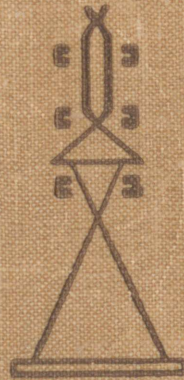


J. TEHVER

ÜLDHISTOLOOGIA



J. TEHYER

J. TEHYER . ÜLDHISTOLOOGIA

ÜLDHISTOLOOGIA

EESTI RAHALIK KIRJASTUS

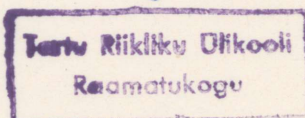
TALLINN

1962

ÜLDHISTOLOOGIA

EESTI RIIKLIK KIRJASTUS
TALLINN
1959

2



22454

Техвер Юлиус Тынисович
ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ
На эстонском языке

Эстонское Государственное Издательство
Таллин, Пярнуское шоссе, 10

Toimetaja A. Kruus
Tehniline toimetaja H. Kohu
Korrektorid M. Juske ja H. Peel

Ladumisele antud 1. VIII 1959. Trükkimisele antud 20. XI 1959. Paber 60×92, 1/16.
Trükipoognaid 18 + 4 kleebist. Arvutuspoognaid 21,09. Trükiarv 3000. MB-10126.
Tellimise nr. 1813.

Hans Heidemanni nimeline trükikoda, Tartu, Ülikooli 17/19.

Hind rbl. 10.30 1.03

EESSÕNA

Ainus eestikeelne õppevahend üldhistoloogia alalt, mis ilmus kolme kohapealse spetsialisti koostöona 1946. aastal, on sisult mitmeti aegunud ja müügilt lõppenud juba aastaid. Seepärast on vajadus uue õppevahendi järele ilmne. Õppevahendit, mis käsitleks elusaine rakulisi ja koelisi organisatsioonivorme kaasaja teaduse tasemel, vajavad niihästi meditsiini, veterinaariat kui ka bioloogiat õppivad üliõpilased.

Käesoleva töö koostamisel on üldiselt püütud järgida vastavate aineprogrammide nõudeid, välja arvatud embrüoloogiline osa, mis didaktilistel kaalutlustel on hoopis välja jäetud. Kudede kirjeldamisel on lähtutud tänaseni meditsiinilises histoloogias kasutatavast morfoloogilis-füsioloogilisest klassifikatsioonist, kuid selle kõrval on esitatud andmeid ka evolutsioonilisest histoloogiast ja kudede fülohistogeneetilisest klassifikatsioonist. Elusaine üksikute organisatsioonivormide kirjeldamisel on püütud neid võimalust mööda siduda nende bioloogilise tähenduse ja funktsiooniga. Tsütoloogilises osas on kromosoomide kirjeldus esitatud mõnevõrra detailsemana, selleks et lugejad suudaksid orienteeruda kromosomaalses pärilikkuseteoorias ning seda tarbe korral kriitiliselt analüüsida. Autor ei tee seda kuidagi mitšuurinliku geneetika teoreetiliste aluste alahindamise mõttes.

Illustratiivse materjali osas on pearõhk pandud jooniste skemaatilisusele ja üldistavale iseloomule, kusjuures on püütud vähendada materjali hajutatust üksikstruktuuride kujutamise näol. Viimane ülesanne langeb histoloogia praktiliste tööde illustreeritud juhendile, mille koostamine vastava kollektiivi poolt on teoksil.

Tööle lisatud terminoloogilise sõnastiku taotluseks on lugejale võimaluse pakkumine kiireks orienteerumiseks temale tundmata või veel vähe tuntud histoloogiliste ja embrüoloogiliste terminite suhtes.

Autoril on meeldivaks kohuseks tänada Tartu Riikliku Olikooli histoloogiakateedri ja anatoomiakateedri ning Eesti Põllumajanduse Akadeemia histoloogilaboratooriumi õppejõude mitmete konstruktiivsete märkuste eest, mida nad on teinud, eriti terminoloogilise sõnastiku osas. Abi eest illustratiivse materjali vormistamisel tänan kunstnik Mary Juurupit ja Eesti Riikliku Kirjastuse kunstilist toimetust.

Tartus, detsembrikuul 1958

J. TEHVER

SISSEJUHATUS

ELUSAINE ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Elusaine mõiste

Elusaineks nimetatakse substantsi, mille põhiliseks koostisosaks on valk ja mille karaktersemaks omapäraks on võime eneseuundamiseks, kasvuks ja sigimiseks kindlakujulise ainevahetuse teel.

Elu substraadiks on erilaadne (elav) valk koos teiste orgaaniliste ühendite ja mineraalainetega. Need kõik on vajalikud elusaine autoreproduksiooniks (enda paljundamiseks ehk kopeerimiseks) väliskeskkonnast hangitavate eluta ainete varal. Elusaine võtab väliskeskkonnast aineid vastu valikuliselt ja kujundab neid (erineval viisil hangitava energia abil) ümber endataoliseks elusaineks. Nii paljundab taim oma elusainet päikeseenergia abil õhust hangitava süsihappegaasi ning pinnasest saadavate lämmastikku, väävlit jt. elemente sisaldavate ühendite ning vee arvel. Imik valmistab oma elusainet, mis esineb temas väga mitmekesiste rakkude, kudede ja organite näol, emapiimast, aineist, millel pole mingeid elu tunnuseid ja millel puudub iga-sugune koetus. Uue elusaine moodustamine elutust aineist (kuid elusaine vahendusel) kannab assimilatsioonini nimetust. Selliseks sünteesiks vajaliku energia saavad kõrgemad loomorganismid elusaines samaaegselt kulgevatest lammutuslikkudest ehk dissimilatoorsetest protsessidest. Elusaine moodustamise ja lammutamise protsessid kannavad ainevahetuse ehk metabolismi nimetust.

Õeldust järeldub, et elusaine ei saa eksisteerida ilma väliskeskkonnata, kuna üksnes uute ainete varal saab ta asendada lammutuslikkudes protsessides hävitatud elusainet. Hävitusprotsessid ehk dissimilatsioon on elusaine sünteesiks aga vältimatuks energiaallikaks. Olles seega väliskeskkonnaga ainevahetuse osas lahutamatus seoses, säilitab elusaine samal ajal väliskeskkonna suhtes ometi teatava iseseisvuse, mis avaldub ainete selektiivses ehk valikulises vastuvõtus (ained ei pääse elusainesse mitte samas vahekorras, nagu nad esinevad väliskeskkonnas) ja elusaine koostusliku konstantsuse säilitamises.

