermafrodiit 360
Herringi kehakesed 143
heterotüüpiline ajukoor 528
higinäärmed 184
— apokriinsed 185, 186
— ekriinsed 185, 186
hiilus 399
hingamisorganid 299
hingamisorganite areng 301
— histoloogiline ehitus 310
— üldine iseloomustus 299
hingamisteed 299, 303
hingamisteede katteepiteel 305
— kondrofibrooskest 309
— lihaskiht 309
— limaskest 303, 304
hingamisteede näärmed 306
— proopria 308
His'i kimp 83
histiotroofne toitumisviis 454
histiotsütaarne süsteem 125
histiotsüüdid 125, 126
histogenees, naha 204
histoloogiline terminoloogia 20
holokriinsed näärmed 182
homöotüüpiline ajukoor 528
horisontaalrakud 526, 528, 573
hormoon, adrenokortikotroopne 141
— folliikuleid stimuleeriv 141, 408
— gonadotroopne 141, 408
— kasvu- 141
— laktogeenne 141
— luteiniseeriv 141, 408
— luteotroopne 141
— somatotroopne 141
— türeotroopne 141
hormoonid 129, 408
humoraalne regulatsioon 129, 481
Hunter-Schregeri jooned 279
huulenäärmed 240
Huxley kiht 193
hõõrla 274
häbe 351

hüaloidkanal 577
hübriidsed arterid 61
hülsid 111, 113
hülssarterid 111
hüpofüüs 130, 137
— neelulae 138
hüpofüüsi eessagar 137, 138
— koostisosad 138
— lehter 137, 144
— lehtri sisemine tsoon 144
— — välimine tsoon 144
— portaalveen 143
— tagasagar 137, 138, 143
— tuberaalosa 137
— vaheosa 137
hüpofüüsiõõs 138, 143

identsed kaksikud 408
iduepiteel 399
idukiht 175
idupõieke 405
idurakud 371
idutsenter 89, 92, 100, 104
idutähn 448
igemete kiud 280
iiris 553, 565
iirise pigmentepiteelkiht 566
— piirkihid 565
— strooma 565
iirisenurgakäsn 568
iirisenurk 568
iirisesõmerad 566
imetajad, makrosmaatilised 598
— mikrosmaatilised 598
imiluugid 267
immuniseeriv põrn 110
impulss 480
inmundiibulum 137, 138
inimese ja loomade ajukoore erinevused 533
inkretoorsed organid 129
innatsükkel 354
innervatsioon 149, 199, 321
— seedekanali 268
— suguteede 444
— veresoonte 72
insulaaraparaat 167
insulaarsüsteem, pankrease 167
insuliin 168
interfollikulaarsed rakud 147
interglobulaardentiin 279
interglobulaarruumid 278
interlobaararterid 340
interlobulaararterid 341
interlobulaarveen 341
interlobulaarne sidekude 10
intermediaarne kiht 179
— lümf 91
intermediaarsed näärmed 249
intermediaarsiinused 99
intermediaartsoon 160
intermuskulaarkiht 18, 261
intermuskulaarne pleksus 268
intero(re)tseptorid 487
interprismaatiline substants 279
interrenaalnääre 159
interstitsiaalkude 10, 455
interstitsiaalnääre 414
intervertebraalkettad 36
intima 48, 60, 63, 65, 79
intragemmaalsed närviharud 607
intralobulaarjuha 467
— kitsused 467
intramedullaarne intermediaarsiinuste osa 99
intramuraalsed näärmed 231, 240
intraparenhümatoosne sidekude 10
involutsioon 158
irritaablus 480
isaskusiti 352, 378
— peeniseosa 378
— vaagnaosa 378
isassuguorganid 352

jodopsiin 573
juhadeta näärmed 129
juhtetee 550
juhteteed, aferentsed 481
— eferentsed 481
jukstaglomerulaarsed rakud 333
jukstamedullaarne tsoon 160, 162
juttaine 328
juuretupe kutiikul 193
juuretupp 191
— sisemine 191
— välimine 191
juveniilne tsoon 160
jämesool 214
jämesoole seinakihtide paksus 265
järelneer 326, 327

kaartsoon 160
kabjad 206
kabja glasuurkiht 208
— kattekiht 208
— keskkiht 208
— lamellaarkiht 208
— papillaarkiht 208
— periostaalkiht 208
— vaskulooskiht 208
kabjaseina ehitus 208
kaetud tsoon 594
kana emakas 446
— emassuguorganid 446
— põrn 118
kapillaarid 48
— arteriaalsed 54
— avatud 50

kapillaarid, funktsioneerivad 50
— plasmaatilised 50
— sulgunud 50
— venoossed 54
kapillaaride adventitsiaalrakud 126
kapillaaroretseptorid 74
kapsel 10
kardiaalnäärmed, söögitoru 243
kardianäärmed 244
Kargeri kehakesed 73
karikrakud 232, 240, 249
karotiidparaganglion 167
karotiidpäsmas 167
karunkulid 441
karvad 175, 191
karvafolliikul 191
karvakiht 179
karvakoor 191
karvakutiikul 191
karvanääps 191
karvanääpsu kael 191
— lehter 191
— põhi 191
karvapapill 191
karvapaun 191
karvapüstitajalihased 194
karvarakud 590
karvarood 191
karvasibul 191
karvasäsi 191
karvatipp 191
karvavahetus, kestev 196
— permanentne 196
— sesoonne 196
kasvuperiood 362
— esmane 405
— teine 405
katageen 197, 198
katteepiteel 420, 451
— hingamisteede 305
— sapiteede 297
kattekiht 594
kattemembraan 593
kaudaalse õõnesveeni struktuur 67
kavernid 56
kavernooskeha 56
keel 214
keele küljenäärmed 242
— näärmed 242
keelepapillid 226
keelepäranäärmed, mukoossed 242
keele-suulae kaare näärmed 241
keeletipunääre 229, 242
kehad, postbranhiaalsed 151
kelme 13, 18
kemoretseptorid 73
kepikesed 569, 572, 573
kepprakud 571
keskaju 485
keskkest 13, 48
keskkiht 580
keskkõrv 583, 586
keskmed 18
keskneer 326, 327, 358
keskseinand 18
kestad 13
kestev karvavahetus 196
ketasplatsenta 441
kihid 13
kihn 10, 106, 144, 146, 160
kihnu ehitus 106
kiht, fusiformne 526, 530
— intermediaarne 179
— intermuskulaarne 18
— kiududevaene 530
— kompaktne 17
— mehaaniline 178
— multiformne 526
— polümorfne 526
— püramidaal- 526, 528
— sisemine granulaar- 526, 528
— — sõmer- 526
— subepidermaalne 179
— tangentsiaalkiudude 530
— termostaatiline 178
— triangulaarne 526
— tsonaal- 526
— välimine granulaar- 526, 528
— — sõmer- 526
— vöödialune 530
— vöödipealne 530
kiidekas 214
kilpnääre 146
kilpnäärme folliikulid 147
— kolloid 147
— talitlus 150
kimbud 10, 482
— assotsiatiivsed 530
kimptsoon 160
kitsus 446, 461
kiud, alveolaarrühma 280
— igemete 280
— periodontsiumi 280
— transeptaalsed 280
kiudkeha 412
kiudkest 552
kiudkiht 60, 569
kiudtapeet 563
klaaskeha 554, 576
klaasmembraan 404, 577
kloakaalpaun 104, 275
koelised elemendid, veresoonte 56
koeretseptorid, polüvalentsed 494
kogumistorukesed 331, 340
kolbrakud 571
kollageenkiht 266
kollaskeha 404, 410, 449