Autoreproduktsiooni, kasvu ja sigimise kõrval on elusainel arenemise, diferentseerumise ja kohanemise võime, samuti omadus esineda teatavates organisatsioonivormides (rakkudes, organismides) tsükliliselt, üksteisele järgnevate generatsioonide ehk põlvkondade näol. Elusaine teatav morfoloogiline vorm (raku või organismi näol) vananeb ühes generatsioonis, kuid ta pidevus säilib uute generatsioonide kujul, mis tekivad kas (keha-)rakkude jagunedes või (kogu organismi puhul) sugurakkude vahendusel (emas- ja isassuguraku liitumise teel). Seega teke, kasv ja häving ei puutu mitte üksnes elusaine üksikosi, vaid ka tema kõrgesti organiseeritud vorme rakkude, kudede ja organismide näol.

Elusaine on käinud läbi miljoneid aastaid kestnud diferentseerumise tee. Selle kestel on ta omandanud väga mitmekesised ja mitmeastmelised vormid elusaine ultraehituse, rakuorganoidide, rakkude, kudede ja tohtu hulga erilaadsete organismide näol. Üldiselt on seejuures elusaine organisatsioonivormide diferentseerumise ehk erinevuse aste seda suurem või ilmekam, mida kõrgemaastmelisem on organisatsioonivorm. Nii on organismide liigirikkus määratu suur kudede või rakuliikide morfoloogiliste erinevuste mitmekesisusega võrreldes.

Elusaine ja tema organiseeritud vormide ajaloolise ehk fülogeneetilise arenemise ehk diferentseerumise kõrval esineb tema indiviidipärane ehk ontogeneetiline arenemine. Seda on tänini uuritud peamiselt organismide ja organite, vähemal määral kudede, ja hoopis vähe rakkude osas. Ontogeneetiline arenemine algab enamasti sugulisel teel, emas- ja isassuguraku liiteproduktist, sügoodist. Harvem saab uus generatsioon alguse ainsast (emas-)sugurakust, mispuhul kõneldakse partenogeneetilisest sigimisest. Keharakkudest algavat uue organismi teket (vegetatiivset sigimist) kõrgematel loomorganismidel ei esine.

Sügoodis peitub võime diferentseeruda erisuunaliselt arenevateks rakkudeks, kudedeks ja organiteks, kusjuures selline arenguprotsess kordab vanemate ontogeneetilist arenemist ja teataval määral ka liigi kogu ajaloolist arenemist, vajades samal ajal selleks kindlakujulisi ümbruskonna tingimusi.

Elusaine kindlakujulistest vormidest ja kindlakujulistest bioloogilistest omadustest järeldub tema edasine omapära — pärilikkus —, s. o. võime võimalikult muutumatuna edasi anda järgnevatele generatsioonidele oma morfoloogilisi ja bioloogilisi omadusi, nõudes samal ajal selleks karakterseid väliskeskkonna tingimusi. Selle omaduse jõust ja iseloomust kõnelevad igapäevaste tähelduste kõrval andmed taimesortide ja loomatõugude aretamisest. Üksikasjaliselt iseloomustab pärilikkust ja selle mehhanismi geneetika ks nimetatav teadusharu.

Kuid pärilikkus ei ole absoluutne. Muutumatu pärilikkuse puhul ei oleks kujutletav elusaine ja tema organiseeritud vormide diferentseerumine ehk edasiarenemine. Sellele elusaine kon-

servatiivsele (endist säilitavale) omadusele seisab vastu elusaine edasine omadus — plastilisus ehk muutlikkus —, s. o. tema ümberkujunemise võime koos muutunud omaduste kindlakujulise edasiandmisega järgnevale generatsioonile. Plastilisus võimaldab organismil kohaneda püsivamalt muutunud keskkonna tingimustega. Organismide suunava ümberkujundamise puhul tuleb üheaegselt arvestada niihästi nende pärilikkuse iseloomu kui ka ümberkujunemise võimet.

Elusainet, tema ehituslikke, funktsionaalseid, geneetilisi jt. omadusi ja ajaloolist arengut uurivad bioloogiateadused. Nendest käsitleb histoloogia morfoloogilise teadusharuna peamiselt elusaine organiseeritud vormide — rakkude, kudede ja orgaanite — mikroskoopilist ja submikroskoopilist ehitust, sidudes seda sobival määral ka vastavate struktuuride kirjeldamisega keemilise koostise, bioloogilise tähenduse ja funktsiooni seisukohalt.

Elusaine üldisemaks organisatsioonivormiks on rakk — tuumaga varustatud elusaine mikroskoopiline osake —, kuid kõrgemad organismid koosnevad rakkude kõrval väga hulgalisest rakkudevahelisest ainest (koos vere- ja lümfiplasmaga), koevedelikust ja nõrest. Ligikaudse arvestuse kohaselt moodustab rakulise koetuseta intertsellulaarne substants koos vedelikkudega kõrgemate organismide kehast mahuliselt 30—40%. Puhtrakulise organisatsioonivormiga on kõrgemad organismid vaid oma individuaalse (embrüonaalse) arenemise algul. Et intertsellulaarne substants tekib elavate rakkude vahendusel ja tema mõned vormid (kiulised elemendid, membraanid) rakulise elusaine vahetu ümberkujunemise teel, siis tuleb arvata, et elusainele omased teatavad protsessid võivad mõnda aega jätkuda ka intertsellulaarses substantsis. Eeskätt tuleb selles osas arvestada teatava-piirilist suunatud ainevahetust, vaevalt aga otsesest kasvamis- ja sigimisvõimet. Kahjuks puudub selles küsimuses tänini veel selge ülevaade.

Elusaine koostisse kuuluvad elemendid

Tänapäeval tuntud 102 keemilisest elemendist on elusainest leitud rohkem kui kuuskümmend. Viimastest nimetatakse neid, mille esinemine on elusaine või organismide seisukohalt vältimatu, biogeenseteks (ehk bio-)elementideks (süsinik, lämmastik, hapnik, vesinik, naatrium, magneesium, fosfor, väävel, kaalium, kaltsium, raud, vask, kloor, jood, koobalt). Elusaines puuduvad plaatinarühma metallid, mitmed radioaktiivsed elemendid ja väärisgaaside näol esinevad keemilised alained.

Elemente, mida leidub organismides rohkem kui 0,01%, nimetatakse makroelementideks. Siia kuulub enamik bioelementidest (O, H, C, N, Ca, S, P, Si, K, Mg, Al, Fe, Na ja Cl). Organismides vähem kui 0,01% esinevaid elemente nimetatakse

mikroelementideks (Cu, Br, J, Co, Mn, B jt.). Makroelementide moodustavad elusainest 99,9% ja mikroelementid 0,1%.