kollaskeha, atreetiline 413
— epiteliaalne tüüp 410
— epiteliotekaalne tüüp 410
— tsükliline 410
kollastähn 570
kollaüdi 119
kolmanda lau superfiitsiaalne nääre 581
kolmas silmalaug 581
kolostrum 476
kolvikesed 569, 572, 573
kommissuraalkimbud 530
kommissuur, hall 505
kompaktne kiht 17
kompensatoorne hüpertroofia 341
kompimiskarvad 194
kondrofibrooskest 303, 309
konjunktiiv 580
konjunktiivikott 580
konjunktivaalepiteel 581
kontaktiretseptorid 487, 492
kontaktplatsenta 441
konvuluutne substants 328
koonuspapillid 226
koor 12, 97, 519
— suprarenaalnäärmete 159
koorerakud 521
koorerefleksid 534
kooresagarikud 328, 342
kooresisesed rakud 525
kooresõlmekesed 97, 100
kooreväljad 533
koorion 441
koorium 174, 178, 189
kopsuaatsinus 314
kopsualveoolid 317
kopsud 299, 313
kopsude interstitsiaalne sidekude 320
— lümfisoonestik 320
— regeneratsioon 322
— veresoonestik 320
kopsukelme 313
kopsusagarikud 314
kopsuviled 322
Korffi kiud 278
korgaskeha 383
— septid 384
— trabeekulid 384
korioidea 553, 563
— soonkiht 563
— suprakorioidkiht 563
— vaskulooskiht 563
korioidkude 538
korioidpleksus 538
kornea 552, 557
— piirmembraan, eesmine 559
— — tagumine 559
— päriskiht 559
— ääris 562
korneaalepiteel 557
koronaarpapillid 226
korteks 327
kortikaalsubstants 160
kortikospinaaltrakt 517
korvrakud 519
kotike 587
kotüledoonid 441
Krause lõppkolvid 492
kremasterlihas, sisemine 387
kristalliin 576
kromafiinsed paraganglionid 166
kromafiinsed rakud 165
kromafiinsuseta paraganglionid 166
kromofiilsed rakud 152
krüptid 226
krüptorhiidid 360
krüpttonsillid 95
ksantokroomrakud 414
kude, lümfaatne 89
— lümfoepiteliaalne 119
— lümfoidne 89
— lümforetikulaarne 89
— lümfotsütaarne 89
kulglad 482
Kupfferi rakud 55, 126, 294
kurdääris 17, 225
kuseorganid 325
kuseorganite areng 326
— üldine iseloomustus 325
kuseteed 345
kuseteede adventitsiaalkest 345
— epiteel 346
— innervatsioon 349
— lihaskest 345, 348
— limaskest 345
— serooskest 345
— talitlus 349
— veresooned 349
kusitisibulanäärmed 352
kutaanne limaskest 16, 214
kutaanse limaskesta proopria 255
kutiikula, primaarne 280
— sekundaarne 280
kutikulaarääris 234
kuulmishammas 593
kuulmiskeeled 594
kuulmisrakud 594, 595
kuulmisteooria 596
kuutis 175
kõhunääre 252
kõrgem närvitalitlus 535
kõrv 583
kõrva embrüonaalne areng 584
— üldine iseloomustus 583
kõrvapõieke 585
kõrvatõri 586
kõrvatõrve tonsillid 586
kõrvavaigunäärmed 585
kõrvavaik 585

kõvakest 536
kõõluskäävid 494
käbid 441
känkleukotsüüdid 238
käsntsoon 160
käävrakud 526
külgkompleksid 237
küpsemisfaas 399
küpsemisperiood 362
küünised 212
küünispapillid 226
küüniste seljamõhn 212

labiaalnäärmed 240
labürindipõieke 585
labürint 583, 587
lakrimatsioon 582
lakteeriv lehmaudar 461
laktotroofne toitumine 454
Langerhansi saared 167
Langhansi rakud 177
lateraalne ninanääre 308
— väät 513
lau fastsia 580
— keskkiht 580
— konjunktiiv 581
— rõngaslihas 580
launäärmed 580
laustsentr(um)id 503
lehmaudar, lakteeriv 461
lehter 446
lehtpapillid 227
leptoteenstaadium 396
leukiinid 94
leukoblast 123
Leydigi rakud 366
libedik 214
Lieberkühni näärmed 249, 274
lihased 39
— rasunäärmete 194
lihasekimbud, sekundaarsed 42
— tertsiaarsed 42
lihasekimp, primaarne 42
lihaskest 13, 17, 214, 261, 274, 433, 451
lihaskesta longitudinaalne kiht 274, 433
— sisemine kiht 261
— tsirkulaarne kiht 274, 433
— välimine kiht 261
lihaskiht, limaskesta 220, 257
— longitudinaalne 18
— tsirkulaarne 18
lihaskude, hingamisteede 309
lihaskäävid 45, 494
liigesed 32
liigesekõhr 24, 32
liigesesidemed 32
liigeseõõs 32
liikvor 540
liitrefleks 481

likvoroloogia 540
limaskest 13, 14, 104, 297, 303, 304, 418, 451
— kutaanne 16, 214, 225
— nahkjas 16, 225
— päris- 214
— seedekanali 220
limaskesta epiteel 231
— lihaskiht 14, 220, 257, 274
limaskesta liigid 14
— mikrokõrgendid 226
— mikroreljeef 226
— mikrosüvendid 229
— päriskiht 255
— reljeef 418
— võrdlus nahaga 14
limaüdi 120
lindude hingamisorganite ehitus 322
— isassuguorganid 390
— munandid 390
— neerude ehitus 342
— seedekanali ehitus 272
linnu ovidukt 451
— silmade ehitus 583
lisaorganid 214
lisasugunäärmed 352
lisasugunäärmete nõre 382
Littre' näärmed 378
longitudinaalne kiht 274
loomad, anosmaatilised 598
Luschka juhad 297
— mulk 536
luteiin 410
luteiinfaas 355, 423
luteiinrakud 410
— granuloosa- 410
— teeka- 410
luud 24
luude verevarustus 31
luusubstants 24
luuüdi 24
luuümbris 29
lõhnanäärmed 185
lõppaju 485
lõppkompleksid 237
lõpp-plaadid, motoorsed 495
lõppsiinus 99
läikekiht 175
läiketapeet 563
lääts 554, 575
läätseepiteel 575
läätsekiud 575
läätsekoor 576
läätsepõieke 555
läätsesubstants 575
läätsetuum 575
läätsetäht 576
läätspapillid 226
lümf 89, 91

lümf, intermediaarne 91
— perifeerne 89
— tsentraalne 91
lümfaatne kude 89
lümfifolliikulid 89
lümfikapillaarid 78
lümfikapillaaristik 48
lümfikurrud 393
lümfiruumid, perisinusoidaalsed 295
lümfisiinused 99, 102
lümfisoon, aferentne 99
lümfisooned 78, 149, 199, 272
— seedekanali 271
lümfisoonestik 75
lümfisõlme kihn 97, 100
— värat 97
lümfisõlmed 89, 97, 119
— inkapsuleerumata 104
— inkapsuleerunud 104
lümfisõlmede kihn 100
— retikulaarstrooma 100
— talitlus 104
— trabeekulid 100
— väädid 100
lümfisõlmekesed 89, 100
— koondunud 92
lümfisüsteem, mononodoosne 97
— polünodoosne 97
lümfoblastiline süsteem 87
lümfoepiteliaalne kude 119
— rõngas 94
lümfoepiteliaalsed organid 89, 92
lümfoidinfiltraat, perivaskulaarne 102
lümfoidkoe sõlmekesed 104
lümfoidnaastud 104
lümfoidne kude 89, 104
— süsteem 87
lümfoidotsüüdid 122
lümfoidpulp 106
lümfoidsed moodustised lindudel 102
lümfoidsed soolenäärmed 260
lümfoidsõlmekesed, perivaskulaarsed 104
lümforetikulaarne kude 89
lümforetseptorid 74
lümfotsütaarne kude 89
lümfotsütopoees 87

Magendie' mulk 536
magistraalkapillaar 54
magu 214
maitsmiskarikad 603, 606
maitsmiskarvake 606
maitsmislohuke 606
maitsmisnäärmed 226, 227, 229, 242, 606
maitsmisorgan 603
maitsmisorgani üldine iseloomustus 603
maitsmispapillid 226
maitsmispoor 606
maitsmisretseptori ehitus 604
makrofaagid 125, 128
makrofaagide süsteem 87, 125
makrofolliikulid 148
maks 214, 252, 283
maksajuha 295
maksakolmik 287, 295
maksalakuunid 293
maksaplaadid 292
maksarakud 292
maksasagarikud 285
maksasinusoidid 287, 293
maksa struktuuriline ühik 288
— vaskulaarne ühik 288
— üldine iseloomustus 283
Malpighi kehakesed 106, 112
— kiht 175
mammaararter 470
maoepiteel 231, 232
mao kaelosa 244
— kitsus 244
— kõrvalosa 244
— peanäärmed 244
— peaosa 244
— pearakud 244, 246
maolohukesed 230
maoväljad 230
marginaalsiinus 99
marginaaltsoon 89, 100
marrasnahk 174
maturatsioonifaas 399
mediaanfissuur, ventraalne 505
mediaansept 505
mediaator 544
mediastiinum 18
medulla 327
medullaararterid 341
medullaarsubstants 165
medullaarveenid 341
medullaarväädid 448
meedia 48, 61, 63, 65, 79
meeleorganid 487
meelerakud, primaarsed 487, 599
— sekundaarsed 489
— spetsiaalsed 489
megakarüotsüüdid 122, 123
mehaaniline kiht 178
mehaanilised papillid 226
Meibomi näärmed 183
Meissneri kehakesed 492
— pleksus 268
membraan, välimine elastne 62
membraanid, akendunud 57
menstruaaltsükkel 354
Merkeli kettad 492
mesenteerium 18
mesoteel 19, 266

metamüelotsüüdid 123
metöstrum 354, 355
mikrofaagid 128
mikrofolliikulid 148
mikrohatud 234
mikropituitsüüdid 144
mitmemunalised folliikulid 402
molekulaarkiht 502, 519, 521
Monakovi kimp 517
monokrüptiline tonsill 95
mononodoosne lümfisüsteem 97
monotsüüdid 126
monovulatoorsed loomad 408
motoorsed lõpp-plaadid 47
motoorsed plaadid 45
mukoidsed näärmed 236
mukoossed keelepäranäärmed 242
— näärmed 236
mukoseroossed näärmerakud 236
multiovulaarsed folliikulid 402
munajuha 351, 446
— emakanäärmed 451
— kitsusenäärmed 451
— valguosanäärmed 451
muna kiudkest 452
— koor 452
munand 352, 365
munandi interstitsiaalrakud 366
— intertubulaarne sidekude 366
— intralobulaarne sidekude 366
— kestmand 366
— sagarikud 366
— sirged seemnetorukesed 372
— sirgtuubulid 368
— vaheseinad 366
— väänilised seemnetorukesed 368
— — seemnetuubulid 368
munandid, lindude 390
munandite ehitus 366
munandikott 352, 387
munandimanus 352, 373, 390
munandimanuse juha 374, 390
munandi tõsturlihas 387
munandivõrk 368, 372, 390
munanemine 404
munarakk 360, 399
munasari 351, 399, 446
munavalge 452
— keerised 452
— kihid 452
muskulaarsed arterid 60
mõik 587
müeloarhitektoonika 533
müeloblast 123
müeloblastiline süsteem 87
müelogramm 124
müeloidelemendid 122
müeloidne süsteem 87
müeloidrakud 122
müelopoees 87
müelotsüüdid 122
müenteerpleksus 268
müksödeem 150
Mülleri juha 358
— — radiaalkiud 575
müoepiteelirakud 236
müoidid 599
müokard 50, 79, 81
müomeetrium 417, 433

naastud 213
naha histogenees 204
— regeneratsioon 205
— sesoonsed muutused 203
— uldine iseloomustus 171
nahanäärmed 175
nahapigment 176
naharasu 182
nahk 171
nahkkiht 580
nasolabiaalnäärmed 190
neel 214
neelulae hüpofüüs 138
neelunäärmed 243
neeruarter 340
neerublasteem 331
neerud 327
neerude ehitus 327
— innervatsioon 341
— regeneratsioon 341
— talitlus 343
— veresooned 340
neeru juttaine 328
neeruke 328
neerukehake 332
neerukehakese kusepoolus 332
— soonpoolus 332
neerukihn 329
neerukoor 327
neerupapill 328
neerupäsmake 332
neerupüramiid 327
neerusagar 327
neerusambad 328
neeru sidekoeline strooma 340
neerusäsi 327
neeru säsijutid 328
neerutorukesed 329
neeruvaagen 329
nefroni alaosad 331
— keskosa 332, 339
— kitsus 332, 338
— peaosa 332, 337
— sideosa 332
— ühendusosa 332
— ülejuhteosa 332, 338
nefronid 329, 331, 337

nervism 480
neuraalliist 483
neuraaltoru 483, 485
— alaarplaat 485
— basaalplaat 485
neuroblastid 483
neuroektoderm 483
neuroepiteelirakud 570
neurogliaalsed elemendid 145
neurohormonaalne regulatsioon 137
neurohüpofüüs 137
neurohüpofüüsi distaalosa 137, 138
— proksimaalosa 138
neuromotoorne ühik 496
neuron, perifeerne 542
— preganglionaarne 542
neuronid, assotsiatiivsed 510
— sümpaatilised 510
neuroretseptorid 495
neurosekretsioon 481
niitpapillid 226
nina-moka peegel 189
ninanääre, lateraalne 308
ninanäärmed 306
nisa 468
— intermediaarkest 468
nisakanal 467
nisakanali sfinkter 468
nisa limaskest 468
— nahk 468
nokkjätke, välimine 594
normoblast 123
Nuhni nääre 229, 242
nägemisnärv 578
nägemistsentr(um)id 578
närv, olfaktoorne 602
närvid 496
— aferentsed 496
— funktsionaalsed 498
— sekretoorsed 496
— sensiiblid 496
— sensoorsed 496
— troofilised 498
— vasomotoorsed 496, 498
— vistseromotoorsed 496
närvide närvid 495
närviharud, ekstragemmaalsed 607
— intragemmaalsed 607
närvikimbud, destsendeerivad 530
närvikiud, aferentsed 480
— eferentsed 480, 513
— postganglionaarsed 498, 542
— preganglionaarsed 498, 542
— sensiiblid 480
— tsentrifugaalsed 480
— tsentripetaalsed 480, 513
närvikiudude kiht 569
närvilõpmed, mittevabad 489
— vabad 489
närvirakud 86
— bipolaarsed 570, 573
— esimese tüübi 270
— teise tüübi 270
närvisüsteem, autonoomne 540
— somaatiline 540
— torokolumbaalne 542
— tserebrospinaalne 540
— vegetatiivne 540
närvitalitlus, kõrgem 535
närvitsentr(um)id 503
närvituumad 502
näsad 226
nääpsunäärmed 182
näärmeavad 226
näärmed 231
— albuminoossed 236
— ekstramuraalsed 231, 242
— glomiformsed 184
— gustatoorsed 229, 242
— hingamisteede 306
— holokriinsed 182
— intramuraalsed 231, 240
— juhadeta 129
— keele 242
— keele-suulae kaare 241
— mukoidsed 236
— mukoossed 236
— olfaktoorsed 308, 601
— polüptühsed 182
— sapipõie 254
— seedeaparaadi 239
— seedeorganite 235
— seinasisesed 231
— seinavälised 231
— seroossed 236
— soole 249
— suuõõne 240, 242
— tubulaarsete emassuguorganite 428
näärmekiht 17
— soole 249
— urogenitaalkanali 378
näärmemagu 274
näärmerakud, mukoseroossed 236