Makroelementide hulgas on kaaluliselt kõige suurem osatähtsus gaasilistel elementidel: hapnikule langeb loomorganismis keskmiselt 70 kaaluprotsenti ja vesinikule 10%; märgatavalt väiksem on lämmastiku osatähtsus (keskmiselt 0,35%). Mainitud gaasilistest elementidest (koos CO₂, S ja P-ga) moodustavad teatavasti taimed päikeseenergia varal peamised orgaanilised ühendid: valgud, rasvad ja süsivesikud. Sellelt seisukohalt vaadatuna osutub elusaine atmosfääri gaaside kontsentraadiks.

Mainimata elementid esinevad elusaines või organismides vaid juhuslikult.

Elementide suhtelisest hulgast elusaines ei järeldu nende samalaadne suhteline tähtsus. Nad on kõik elusaine kujundamiseks ja talitluseks vajalikud. Ka ühe bioelementi vähesuse või puudumise puhul (ülejäanud ainete küllusele vaatamata) on elusaine funktsioonid häiritud. Mikroelementid ei moodusta selles osas erandit. Teatavatel maa-aladel esinevast joodi või koobalti vähesusest tingitud tervislikud häired (endeemiline struuma inimesel, soohaigus loomadel) on üldiselt tuntud.

Kuigi rakulise elusaine ja organismide keemiline koostis on üldiselt ühtlane, esinevad selles siiski teatavad liigilised ja geograafilised erinevused. Pinnase koostise mõju organismide elementaarsele koostisele on üksikasjalisemalt tundma õpitud sööda- ja taimede osas. Aga ka loomade puhul võivad pinnases erakordses rikkuses esinevad ained mõnikord ületada elusaine valikulise vastuvõtu piire ning salvestuda organismis tervist kahjustaval määral. Üldiselt tuleb aga elusaine hõlpsamalt toime teatavate väliskeskkonnas leiduvate ainete rikkuse kui vähesusega.

Elusaines esinevad keemilised ühendid

Elusainet moodustavad keemilised ühendid on jagatavad valkudeks, lipiidideks, karbohüdraatideks, anorgaanilisteks sooladeks ja veeks. Kuigi elusaine funktsioonide seisukohalt kõige tähtsamaks osutuvad valgud, ei ole elusaine eksisteerimisvõimeline ka ilma teiste loetletud keemiliste ühenditeta.

Valgud. Valgud esinevad kas üksnes amiinhapetest koosnevainana (lihtvalgud ehk proteiinid) või sisaldavad liitvalkudena ehk proteiididena veel teisi (mittevalgulisi) koostisosi. Lihtvalkudeks on albumiin, globuliin ja toesvalgud (skleroproteiinid) — kollageen, elastiin, retikuliin ja keratiin. Proteiidides on ühendi valguline komponent liitunud nukleiinhapetega (nukleoproteiidid), süsivesikutega (glükoproteiidid), rasvadega (lipoproteiidid), värviliste ühenditega (kromoproteiidid) jne.

Valgu hiiglaslikud molekulid moodustuvad korrapäraselt vahel-

duvatest amiinhapetest, mis on omavahel seostunud ühes suunas asetsevate (lineaarselt paigutunud) süsinikuaatomite kaudu. Amiinhapete külgrühmad jäävad seejuures seostumata ja võivad liituda teiste ainetega. Sellised pikad niidikujulised valgumolekulid võivad liituda kas otste kaudu või seostuda naabermolekulidega külgliidete varal. Valgud, mis koosnevad niitjatest molekulidest (näiteks toesvalgud), kannavad kiudvalkude nimetust. Niitjate molekulide pasmastudes tekib globulaarne valk.

Valkudele on omane labiilsus, reageerimise ja tohutu hulga ühendite moodustamise võime. Võrreldes teiste orgaaniliste ainetega on valkudel ülekaalus plastiline (elusainet kujundav) ülesanne. Eriti kehtib see liitvalkude kohta.

Elusaine valkude osas omistatakse erilist tähtsust nukleoproteiididele ja fermentidele.

Nukleoproteiidid sisaldavad valgulise komponendi kõrval nukleiinhappeid desoksüribonukleiinhappe ja ribonukleiinhappe näol. Desoksüribonukleiinhape (DNH) on koondunud peaaegu eranditult tuumasse, ribonukleiinhapet (RNH) leidub aga tuuma kõrval hulgaliselt ka tsütoplasmas. Intermitootilise (puhke-)tuuma nukleoproteiidides on desoksüribonukleiinhapet umbes 9%, ribonukleiinhapet seevastu vaid 1%. Eriti rikkalikult esineb ribonukleiinhapet närvirakkude tigroidsubstantsis ja albuminoossete näärmerakkude tsütoplasma basofiilses aines, ergastoplasmas.

Desoksüribonukleiinhape, mida esmasena isoleeriti tuumusest ja mida seetõttu ka tümonukleiinhappeks nimetatakse, on demonstreeritav positiivse Feulgeni reaktsiooni kaudu. Intermitootilistes tuumades on desoksüribonukleiinhappesisaldus liigisiseseelt ligikaudu konstantne, sõltudes kromosoomide võrdsest arvust erinevates rakkudes. Kromosoomide arvu kahekordse vähenemisega (mis toimub sugurakkude küpsemise ajal) käib kaasas ka desoksüribonukleiinhappe kahekordne vähenemine neis. Nn. polüploidsetes tuumades aga suureneb desoksüribonukleiinhappe hulk vastavalt kromosoomide arvu suurenemisele. Desoksüribonukleiinhappe uuendumine toimub nukleoproteiidides väga aeglaselt ja on seepärast vaevalt mõõdetav.

Vastandina desoksüribonukleiinhappele toimub aluseliste värvidega (metüleensinine, toluidiinsinine) ja püroniiniga intensiivselt värvuva ribonukleiinhappe uuendumine kiiresti.

Nukleoproteiidid on tihedasti seotud valgusünteesiga. Valkude autoreproduktsiooni ja pärilikkuse seisukohalt omistatakse nn. korpuskulaarse ehk kromosomaalse pärilikkuseteooria poolt eriti suurt tähtsust desoksüribonukleiinhappele.

Fermentid on samuti valgulised ühendid. Osa neist koosneb ainult valgust, teistes aga lisandub valgule mittevalguline osa — prosteetiline rühm. Kahekomponendiliste fermentide puhul nimetatakse valgulist osa a p o f e r m e n d i k s ehk f e r o o-

niks (kandjaks), prosteetilist rühma aga aktiivseks rühmaks ehk agooniks.