Oddi sfinkter 298
odontoblastid 276
ogakiht 175
oksüfiilne erütroblast 123
oksüfiilsed rakud 152
oksütotsiin 144, 414, 437, 466, 473
olfaktoorne närv 602
olfaktoorsed näärmed 308, 601
onkotsüüdid 297
oolemm 401, 405
ooplasma 405
ootsüüdi kiirtepärg 405
ootsüüt 360, 399, 405

ootsüüt, esimese järgu 362
— soikuv 401
— teise järgu 363
— täiskasvanud 401
operaarpapillid 226
optikuse ganglionirakud 573
— — monosünaptilised 573
— — polüsünaptilised 574
optikusnärvi papill 570
optilised teed 578
optilise ganglioni rakud 570
organid 9
— aktsessoorsed 214
— hemopoeetilised 87
— hemotsütopoeetilised 87
— inkretoorsed 129
— kompaktsed 9
— lümfoepiteliaalsed 89, 92
— näärmelised 9, 10
— näärmetaolised 9, 10
— torujad 13
— õõnsad 9
organi koor 12, 97
— säsi 12, 97
— värat 12
organite süsteem 9
organretseptorid 483
ovaalsete tuumade tsoon 601
ovaarid 399
ovaaride kompensatoorne hüpertroofia 417
ovaari innervatsioon 415
— interstitsiaalrakud 414
— koor 399
— regeneratsioon 415
— strooma 399
— vaskuloostsoon 414
— värat 399
ovariaalfolliikulid 401, 405
ovariaalstrooma 414
ovidukti talitlus 452
o(v)ogenees 362
o(v)ogoonid 362
ovulatsioon 404 407, 449
ovulatsioonieelsed muutused ovaaris 407
ovulatsioon, provotseeritud 407
— spontaanne 407, 449
Oweni kontuurjooned 279

Pacchioni granulatsioonid 537
pahhüteenstaadium 396
palatiinnäärmed 241
paljunemisperiood 362
Panethi rakud 240, 249
pankreas 214, 252
pankrease insulaarsüsteem 167
pankreasesaared 130, 167
— α- 169
pankreasesaared, β- 169
papillaarjuhad 331
papillaarkeha 179
papillaarkiht 178
papillid 226
— filiformsed 226
— gustatoorsed 226
— mehaanilised 226
parabronhid 322
parabronhide esik 322
— lehter 322
paradiidümis 390
parafollikulaarsed rakud 147
paraganglionid 166
— kromafiinsed 166
— kromafiinsuseta 166
— sümpatogeensed 166
parameetrium 417
paratüreoidnäärmed 130, 151
paratüreoidnäärmete talitlus 154
paraventrikulaarne tuum 144
paravertebraalganglionid 542
parenhüüm 10, 455
parenhüümtsoon 12, 399
parietaalrakud 240, 246
parietaalsilm 146
parootis 214
parotiidjuha 242
parotiidnääre 242
partenogenees 360
peaaju 518
— mantel 518
— tüveosa 518
peabronhid 322
peakapillaar 54
peakiud 576
peakurrud 418
peanäärmed, mao 244
peaplaat 594
pearakud 138, 152, 240, 244, 246, 249
pearakud, mao 244
peegel, nina-moka 189
peenis 383
peenise fibrooskeha 384
— keha 383
— korgaskeha 383
— valkjaskest 383
peeniseleht 386
peenise luu 383
— pea korgaskeha 386
— — tipukate 386
peenisetupp 352
peensool 214
peensoole seinakihtide paksus 265
pehmekest 536
peitmunandlased 360
pektinaattsoon 594
penitsillaararterid 111
pepsinogeen 240

perforeerivad kiud 29
periadventitsiaalne sidekude 62
perifeerne lümf 89
perilümfiruum 588
perimeetrium 417
perimüüsium, sisemine 42
— välimine 42
perineurium 499
periodontsium 275, 280
periodontsiumi kiud 280
periost 24, 29
periosti fibroosne kiht 29
— kambiaalne kiht 29
perisinusoidaalsed lümfiruumid 295
periteelkiht 53
peritenoonium 42
peritoneum 18, 268
peritoneumi indiferentsed alad 268
— resorbeerivad alad 268
— transudeerivad alad 268
perivaskulaarne lümfoidinfiltraat 102
perivaskulaarsed lümfoidsõlmekesed 104
— ruumid 502
permanentne karvavahetus 196
perverakud 102
Peyeri naastud 92
Pflügeri torukesed 399
piaalkest 536
piaaltupp 537
pigmentepiteel 568
piim 467
piima deponeerimine 478
— ejektsioon 478
piimajooned 455
piimajuhad 467
piimakanalid 466
piimakivindid 463
piimanäsakesed 455
piimanääre 351
piimapungakesed 455
piimasoon 470
piima väliutamine 478
piirkihid 565
piirmembraan, sisemine 569
— välimine 569
pikikiudkiht 14
piklik aju 485
pilaarkiht 178, 179
pimetähn 570
pindmised prooprianäärmed 274
pineaalkeha 130, 144
pineaalrakud 144
pineaalsopis 144
pineotsüüdid 144
pinguldusseisund 164
pinotsütoos 125
pintselarterid 111, 112
pisaraaparaat 582
pisarakanal 583
pisarakarunkul 583
pisarakott 583
pisaranääre 582
pisarate ärajuhteteed 583
pisaratorukesed 583
pituitsüüdid 143
plaattonsillid 95
plakoodid 490, 519
platsenta 130, 441
— difuusne 441
— endoteliokoriaalne 443
— epiteliokoriaalne 443
— hemokoriaalne 443
— hulgihatikuline 441
— multipleksne 441
— sündesmokoriaalne 443
— tsonaarne 441
platsentoomid 441
pleksus, intermuskulaarne 268
— submukoosne 268
pleura 18
pluriovulaarsed folliikulid 402
podotsüüdid 335
polotsüüt, esimene 363
— teine 364
polükromatofiilne erütroblast 122
polükrüptiline tonsill 95
polünodoosne lümfisüsteem 97
polüovulaarsed folliikulid 402
polüovulatoorsed loomad 408
polüptühsed näärmed 182
poolringjuha 588
poolringkanal 587
poolplatsenta 441
poorid 226
porfüropsiin 573
portaalkolmik 287, 295
portaalsagarikud 285
portaaltriaad 295
postbranhiaalsed kehad 151
prepuutsium 386
prepuutsiumi integumentaalleht 386
— nahkleht 386
— parietaalleht 386
pressoretseptorid 73
prevertebraalganglionid 542
primaarne kutiikula 280
— uriin 343
primaarsed folliikulid 191
primaarsete folliikulite kiht 399
primordiaalveenid 111, 116
proerütroblastid 122
progestatsionaalfaas 355
progesteroon 351, 407, 410, 413
projektsioonikiud 531
prolaktiin 475
promüelotsüüt 123
proopria 14, 220, 255, 304, 433, 451
— hingamisteede 308

proopria, kutaanse limaskesta 255
prooprianäärmed 249, 274
— pindmised 274
— süvad 274
proopria pikikiudkiht 308
— pärislimaskesta 256
proprio(re)tseptorid 487, 494
prostata 352, 379
— dissemineerunud 381
— hajutatud 381
— keha 381
proöstrum 354
puberteediaeg 353
pulbiveenid 111, 116
pulbiväädid 116
pulmonaalarter 320
pulmonaalpleura 313
pulp 10, 106
pulptuum 36
punakeha 412
punane pulp 106
punaüdi 119
— mikroehitus 121
pupill 553
pupilliavardaja 566
pupilli sfinkter 566
Purkinje kiud 84
— rakud 519
purskejuha 390
põhikiht 81
põisfolliikulid 401, 402
põisiknäärmed 352
põlvikganglion 502
põrgad 10, 97, 106
põrn 105, 118, 119
põrna arteriaalne süsteem 111
põrnad, siinus- 114
— siinusteta 114, 116
põrnakehakesed 106, 112
põrnaparenhüüm 106
põrna pulp 106
— punane pulp 117
— regeneratsioon 118
— retikulaarstrooma 111
põrnasiinused 111, 115
põrna valge pulp 117
— venoosne süsteem 111
põrn, immuniseeriv 110
põsenäärmed 241
pärakunäärmed 252
päramised 441
päranipunääre 183
pärgpapillid 226
päriskiht 14, 220
— limaskesta 255
pärislimaskest 16, 214
pärislimaskesta proopria 256
pärisnahk 174
pärisnäärmed 249
pärisplatsenta 441
pärisskleera 560
pärissoonkest 553, 563
päsmake 331
päsmasnäärmed 184
püloorusenäärmed 248
püloorusenäärmete kaelosad 249
— lüliosad 249
püramidaalkiht 526, 528
püramiidrakud 526
püramiidtrakt 517

rakktapeet 563
rakkude eskalaatoriteooria 163
— rändeteooria 163
rakud, A- 512
— B- 512
— C- 512
— α- 168, 169
— β- 168, 169
— γ- 141
— adventitsiaal- 126
— atsidofiilsed 138
— basofiilsed 138
— dendriit- 177
— endoteeli- 126
— enterokromafiin- 234, 240, 248, 249
— feokroomsed 165
— germinatiivsed 371
— glükagooni- 169
— interfollikulaarsed 147
— kromafiinsed 165
— kromofiilsed 138, 152
— kromofoobsed 138, 141
— oksüfiilsed 152
— parafollikulaarsed 147
— retikulaarsed 126
— siderofiilsed 162
— tsentroatsinoossed 252
rasunäärmed 182
rasunäärmete lihased 194
rasvkoe histiotsüüdid 126
rasvüdi 119
Rathke tasku 137
reaktiivsed tsentrid 100
reaktsioonitsenter 89
reetina 568
— optiline osa 553, 568
— pimeosa 553
reetinaväli 570
refleks 481
— intersegmentaarne 509
— segmentaarne 509
— suprasegmentaarne 509
refleksid, ekstramedullaarsed 483
— horisontaalsed 483
— vertikaalsed 483
refleksikaar 481

refleksikaar, elementaarne 481
— liht- 481
refleksitsent(e)r(um) 481
regeneratsioon 149
— naha 205
regulatsioon, humoraalne 129, 481
— neurohormonaalne 137
Reissneri membraan 587, 592
relaksiin 414
reproduktsioonitsükkel 353
respiratoorne bronhiool 314
retiikulum, epiteliaalne 155
retikulaarkiht 178, 179
— sisemine 569
— välimine 569
retikulaarmembraan 595
retikulaarsed rakud 126
retikulaarstrooma 100
retikulaartsoon 160, 162
retikuloendoteliaalsüsteem 87, 125
retikulopituitsüüdid 144
retikulospinaaltrakt 517
retoteelhistiotsütaarne süsteem 125
retoteliaalne süsteem 125
retseptor 481, 550
retseptorid, ganglionaarsed 490
— neuroblastilised 490
— primaarsed 487
— somaatilised 490
retseptorite plastilisus 491
Riolani lihas 580
ripsepiteel 304
ripskeha 553, 564
ripsmed 580
ripspärg 564
ripssõõr 564
rodopsiin 573
Rokitansky-Aschoffi siinused 297
rombaju 485
rubrospinaaltrakt 517
Ruffini lõpporganid 492
rändteooria 163

saagserv 554, 568
saared, α- 169
— β- 169
sagarikkude koor 154
— säsi 154
sagarikud 10, 106, 144, 146, 154, 373, 455
— sekretoorsed 285
sammalkiud 523
sapijuhakesed, interlobulaarsed 295
— perilobulaarsed 295
sapikapillaar 289, 295
sapipõiejuha 295
sapipõie lihaskest 298
— näärmed 254
— serooskest 298
sapipõis 295, 297
sapiteed 295
— ekstrahepaatilised 295
— intrahepaatilised 295
sapiteede katteepiteel 297
— lüliosad 295
— vaheosad 295
sapi ühisjuha 295
sapp 235
sarikrakud 594
sarnanääre 241
sarved 212
sarvkest 552
sarvkiht 175
sarvtorukeste koor 209
— säsi 209
Schlemmi kanal 568
Schwanni süntsüütium 548
seedeaparaadi näärmete loetelu 239
seedekanal 214
seedekanali histoloogiline ehitus 216
— innervatsioon 268
— limaskest 220
— lümfisooned 271
— veresooned 271
seedeorganid 214
seedeorganite areng 219
— näärmed 235
seeme 365
seemnejuha 352, 377
seemnetorukesed, sirged 372
seemneväät 387
seenpapillid 226
seganäärmed 237
seinasisesed näärmed 231
seinavälised näärmed 231
sekretoorsed sagarikud 285
sekretsioonifaas 355
seksuaaltsükkel 354
sekundaarne kutiikula 280
sekundaarsed folliikulid 191
seljaaju 505
— astsendeerivad teed 514
— destsendeerivad teed 516
— eksterotseptiivsed teed 514
— juhteteed 513, 514
— motoorsed närvirakud 509
— propriotseptiivsed teed 514
— valgeaine 513
— vistserotseptiivsed teed 514
seljamõhn 212
semilunaarganglion 502
semilunaarkurd 582
septid 10
seroos-hematolümfaatiline barjäär 267
serooskest 13, 18, 214, 266, 366, 437, 451
serooskesta päriskiht 19
seroossed näärmed 236

seroosõõned 18
Sertoli rakud 370
sesoonne karvavahetus 196
Sharpey kiud 29
sidekude, interlobulaarne 10
— intraparenhümatoosne 10
— periadventitsiaalne 62
sideneuron 481
siderofiilsed rakud 162
sigimistsükkel 353
siinuskarvad 194, 580
siinuspõrnad 114
siinusteta põrnad 114, 116
silinderkiht 175
silm 552
silmaava 553
silma ehituse kohanemine looma eluviisidega 577
silmakarikas 555, 568
silmalaud 578
silmamuna areng 555
— sisekest 568
silmapõieke 555
sinuatriaalsõlm 83
sinusoidid 55
sinusoidide endoteelirakud 126
sisekest 13, 48, 552
sisekõrv 583, 587
— luuline 587
siselüli 573
sisemine hingamine 299
sisesegment 572
siseteeka 404
sisetunnel 594
skelett 24
skleera 552, 560
skleraalmõhn 562
skrootum 352, 386
skrootumi dartoskest 387
skrotaalõõned 387
soikeperiood, esmane 405
— teine 405
sool 274
sooleepiteel 231
soolehatud 226, 227
soole katteepiteel 234
soolekrüptid 250
soolenaastud 92
soolenäärmed 249
— lümfoidsed 260
soole näärmekiht 249
soolepaelad 18
soonjutt 592
soonkehad 393
soonkest 552
soonkiht 366, 566
soon-koeretseptorid 494
soonsagarikud 285
soonte sooned 69
sperm 360, 362
sperma 365
spermatiid 363, 371, 398
spermatogenees 362, 395
spermatogoonid 362, 371, 396
— A- 396
— B- 396
spermatosoid 360, 362
spermatotsüüt, esimese järgu 363, 371, 396
— teise järgu 363, 371, 398
spermide ainevahetus 395
— ehitus 393
— kael 393
— keskosa 393
— lõpposa 393
— pea 393
— saba 393
— sideosa 393
spermiogenees 398
spermiogeneesi akrosoomifaas 398
— esimene faas 398
— Golgi faas 398
— peakattefaas 398
spermiogeneesiperiood 362, 398
spermiogoonid 362, 371
spinaalganglionid 501, 512
spinotaalamustrakt, lateraalne 516
— ventraalne 516
spinotserebellaartrakt, dorsaalne 514
— ventraalne 514
spiraalganglion 502
spiraalmembraan 593
spiraalorgan 590, 594
spiraalside 592
spiraalsoon 594
spiraalvagu, sisemine 593
spiraalääris 592
splenektoomia 106
splenoidsõlmed 102
splenotsüüdid 117
spongioblastid 483
spongioskeha 56
spongioostsoon 160, 506
spongiotsüüdid 162
sternaalpunktaadi müelogramm 124
stigma 449
strooma 10, 455, 456
struktuur, kaudaalse õõnesveeni 67
subarahnoidaalõõs 536
subduraalruum 536
subepidermaalne kiht 179
subglandulaarkiht 17, 428
subkapsulaarruum 335
subkapsulaarsiinus 99
subkuutis 175, 181
sublingvaalnäärmed 214, 242
submandibulaarnääre 214, 242
submukoosa 220, 259, 308