Fermentid ehk ensüümid on elusaine poolt moodustatud katalüsaatorid ja nende vahendusel toimuvad elusaines niihästi energiat vabastavad (katalüsaatoorsed) ainevahetusprotsessid kui ka uue elusaine moodustamine toidust. Üksikasjalisemalt eristatakse oksüdatsiooni, reduktsiooni, hüdrolyüsi, fosforileeringut ja teisi protsesse põhjustavaid fermente. Et mainitud protsessidest paljud kulgevad mitmeastmeliselt erinevate fermentide toimel, siis on mõistetav fermentide tohutu arv, mis ühesainsas rakus võib ulatuda mitmesajani.

Fermentide toime on rangelt spetsiifiline. See asjaolu koos fermentatiivsete reaktsioonide tohutu kiirusega (mis ületab tavaliste reaktsioonide kiiruse miljoneid kordi) tagab elusaines kulgevate reaktsioonide kindla suuna. On kujutletav, et organismi sattunud ained alluvad väga mitmekesistele juhuslikkudele reaktsioonidele. Kuid nende aegluse tõttu fermentatiivsete reaktsioonidega võrreldes ei ole juhuslikkudel reaktsioonidel arvestatavat tähtsust. Fermentid tagavad elusainesiseste reaktsioonide kindla kulu.

Lipiidid koosnevad rasvadest ja rasvataolistest ainetest — lipoididest. Rasvad on rakus võimsaks energiaallikaks, sest nende oksüdeerimisel vabaneb teiste orgaaniliste ainetega võrreldes üle kahe korra rohkem soojust. Valkainetega seostuvad nad harva ja esinevad seetõttu rakulises elusaines peamiselt hajutatud (rasvasolventides hõlpsasti lahustuvate) tilgakeste näol. Lipoidid, mis peale rasvadele omaste glütseriini ja rasvhapete sisaldavad veel teisi aineid (fosforhapet, lämmastiku aluseid jt.), esinevad enamasti lipoproteiidide näol ja võtavad sellistena elusaine ehitusest ka otseselt osa. Häiritud ainevahetuse korral kaotavad nad hõlpsasti seose valkudega ning esinevad sel puhul mikrokoobi varal nähtavate lipoiditilgakestena.

Karbohüdraadid esinevad organismis peamiselt monosahhariid glükoosina ja polüsahhariid glükogeenina. Neid aineid kasutab elusaine energeetiliseks otstarbeks (energia hankimiseks). Teine osa süsivesikuid (riboos, desoksüriboos, inosiit) moodustab valkudega seostunud (glükoproteiididena) plastilisi aineid.

Mineraalsooladest on tähtsamad K^- , Na^- , Ca^- , Mg^- , P^- , S^- ja Cl^- soolad. Nendest kaaliumiühendid ja fosfaadid esinevad peamiselt rakkudes, naatriumi- ja klooriühendid aga peamiselt rakke ümbritsevas koevedelikus.

Mineraalainetel ei ole elusaines energeetilist väärtust. Ometi on nende tähtsus väga mitmekesine. Nad esinevad elusaine komponentidena, võimaldavad puhverlahuste näol säilitada reaktsiooni (pH) konstantsust; paljudes keemilistes reaktsioonides on sooladel katalüsaatorne toime jne. Samuti loovad nad hormoonidele, fermentidele ja vitamiinidele sobiva toimekeskkonna. Soolade puudumisel muutuvad mitmed ainevahetusprotsessid häirituks.

Vesi. Et looduses vedela keskkonna moodustajaks on vesi, siis on arusaadav, et sama ainet kasutab lahustava vahendina ja reaktsioonide toimumise keskkonnana ka elusaine. Ideaalse lahustuvõime kõrval on veel mitmed termilised omadused, mis tulevad kasuks elusaine ja eriti selle kõrgesti organiseeritud vormide (püsi-soojaste organismide) soojustaseme säilitamisele. Nimetame neist madalat soojusjuhtivust (mis on vaid $\frac{1}{3}$ võrra kõrgem rasva omast) ja kõrget erisoojust; need omadused väldivad temperatuuri kiiret muutumist elusaines (rakkudes, kudedes, organismides), kuna vee soojenemine ja jahtumine toimuvad aegamööda. Vee edasine omapära, mis avaldub tema kõrges külmumissoojuses (79,7 cal/g), omaduses alakülmuda (eriti seotud veena ja kapillaarsetes ruumides) ja tema tahkefaasi (jäät) väiksemas erikaalus, tõkestab (elusorganisme sisaldavaid) veekogusid läbi külmumast ja võimaldab veel vedelikuna püsida ka allapoole 0° C ulatuvas temperatuuris ning sel teel vältida jääkristallide tekkimist, mis purustaksid elusaine struktuuri. Püsi-soojastele ehk homoiotermsetele organismidele tuleb kasuks veel vee kõrge aurumissoojus (597,1 cal/g 0° C juures), mis võimaldab soojuse intensiivset kadu (higist) niiske naha kaudu.

Veesisaldus on elusaines teiste ainetega võrreldes kõige rikkalikum (50—90%). Vesi esineb rakkude elusaines osalt seotuna, osalt aga vakuoolidesse eraldunult.

Rakulise elusaine füüsikalised omadused

Rakuline elusaine, *protoplasma*, on läbipaistev, värvitu, elastsete omadustega ja erineva viskoossusega, veest veidi suurema erikaaluga (1,03) substants, mis keemilises mõttes sarnaneb paljufaasiliste kolloidide ja molekulaarsete (päris-) lahuste seguga.

Vastandina tavalistele kolloidsetele lahustele võib protoplasmata mikronõelte varal (mikromanipulaatori abil) niidiks välja venitada, mis aga hiljem (venituse lõpetamisel) uuesti tagasi tõmbub. Üldiselt on protoplasma elastsuse- ja viskoossuse määrad väga erinevad vastavalt elusaine enda füüsikalise-keemilisele labiilsusele. Elusaine viskoossus (sisemine hõõrdumine) võib mõnel puhul ületada vee viskoossuse 3—4 korda, kuid teatavates tingimustes võib ta niivõrd kasvada, et ta vee viskoossust ületab kuni 1000 korda.

Protoplasmas esinevatest suurtest valgumolekulidest tingituna esineb siin nn. Tyndalli fenomen, mis seisneb rakuplasma hajutatud punktikeste kujulises helendumises plasmale küljelt suunatud valguses. Seda printsiipi kasutatakse elusaine uurimiseks pimefoonikondensoriga varustatud (ultra-)mikroskoobi varal.

Elusaine edasisteks füüsikalisteks omadusteks on tema agregaatseisundi reversiibel muutumine (üleminek sool-seisundist geel-

-seisundisse ja vastupidi), tema suur ainete sidumis- ehk adsorptsioonivõime ning tema mahu suurenemine (pundumine) või vähenemine vastavalt vee sidumisele (imbibitsioonile) või vee vabastamisele.

Paljud elusaine füüsikalised omadused on seletatavad kolloid-süsteemide üldiste seaduspärasustega eeskätt pinnaenergia ja ioonide elektrilise laengu muutustega.

Aine osakesed võivad lahustes esineda väga erinevas suuruses ehk dispersiooniastmes. Kui nende suurus ületab 100 millimikronit (näiteks rasvakerakesed piimas), siis nimetatakse aine seisundit jämedispersseks ja temast moodustatud lahust kas emulsiooniks (kui niihästi dispergeerunud aine ehk dispersne faas ja lahustus- ehk dispersioonikeskkond on vedelad) või suspensiooniks (kui dispersne faas moodustub tahkest ainest). Kolloiddispersseks nimetatakse aine sellist olekut, kus tema osakeste diameeter kõigub 1 ja 100 millimikroni vahel, ja molekulaar- ehk ioondispersseks seisundit, kus osakeste suurus on alla 1 millimikroni. Lahuseid, milles soluut (lahustunud aine) esineb kolloiddisperssena, nimetatakse kolloidseteks, ja soluudi veelgi väiksemate osakeste puhul päris- ehk molekulaarlahusteks.

Vastandina pärislahustele, milledes lahustunud aine esineb molekulide ja ioonide kujul ja milles soluut on solvendist (lahustist) filtreerimise teel eraldamata, sisaldavad kolloidsed lahused molekulide komplekse, mitselle, mis oma suuruse tõttu jäävad membraanfiltril pinnale.

Kolloiddispersses olekus omandab aine tohutu välispinna. Näiteks 1 cm³ mahuga kuubikulisel kehal on 6-cm²-ne välispind. Sama keha 1 mm³ mahuga kuubikuteks jagamisel võrdub välispind 60 cm²-ga, ja kui jagada ühekuupsentimeetrine keha kuubikuteks, servapikkusega 0,01 mikronit, muutub aineosakeste välispind võrdseks 600 m²-ga. Koos dispersiooniastme suurenemisega kasvab vastava lahuse osakeste pindpinevuses avalduv pinnaenergia ja ühes viimasega teiste ainete adsorptsioonivõime, asjaolu, mis soodustab keemiliste reaktsioonide intensiivsust. Adsorptsiooni teel toimub näiteks valkude ühinemine lipiidide ja teiste ainetega. Fermentid, mis vabadena on sageli inaktiivsed, muutuvad valgu mitsellide poolt adsorbeerituina aktiivseiks või toimivad siin vastupidiselt sellele, mida nad põhjustavad vabas olekus. Seega on pinnaenergia oluliseks teguriks ainevahetusprotsesside põhjustamisel ja suunamisel.

Aineosakeste omavahelist liitumist suuremateks osadeks ja nende sadestumist tõkestab peamiselt nende ühenimeline elektrilaeng, mille tõttu nad tõukuvad üksteisest eemale. Sellise laengu vähenemise puhul kolloidide püsivus väheneb mitsellide järkjärgulise liitumise tulemusena. Amfoteersete (nii happeliselt kui aluselisel reageerivate) ühenditena vahetavad kolloidsed valgud kergesti oma laengut, kandes happelises keskkonnas negatiivset laen-

gut. Seega avaldab keskkonna pH muutus otsest mõju elusaines toimuvatele keemilistele muutustele, kord sidudes adsorptsiooni teel teatavaid aineid valgumitsellidega, kord vabastades neid.

Kolloidid esinevad kahes erinevas (teineteiseks üleminevas) agregaatseisundis, milledest sool meenutab vedelikku ja geel tahket keha. Sooli üleminek geeliks kannab gelatsiooni ja vastupidine protsess solatsiooni nimetust. Sellised agregaatseisundi muutused on vastastikused ja nad toimuvad elusaines pidevalt. Gelatsioon tekib näiteks kuuma želatiinlahuse jahtumisel ja elusaines (rakkudes) mitsellide elektrilaengu vähenedes. Viimasel puhul seostuvad soolis isoleerituna püsivad mitsellid oma otsi pidi mitsellide võrgustikuks, mille silmi täidab solvent.

HISTOLOOGIA UURIMISE MEETODID

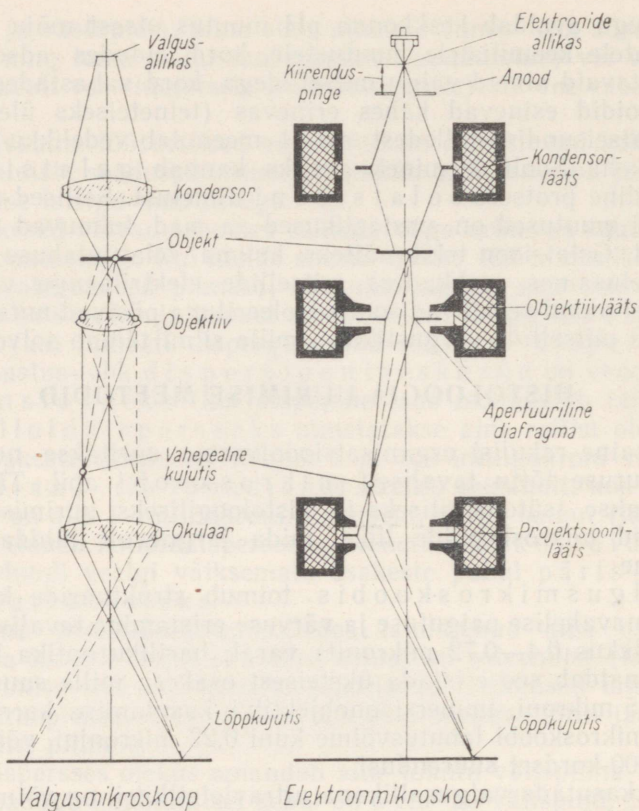
Elusaine rakulisi organisatsioonivorme uuritakse nende väikese suuruse tõttu tavaliselt mikroskoobi abil. Tänapäeval kasutatakse tsütoloogiliseks ja histoloogiliseks uurimiseks väga erinevaid mikroskoopide liike, mida järgnevalt lühidalt iseloomustame.

Valgusmikroskoobis toimub struktuuride kuju, suuruse, omavahelise paigutuse ja värvuse eristamine tavalise valguse (lainepikkus 0,4—0,72 mikronit) varal; hariliku optika kasutamisel võimaldab see eristada üksteisest osakesi, mille suurus ei ole alla 0,35 mikroni. Immersioonobjektiivi kasutamise korral ulatub valgusmikroskoobi lahutusvõime kuni 0,22 mikronini, võimaldades kuni 3000-kordset suurendust.