submukooskiht 14, 304
submukooskude 14
submukoosne pleksus 268
subneuraalne aparaat 47
subserooskiht 19
subserooskude 19
subseroospleksus 268
substants, interprismaatiline 279
sudanofoobne tsoon 160
sugukaksiklane 360
suguküpsusperiood 353
suguline sigimine 360
sugunäärmed 130
— aktsessoorsed 379
suguorganid 351
suguorganite arenemine 358
— arenemise indiferentne staadium 358
sugurakkude arenemisperiood 362
— bioloogiliste omaduste muutumine 364
— kasvuperiood 362
— küpsemisperiood 362
— paljunemisperiood 362
— spermiogeneesiperiood 362
— transformatsiooniperiood 362
sugurakud 360
suguteed 351
suguteede innervatsioon 444
sulgearterid 70
sulgeliistud 234
supraoptiline tuum 144
suprarenaalnäärmed 130, 159
suprarenaalnäärmete koor 159
— säsi 159
sutuurid 38
suulaenäärmed 241
suuraju koor 524
— koore talitlus 534
suured süljenäärmed 242
suuõõne näärmed 240, 242
suuõõs 214
sõelplaat 560
sõmerkiht 175, 519
sõmerrakud 526
— suured 522
— väikesed 522
sõrad 210
sõra kattekiht 211
— keskkiht 211
— lamellkiht 211
— tohl 211
säsi 12, 97, 104, 159, 399
säsijutid 328
säsikiired 530
säsisagarik 342
säsi sisetsoon 328
— välistsoon 328
säsiväädid 97
söögitoru 214
— kardiaalnäärmed 243
söögitorunäärmed 243
süda 79
südameklapid 81
sügoot 360
sügoteenstaadium 396
sülg 235
süljenäärmed 214
— suured 242
süljepapill 242
sümpatiin 165
sümpatogeensed paraganglionid 166
sünoovia 32
sünoviaalkest 33
süsteem, bulbosakraalne 542
— lümfoblastiline 87
— lümfoidne 87
— makrofaagide 87
— müeloblastiline 87
— müeloidne 87
— parasümpaatiline 540
— retikuloendoteliaal- 87
— sümpaatiline 540
süvad prooprianäärmed 274
süva elastne võrk 266
— võrkjas kollageen-elastne kiht 266

Zuckerkandli organ 166

želatiinüdi 120
želatinoossubstants, dorsaalne 506
— tsentraalne 506

tagaaju 485
tagasagar 138, 143
talbkimp 516
taldplaat 47
talitlus, kilpnäärme 150
— paratüreoidnäärmete 154
— tüümuse 159
tallatohl 209
tarsaalnäärmed 183, 580
teeka 402, 404
teekaluteiinrakud 410
teise tüübi närvirakud 270
tekaalnääre 414
tekaalrakud 414
tektospinaaltrakt 517
teleretseptorid 487, 492
telogeen 197
terminaalganglionid 542
terminaalsed juhad 467
terminaalsiinus 99
terminaaltsoon 506
termostaatiline kiht 178
ternespiim 476
testosteroon 356
tiguarterid 385

tigujuha 587, 592
tigukanal 587
tigumulk 587
tihetähn 339
tiine emakas 437
tiinuskollaskeha 410
tikkrakud 297
toeskarikas 595
toitumine, laktotroofne 454
toitumisviis, alimentaarne 454
— hemotroofne 454
— histiotroofne 454
Tomesi kiud 277
— sõmerkiht 279
tonsill 94
— monokrüptiline 95
— polükrüptiline 95
toomasoon 332
trabeekulid 10, 97, 100, 106
trabekulaararterid 111
trabekulaarsüsteem 106
trabekulaarveenid 111
trahheaalnäärmed 306
traktid 482, 514
— astsendeerivad 514
— destsendeerivad 514
transeptaalsed kiud 280
transformatsiooniperiood 362, 398
triangulaarkiht 530
triovulatoorsed loomad 408
trummiastrik 587
trummikeelik 586
trummikile 584, 585
trummiõõs 586
tsellulaarne tsement 280
tsemendotsüüdid 280
tsement 280
— atsellulaarne 280
— tsellulaarne 280
tsentraalarterid 111
tsentraalkanal 506
tsentraalkapillaarid 272
tsentraallohk 570
tsentraalne lümf 91
tsentraalnärvisüsteemi veresoonestik 531
tsentraalveenid 285
tsentroatsinoossed rakud 252
tserebrospinaalvedelik 540
tsiliaarjätke 564
tsiliaarkeha 553, 564
tsiliaarlihas 565
tsiliaarpõimik 562
tsiliaarside 576
tsirkulaarne kiht 274
tsirkulatsiooniorganid 48
tsirkumanaalnäärmed 252
tsisternid 536
tsonaalteooria 163
tsonulaarkiud 576
tsoon, jukstamedullaarne 160, 162
— juveniilne 160
— kaetud 594
— ovaalsete tuumade 601
— sudanofoobne 160
tsoon, ümartuumade 599
tsügomaatnääre 241
tsütoarhitektoonika 533
tuberoinfundibulaartrakt 143
tubulaarsed emassuguorganid 417
tubulaarsete emassuguorganite lihaskesta talitlus 436
— — näärmed 428
— — serooskest 437
tugirakud 370, 575, 590, 601
tupe-esik 351
tupp 351, 446
tuumade kiht, sisemine 569
— — välimine 569
tuumatsentr(um)id 503
tõmmukiht 560
tähtrakud 55, 126, 294, 525
töösiinused 116
tümotsüüdid 155
tümovidiin 159
tümpanaalhuul 593
türeoidnääre 130
türeotroobid 141
türoksiin 146
tüümus 119, 130, 154
tüümusekehakesed 157
tüümuse talitlus 159

udar 454
udara anatoomiline mahutavus 478
— areng 455
— ehituse ja laktatsioonivõime vahekord 476
— füsioloogiline mahutavus 478
— innervatsioon 470
— interstitsiaalkude 455
— intralobulaarne viimasüsteem 466
— involutsioon 473
— lümfisoonestik 470
— parenhüüm 455
— sagarikud 455
— strooma 455, 456
— taandareng 473
— talitlus 477
— — motoorne 477
— — sekretoorne 477
udaratsistern 467
udaratsisterni nisaosa 467
— näärmeosa 467
udara veresoonestik 470

udara viimasüsteem 466
— väliskate 456
— üldine iseloomustus 454
uniovulaarsed folliikulid 402
— kaksikud 408
uretraaljätke 378
uretraalnäärmed 381
urogenitaalkanal 378
urogenitaalkanali käsnkiht 378
— näärmekiht 378
— proopria 378
— spongiooskiht 378
urogenitaalsiinus 358
uteriinnäärmed 428
uteriinpiim 428
uteriinstrooma 433
utrikulosakulaarjuha 587