Kui kasutada valgusallikana ultraviolettkiiri, on võimalik mikroskoobi lahutusvõimet mõnevõrra tõsta, sest viimane sõltub valguslaine pikkusest, mis on ultraviolettkiirtel väiksem kui tavalisel valgusel. Kuid sel puhul peab kogu optiline süsteem koosnema ultraviolettkiiri läbilaskvast kvartsist, millest tuleneb ultraviolettmikroskoopide kõrge hind. Ka pole tekkiv pilt siin jälgitav otseselt, vaid üksnes vastava ekraani vahendusel.

Erilaadseteks valgusmikroskoopideks on pimefoonimikroskoop ja faaskontrastmikroskoop. Esimeses on tavaline kondensor asendatud pimefoonikondensoriga, mis saadab vaadeldavasse preparaati vaid perifeerseid kiiri; viimased liigselt viltuse kulu tõttu mikroskoopi ei pääse, kuid preparaadis hakkavad nende toimel (mustal foonil) punktikestena helenduma ka sellised osakesed (diameetriga 0,25 mikronist kuni 10 millimikronini), mis tavalises mikroskoobis jäävad nähtamatuiks. Väga väikeste helenduvate punktide suurust ei ole siin võimalik määrata, kuid eristav on kuju sellistel struktuuridel, mille diameeter ületab mikroskoobi lahutusvõime.

Valguse murdumise väikese erinevuse tõttu ei võimalda tavaline valgusmikroskoop fikseerimata ja värvimata preparaadis uuri-



Joonis 1. Valgus- ja elektronmikroskoobi ehituse skeemid.

da elavat materjali. Elava või ettevalmistamata materjali uurimiseks kasutatakse nn. faaskontrastmikroskoopi, milles struktuursete elementide kontrastsuse suurendamist taotletakse otseste ja uuritavate struktuuride poolt hajutatud valguskiirte faaside vahelise suuruse sobiva muutmise (mikroskoobis erinevat teed pidi kulgevate kiirte interferentsi) teel.

Teatavate füüsiliste (polarisatsioonoptiliste) omaduste uurimiseks rakendatakse polarisatsioonmikroskoopi, milles valguslained muudetakse vaid ainsas tasapinnas kulgevaiks.

Elektronmikroskoobis kasutatakse valguse asemel elektronikiiri ja klaasläätsete asemel vastavaid magnetilisi induktiivpoole (joonis 1). Elektronmikroskoobi varal on uuritavad vaid üliõhukesed lõigud (paksusega umbes 0,01 mikronit), mida valmistatakse ultramikrotoomi varal. Preparaadi kuni 100 000-kordne suurendus suunatakse fluorestseerivale ekraanile või fotoplaadile.

Rakkude ja kudede ettevalmistamine mikroskoopiliseks uurimiseks toimub samuti väga erineval viisil.

Elava materjali uurimiseks kasutatakse läbipaistvaid koekihte, mida uuritakse füsioloogilistes lahustes niiskes kambris või klaaside vahel. Struktuursete elementide optilise kontrastsuse suurendamiseks värvitakse materjal mürgitute (rakke mitte surmavate), nn. vitaalsete värvidega, milleks on neutraalpunane, jaanusroheline, daaliaviolett jt.

Surnud või surmatud materjali uurimiseks kasutatakse enamasti kas ä i g e p r e p a r a a t e (vedelikkudes või pehmetes kudedes esinevate rakuliste elementide uurimise korral), üksikuid koelemente üks teisest eraldatuna demonstreerivaid i s o l a t s i o o n i p r e p a r a a t e või (kõige tavalisemalt) mikrotoomi abil valmistatavaid läbipaistvaid l õ i k e p r e p a r a a t e pakus sega 1—50 mikronit, milleks uuritav objekt sulundatakse eelnevalt sobiva lõikekonsistentsiga keskkonda (parafiini, tselloidiini või jääks külmuda lastavasse vette).

Kõikidel nendel juhtudel fikseeritakse materjal elusainet koaguleerivate vahendite (fikseerimisvedelikkude) varal, mis lõpetavad autolüüsi protsessid ja säilitavad elusaine struktuuri võimalikult vähe muudetuna (osmiumtetroksüüd, pikriinhape, formaliin, etüülalkohol, kaaliumbikromaat, äädikhape jt.). Fikseerimisvahendeid rakendatakse enamasti segudena, sealjuures süstitakse neid kas veresoonestikku või asetatakse neisse fikseeritavaid orgaanikikesi.

Mikrotoomi varal valmistatud lõikudest kõrvaldatakse sisestusvahend (parafiin, tselloidiin) ja preparaadid (lõigud) värvitakse ehk tingeeritakse (karmiini, hematoksüliini või aniliinvärvidega) kas ühekordselt (l i h t v ä r v u s t u s) või kaheastmeliselt erinevate värvidega (k o n t r a s t v ä r v u s t u s; näiteks aluselise hematoksüliini ja happelise eosiiniga) ning sulundatakse seejärel palsamisse.

Viimastel aastatel on hakatud kord-korralt suureneval määral rakkude ja kudede uurimisel rakendama väga mitmekesiseid füüsikalisi ja keemilisi uurimismeetodeid. Nii kasutatakse üksikute mineraalainete asukoha määramiseks mikrointsineratsiooni (tuhastamist), raku morfoloogiliste koostisosade (tuuma, mitokondrite, mikrosoomide jt.) eraldamiseks nn. diferentseerivat ultratsentrifugeerimist, raku koostisosade reaktsiooni jt. omaduste selgitamiseks mikrokolorimeetriat, mikrotitreerimist ning mitmesuguseid struktuuride keemilist iseloomu avastavaid reaktsioone (h i s t o k e e m i a). Füüsikalistest uurimismeetoditest on juba käesoleva sajandi kahekümnendaistaastaist alates kasutatav nn. mikrodissektsioon ehk mikrurgia, kus mikroskoobi statiivile kinnitatud klaasist mikroinstrumentide (mikronõelte, mikropipettide jt.) varal sooritatakse rakkudes mitmesuguseid operatsioone rakuosade kõrvaldamise või võõraste elementide sisseviimisega rakuusse.

Ulatuslikku rakendamist on leidnud rakkude ja kudede geneetiliste potentside ja suhete, samuti teiste bioloogiliste seaduspärasuste väljaselgitamisel koekultuuritehnika, mille puhul kudesid kasvatatakse steriilsetes tingimustes kunstlikkudel (vereplastast ja teatavate organite ekstraktist valmistatud) söötmetel, kust neid ainevahetusproduktide akumulieerimise ja hapniku vaeguse vältimise otstarbel mõne päeva möödumisel istutatakse ümber uuele söötmele.

Üldiselt on histoloogias nagu teisteski bioloogiateaduse harudes varajasemat mikrovaatlusel baseeruvat morfoloogilist uurimisuunda kord-korralt suureneval määral asendamas eksperimentaalsed uurimismeetodid, milles kasutatakse väga erinevate teadusharude uusimat andmestikku.

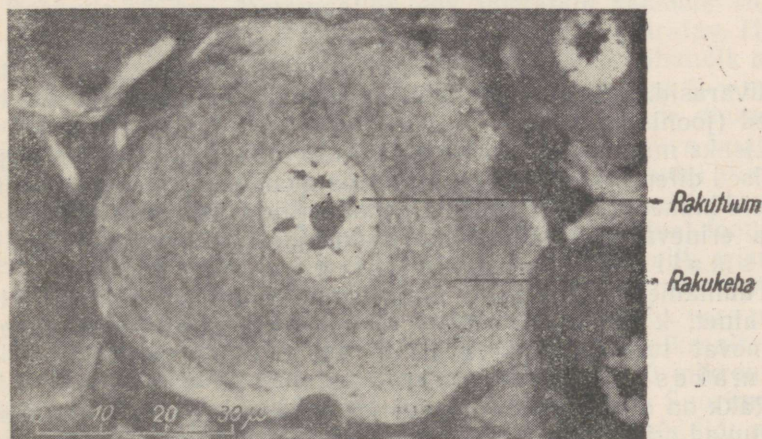
RAKUD

RAKKUDE ÜLDINE ISELOOMUSTUS

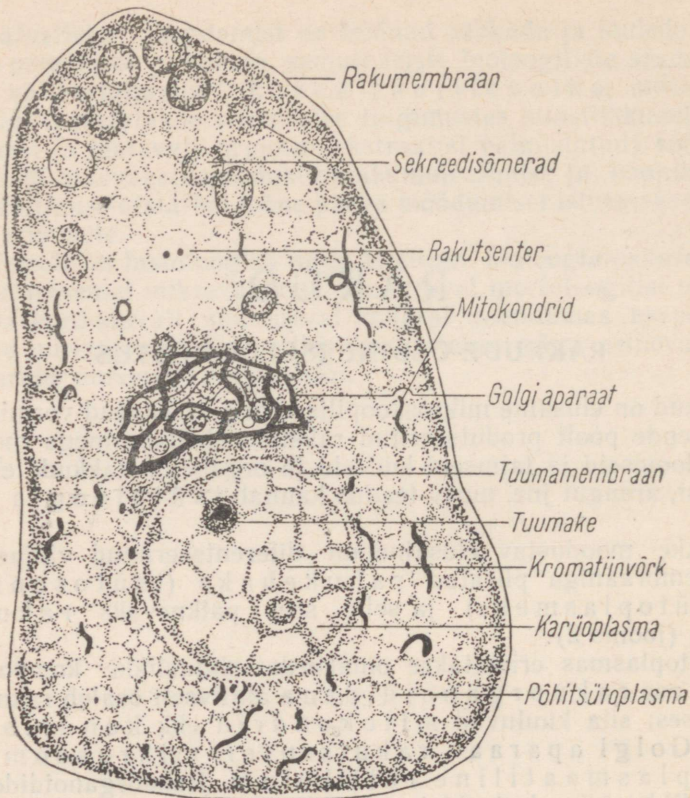
Rakud on elusaine mikroskoopilised organiseeritud vormid, mis koos nende poolt produtseeritud rakkudevahelise ainega moodustavad loomseid ja taimseid kudesid ja organeid. Rakkude ehitust, talitlust, arengut jne. uuriv teadus kannab tsütoloogia nime.

Rakke moodustav elusaine on diferentseerunud väljastpoolt rakumembraaniga piiratud rakukehaks (tsütosoomiks ehk tsütoplasmaks) ja selle sees paiknevaks rakutuumaks (joonis 2).

Tsütoplasmas eristatakse omakorda ehituslikke komponente, millest osa rakuorganoididena aktiivselt osaleb raku ainevahetuses; siia kuuluvad mitokondrid ehk kondriosoomid, Golgi aparaat, rakutsenter, mikrosoomid ja endoplasmaatiline retiikulum. Rakuorganoidide (ehk organellide) kõrval sisaldab rakukeha (harva ka tuum) inkluioonidena mitmekesiseid ainevahetuse lõpp-produkte ja



Joonis 2. Loomne rakk. Mikrofoto. Suurendus 850 korda.



Joonis 3. Raku ehituse skeem. (Turner'i järgi.)

toiduvarusid. Inklusioonidel ehk sisaldistel puuduvad elusaine tunnused (joonis 3).

Lisaks mainitutele võivad teatavates rakuliikides esineda spetsiaalsed diferentseerunud tsütoplasma moodustised, eeskätt mitmekesiste kiukeste (tonofibrillide, müofibrillide, neurofibrillide) näol, mida erinevalt täisväärtuslikust elusainest nimetatakse metaplasmaalisteks moodustisteks.

Tuumamembraani poolt ümbritsetud tuum sisaldab struktuurita ainet, karüoplasmat ehk tuumamahla ja viimases paiknevad tugevasti värvuvat kromatiinsubstantsi ja tuumakest ehk nukleooli.

Rakk on dünaamiline moodustis. Tema suurus, kuju ja ehitus muutuvad erineval määral raku elu- ja töötükli kestel, samuti organismi ontogeneetilise arengu jooksul. Eluavalduste osas on rakkudele omased elusaine kirjeldamisel iseloomustatud protsessid.

Rakkude kuju. Loomsed rakud on väga mitmekesise kujuga, kusjuures erinevad kujuvariandid (nagu erinev suuruski) sõltuvad eeskätt rakkude kuuluvusest teatavasse koesüsteemi. Liigilised erinevused on selles osas vähe või üldse mitte märgatavad.