vaagusnärvi ülemine ganglion 502
vaginaalõõs 366, 387
vaginaal-ühiskest 387
vaheaju 485
vahekiht 81, 179
vahekurrud 418
vaheseinad 10
valgeaine 12, 502
valgekest 552
valge pulp 106
valgeviir 209
valguosa 446
valkjaskeha 412
valkjaskest 366, 383, 399
vallpapillid 226
varikiht 441
varusiinused 116
vaskulooskest 552
vaskulooskiht 17
vaskuloosstrooma 446
vaskuloostsoon 12, 399, 414
vasopressiin 144
Vater-Pacini kehakesed 492
vats 214
vatsahatud 226
veenid 48, 65, 66, 69
veenide klapid 66
veenid, primordiaal- 111, 116
— pulbi- 111
— trabekulaar- 111
— tsentraal- 285
veenulid 48
venoossed kapillaarid 54
venoossiinused 52
ventraalne väät 513
ventrobronhid 322
verekapillaarid 50
vereloomeorganid 87
veresooned 56, 199
— seedekanali 271
veresoonte arenemist reguleerivad tegurid 74
— innervatsioon 72
— koelised elemendid 56
— sein 56
vertebraalganglionid 542
vesikulaarnäärmed 352
vesikuloosnäärmed 379
vesivedelik 554, 577
vestibulaaraparaat 589
vestibulaarganglion 502
vestibulaarmembraan 587, 592
vestibulaarne huul 593
vestibulaarnäärmed 428, 431
— suured 431
— väikesed 432
vestibulospinaaltrakt 517
viimajuhakesed 373, 390
viimasoon 99, 332
viimatorukesed 331, 340
vikerkest 553, 565
viljastumine 360, 449
vistseraalleht 386
vistseroretseptorid 493
voolusiinused 116
võrkmembraan 595
võrkmik 214
võrktsoon 160
väikeaju 519
— koor 519
— päsmakesed 523
väitused 437
väline hingamine 299
väliskest 48
väliskõrv 583, 585
välislüli 573
välissegment 572
välisteeka 404
värat 12, 106
väädikiud 513
väänaine 328
väänkiud 523
vööndplatsenta 441

Wolffi juha 358
— keha 358

õhukapillaarid 324
õhukott 587
õmblused 38
õrnkest 536
õrnkimp 516

ämblikuvõrkkest 536
ärritus, adekvaatne 485
ääresiinus 99
ääretsoon 89, 100

ösofageaalnäärmed 243
ösofageaaltonsill 274
östraalperiood 355
östraaltsükkel 354
östrogeenid 351
östrum 354

üdi 119

ühendusjuha 587
ühispapill 328
üksiksõlmekesed 92
ülejuhteosa 332, 338
ümarkurrud 390
ümartuumade tsoon 599

x-tsoon 160, 162

SISUKORD

Teise trüki eessõna 5

Esimese trüki eessõnast 7

Organite ehitusprintsiip 9
Kompaktsed organid 10
Torujad organid 13
Limaskest 14
Lihaskest 17
Serooskest 18

Histoloogiline terminoloogia 20

Skelett 24
Luud 24
Luusubstants 24
Kõõluste ja aponeurooside kinnitumine skeletile 28
Periost 29
Luude verevarustus 31
Luude ehitust ja koostist muutvad tegurid 32
Liigesed 32
Liigesekihn 33
Intervertebraalkettad 36
Sulutid ehk õmblused 38

Lihased 39
Lihase vaskularisatsioon 44
Lihase innervatsioon 45

Tsirkulatsiooniorganid 48
Üldine iseloomustus 48
Verekapillaarid 50
Sinusoidid 55
Kavernid 56
Veresooned 56
Soonte seina moodustavad koelised elemendid 56
Arterid 59
Arterioolid 59
Muskulaarsed arterid 60
Elastsed arterid 63
Veenid 65
Soonte sooned 69
Arterite ja veenide erinevusi 69
Arteriovenoossed anastomoosid 70
Veresoonte innervatsioon 72
Veresoonte arenemist reguleerivad tegurid 74

Lümfisoonestik 75
Lümfikapillaarid 78
Lümfisooned 78
Süda 79
Erutusjuhtesüsteem 83

Hemotsütopoeetilised organid 87
Üldine iseloomustus 87
Lümfoidsüsteemi organid 89
Subepiteliaalsed lümfoidorganid 92
Üksikfolliikulid 92
Koondunud lümfisõlmekesed 92
Tonsillid 94
Lümfisõlmed 97
Üldine iseloomustus 97
Kihn ja trabeekulid 100
Retikulaarstrooma 100
Lümfoidkude: sekundaarsõlmekesed ja säsiväädid 100
Lümfisiinused 102
Hemolümfisõlmed 102
Lümfoidsed moodustised lindudel 102
Kloakaalpaun 104
Lümfisõlmede talitlus 104
Põrn 105
Üldine iseloomustus 105
Kihnu ja trabekulaarsüsteemi ehitus 106
Kontraktiilsete elementide ning pulbi mahuline suhe 109
Põrna retikulaarstrooma 111
Põrna veresoonestik 111
Lümfisooned 116
Punane pulp 117
Valge pulp 117
Regeneratsioon 118
Üdi 119
Üldine iseloomustus 119
Punaüdi mikroehitus 121
Müeloidrakud 122
Retikuloendoteliaalsüsteem 125

Endokriinorganid ehk juhadeta näärmed 129
Üldine iseloomustus 129
Hüpofüüs 137
Eessagar 138
Tuberaal- ehk infundibulaarosa 142
Hüpofüüsi vaheosa 143
Tagasagar 143
Pineaalkeha 144
Kilpnääre 146
Postbranhiaalkehad 151
Paratüreoidnäärmed 151
Tüümus 154
Suprarenaalnäärmed 159
Kortikaalsubstants 160
Medullaarsubstants 165
Paraganglionid 166
Pankreasesaared 167

Nahk 171
Üldine iseloomustus 171

Epidermis 175
Nahapigment 176
Koorium 178
Alusnahk ehk subkuutis 181
Rasunäärmed 182
Higinäärmed 184
Nina-moka peegel 189
Karvad 191
Vere- ja lümfisooned; innervatsioon 199
Naha ehituse sesoonsed muutused 203
Naha histogenees 204
Naha regeneratsioon 205
Naha sarvmoodustised 206
Kabjad 206
Sõrad 210
Küünised 212
Sarved 212
Naastud 213

Seedeorganid 214
Seedeorganitest üldiselt 214
Seedeorganite areng 219
Seedekanali limaskest 220
Limaskesta mikroreljeef 226
Limaskesta mikrokõrgendid 226
Keelepapillid 226
Soolehatud 227
Limaskesta mikrosüvendid 229
Seedekanali limaskesta epiteel 231
Seedeorganite näärmed 235
Seedeorganite näärmetest üldiselt 235
I. Suuõõnes esinevad või suuõõnde avanevad näärmed 240
Suuõõne seinasisesed ehk intramuraalsed näärmed 240
Keele näärmed 242
Suuõõne seinavälised ehk ekstramuraalsed näärmed 242
II. Neelu näärmed 243
III. Söögitoru näärmed 243
IV. Mao näärmed 244
V. Soole seinas esinevad ja soolde avanevad näärmed 249
Seinasisesed ehk intramuraalsed näärmed 249
Seinavälised ehk ekstramuraalsed näärmed 252
Limaskesta päriskiht ehk proopria 255
Limaskesta lihaskiht 257
Submukooskiht ehk submukooskude 259
Lihaskest 261
Kõhu ja vaagnaõõne serooskest (peritoneum ehk kõhukelme) . . . 266
Seedekanali innervatsioon 268
Seedekanali vere- ja lümfisooned 271
Lindude seedekanali ehituslikke omapärasusi 272
Hambad 275
Üldine iseloomustus 275
Hamba areng 275
Dentiin 277
Email 279
Tsement 280

Periodontsium 280
Hambapulp 281
Maks 283
Üldine iseloomustus 283
Maksasagarikud 285
Maksarakud 292
Maksasinusoidid ehk -lakuunid 293
Sapiteed 295

Hingamisorganid 299
Üldine iseloomustus 299
Hingamisorganite areng 301
Hingamisteed 303
Limaskest 304
Katteepiteel 305
Hingamisteede näärmed 306
Proopria 308
Lihaskude 309
Kondrofibrooskest 309
Kopsud 313
Alveolaarpuu 314
Kopsualveoolid 317
Interstitsiaalne sidekude 320
Vere- ja lümfisoonestik 320
Innervatsioon 321
Regeneratsioon 322
Lindude hingamisorganite ehituslikke erinevusi 322

Kuseorganid 325
Üldine iseloomustus 325
Kuseorganite areng 326
Neerud 327
Neerude ehitusest üldiselt 327
Neerutorukesed 329
Nefronid 331
Nefroni alaosad 331
Neerukehake 332
Kogumis- ehk viimatorukesed 340
Sidekoeline strooma 340
Neerude veresooned 340
Neerude innervatsioon 341
Regeneratsioon 341
Lindude (kana) neerude ehituslikke erinevusi 342
Neerude talitlus 343
Kuseteed 345
Limaskest 345
Lihaskest 348
Veresooned 349
Innervatsioon 349
Kuseteede talitlus 349

Suguorganid 351
Suguorganitest üldiselt 351
Suguorganite arenemine 358
Sugurakud 360
Sugurakkudest üldiselt 360
Erinevusi emas- ja isassugurakkude vahel 361
Sugurakkude arenemisperioodid 362

Sugurakkude bioloogiliste omaduste muutumine seoses nende eaga 364
Isassuguorganid 365
Munandid 365
Munanditest üldiselt 365
Munandite ehitus 366
Väänilised seemnetorukesed 368
Sirged seemnetorukesed 372
Munandivõrk 372
Viimajuhakesed 373
Munandimanuse juha 374
Seemnejuha 377
Isaskusiti ehk urogenitaalkanal 378
Aktsessoorsed sugunäärmed 379
Lisasugunäärmete nõre 382
Peenis 383
Peenise keha 383
Peenise pea korgaskeha 386
Prepuutsium 386
Skrootum 386
Seemneväät 387
Erektsioon 388
Ejakulatsioon 389
Lindude isassuguorganid 390
Spermide ehitus 393
Spermide ainevahetus 395
Spermatogenees 395
Spermiogenees 398
Emassuguorganid 399
Ovaarid 399
Parenhüümtsoon 399
Ovariaalfolliikulid 401
Ovulatsioonieelsed muutused ovaaris 407
Ovulatsioon 407
Kollaskeha 410
Interstitsiaalrakud 414
Ovariaalstrooma 414
Vaskuloostsoon 414
Innervatsioon 415
Regeneratsioon 415
Tubulaarsed emassuguorganid 417
Limaskest 418
Katteepiteel 420
Näärmed 428
Proopria 433
Lihaskest 433
Lihaskesta talitlus 436
Serooskest 437
Tiine emakas 437
Platsenta 441
Suguteede innervatsioon 444
Emassuguorganite morfoloogiline ja funktsionaalne asümeetria . 445
Kana emassuguorganid 446
Munasari 446
Ovulatsioon 449
Viljastumine 449
Ovidukt 451
Ovidukti talitlus 452

Udar 454
Üldine iseloomustus 454
Udara areng 455
Udara väliskate ja strooma 456
Lakteeriva lehmaudara näärme-lõpposad (alveoolid) . . . 461
Udara viimasüsteem 466
Nisa 468
Udara vere- ja lümfisoonestik 470
Udara innervatsioon 470
Udara involutsioon 473
Küsimus udara ehituse ja laktatsioonivõime vahekorrast . . . 476
Udara sekreet: piim ja kolostrum 476
Udara talitlus 477

Närvisüsteem 480
Üldine iseloomustus 480
Närvisüsteemi areng 483
Retseptorid 485
Retseptoritest üldiselt 485
Retseptorite plastilisus 491
Närvilõpmete ehitust määravad tegurid 491
Eksteroretseptorid 492
Vistseroretseptorid 493
Proprioretseptorid 494
Neuroretseptorid 495
Eferentsed närvilõpmed 495
Närvid 496
Kesknärvisüsteem 501
Ehituse üldine iseloomustus 501
Ajusubstants 502
Seljaaju 505
Hallaine 506
Seljaaju valgeaine ja juhteteed 513
Seljaaju astsendeerivad ehk sensiiblid teed 514
Seljaaju destsendeerivad ehk motoorsed teed 516
Peaaju 518
Retseptoorsete organite tähtsus närvisüsteemi kefalisatsioonis . . 518
Väikeaju 519
Suuraju koor 524
Tsentraalnärvisüsteemi veresoonestik 531
Inimese ja loomade ajukoore mikromorfoloogilised erinevused . . 533
Kooreväljad 533
Suuraju koore talitlus 534
Ajukestad 536
Aju kõvakest 536
Arahnoidea 536
Aju piaalkest 537
Tserebrospinaalvedelik 540
Vegetatiivne närvisüsteem 540

Meeleorganid ehk organretseptorid 550
Retseptorite kui analüsaatorite koostisosade iseloomustus . . . 550
Silm 552
Üldine iseloomustus 552
Silmamuna seina kihid 554
Silmamuna areng 555
Kornea 557
Skleera 560
Pärissoonkest ehk korioidea 563

Tsiliaar- ehk ripskeha 564
Iiris ehk vikerkest 565
Iirisenurk 568
Reetina 568
Reetina optiline osa 568
Fotoretseptoorsed elemendid 571
Bipolaarsed närvirakud 573
Optikuse ganglionirakud 573
Lääts, klaaskeha ja vesivedelik 575
Silma ehituse kohanemine looma eluviisidega 577
Nägemisnärv, optilised teed ja nägemistsentrumid 578
Silmalaud 578
Kolmas silmalaug 581
Pisaranääre ja pisaraaparaat 582
Pisarakarunkul 583
Linnu silmade ehituslikud erinevused 583
Kõrv 583
Üldine iseloomustus 583
Kõrva embrüonaalne areng 584
Väliskõrv 585
Keskkõrv 586
Kõrvatõri 586
Õhukott 587
Sisekõrv 587
Tigujuha 592
Spiraalorgan 594
Helianalüsaatori juhtetee ja tsentrum 595
Kuulmisteooria 596
Haistmisretseptor 597
Üldine iseloomustus 597
Haistmisretseptori ehitus 599
Haistmisepiteel 599
Haistmisnäärmed 601
Olfaktoorne närv 602
Maitsmisretseptor 603
Üldine iseloomustus 603
Maitsmisretseptori ehitus 604

Aineregister 609

Техвер Юлиус Тынисович
ГИСТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ
На эстонском языке
Оформление Л. Круусмаа
Эстонское Государственное Издательство
Таллин, Пярнуское шоссе, 10

*

Toimetaja A. Kruus
Kunstiline toimetaja R. Tungla
Tehniline toimetaja H. Kohu
Korrektorid H. Peel ja S. Ridala

Ladumisele antud 23. VII 1962. Trükkimisele antud 1. XII 1962. Paber 60×90, 1/16. Trükipoognaid 39,75 +lisad. Arvestuspoognaid 43,38. Trükiarv 2000. MB-08877. Tellimise nr. 6392. Hans Heidemanni nim. trükikoda, Tartu, Ülikooli 17/19. III

Hind rbl. 1.70

4—11

Trükivigu

Lk.	Rida	On trükitud	Peab olema
166	17. ülalt	kromaliinseid	kromafiinseid
333	joonis 181, vasakul pool	Masula densa	Macula densa
371	1. ülalt	valminevaid	valmivaid
510	2. ja 3. ülalt	read on vahetatud	2. rida kolmandaks ja 3. rida teiseks
572	5. alt	tsentrallohu	tsentraallohu
573	4. alt	kontakti	kontaktis
621	31. ülalt, vasak veerg	467	476

Kmr 935

TÜ RAAMATUKOGU
1 0300 00543812 4