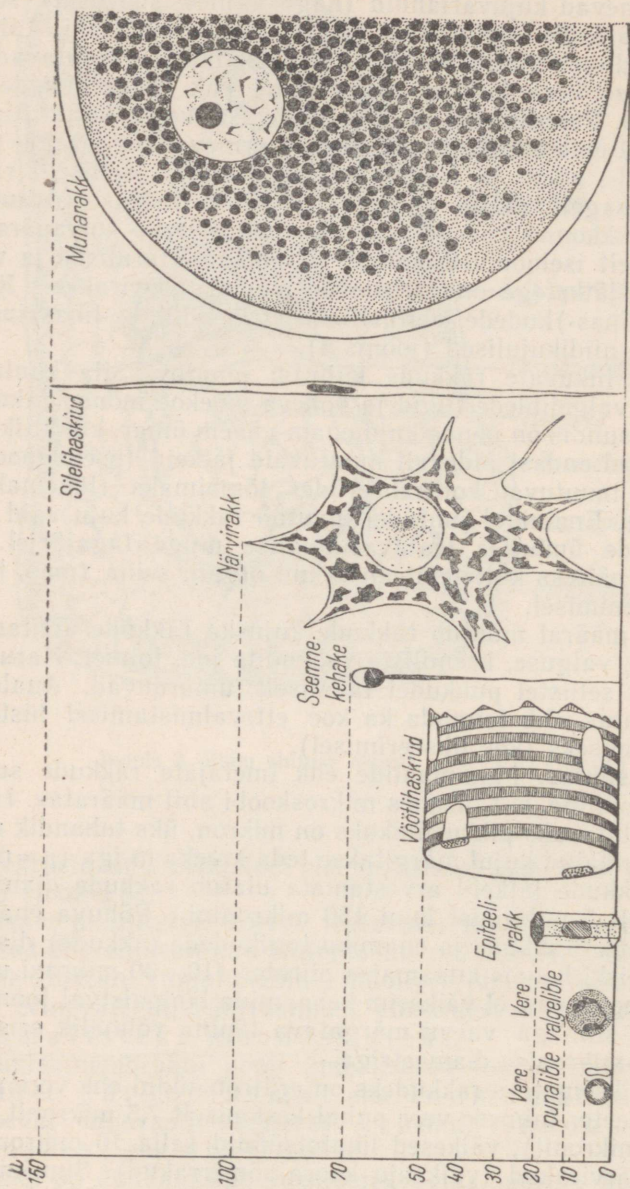
Korrapärase kera kuju on ootsüütidel ehk munarakkudel ja rasvarakkudel. Punaliblel on kaksiknõgusa ketta kuju. Ainsas kihis esinevad epiteelirakud meenutavad erineva kõrgusega prismasid (madal-, kõrg- ja isoprismalised rakud); selliseid rakke nimetatakse sageli (kuigi ebaõigesti) silindrilisteks rakkudeks. Paljud sisekeskkonna kudede rakkudest varustuvad korrapäratute (geomeetriliselt iseloomustamatute) jätketega. Harulised ja väga karaktersete jätketega on varustatud enamik närvirakke. Kont-raktilsete (lihaskude) ehituslikud elemendid — lihaskiud — on käävi- või niidikujulised (joonis 4).

Aktiivselt liikuvate rakkude kuju on muutuv. Siia kuuluvad mitmed vere valgeliblede liigid ja koheva sidekoe mõned rakuvormid. Soikeseisundis on nende kuju enam-vähem ümar, kuid liikudes väljutavad nad endast pidevalt muutuvaid jätked (pseudopood). Silelihaskiud muutuvad kontraheerudes tõmbimaks (lühemaks ja jämedamaks). Enamikul juhtudel muutub rakkude kuju vaid passiivselt, nende ümbruse teatavasünaalse pingega tagajärjel. Nii madalduvad näiteks kate-epiteeli rakud organi seina (mao, kusepõie) väljavenimisel.

Teataval määral muutub rakkude kuju ka rakkude ärritamisel temperatuuri, valguse, keemiliste vahendite jne. toimel. Harulised sidekoerakud sellistel puhkudel tavaliselt ümarduvad. Analoo-giline kujumuutus võib toimuda ka koe ettevalmistamisel histoloogi-liseks uurimiseks (koe fikseerimisel).

Rakkude suurus. Mammaalide ehk imetajate rakkude suurus on mikroskoopiline, s. t. üksnes mikroskoobi abil määratav. Histo-loogias kasutatavaks pikkusühikuks on mikron, üks tuhandik milli-meetrit; lühendatud kujul märgitakse teda kreeka m-iga ($\mu = \text{müü}$). Haruliste rakkude jätked arvestamata ulatub rakkude diameeter maksimaalselt 5 mikronist kuni 150 mikronini. Rõhuva enamiku rakkude (epiteelirakkude ja enamiku tugikudede rakkude) diameeter kõigub siiski hoopis kitsamates piirides (10—30 mikroni ulatuses). Mainime samas, et väiksem keha, mida läbipaistval foonil on varustamata silmaga vaevu märgatava täpina võimalik eristada, on 100—150-mikronise diameetriga.

Kõige väiksemateks rakkudeks on erütrotsüüdid ehk vere puna- libled (diameeter inimese vere puhul keskmiselt 7,5 mikronit, lam-bal vaid 4 mikronit), väikesed lümfotsüüdid (alla 10 mikroni) ja mõningad närvirakud (väikeaju koore sõmerrakud). Suurimateks rakkudeks on täiskasvanud emassugurakud ehk ootsüüdid; nende diameeter on inimesel ja põllumajandusloomadel 120—150 mikro-nit. Suhteliselt väga suured on ka mõningad närvirakkude liigid.



Joonis 4. Loomsete rakkude kuju ja suurus võrdlevalt.

Nii kõigub seljaaju motoorsete ganglionirakkude ja suuraju kooses asetsevate hiidpüramiidrakkude diameeter 100 mikroni läheduses.

Valminud ootsüütide suured mõõtmed seletuvad rebuterakete sisaldusega neis. Samal põhjusel muutuvad lindude munarebud (munarakud ehk ootsüüdid) hoopis makroskoopilisteks. Ka rasvatilgakesega täitunud rasvarakud on mitmekordselt suuremad teistest sidekoerakkudest (diameeter 40—70 mikronit).

Käävjate ja kiudjate rakuliste koe-elementide pikkus on diameetrist tavaliselt mitmekordselt suurem, võrdues silelihasrakkude puhul enamikul juhtudel ligikaudu 100 mikroniga ja ulatudes vöötlihaskiudude puhul üle 10 cm. Olgu samas tähendatud, et vöötlihaskiud ei ole tõelised rakud, sest sümplastiliste moodustistena sisaldavad nad oma plasmamassis kuni sadasid tuumi. Veelgi pikemad võivad olla üksikute närvirakkude jätked (närvikiud). Nii võrdub jäsemete kaugmisi (distaalseid) osi innerveerivate, spinaalganglionides või seljaajus asetsevatest rakkudest väljakasvanud närvikiudude pikkus ligikaudu 1 meetriga.

Üldiselt ei sõltu looma suurus rakkude suurusest, vaid rakkude arvust (mis ulatub kümnetesse või sadadesse miljarditesse) ja rakuvälise substantsi hulgast. Märgatavalt suuremad kui mammaalidel on rakud putukatel ja amfiibidel (kahepaiksetel). Üksnes teatavate närvirakkude ja vöötlihaskiudude suurus sõltub nende kandja suurusest. Nii on vaala skeletilihaskiud mitmekordselt jämedamad hiire vöötlihaskiududest ja veise motoorsed närvirakud on umbes 3 korda suurema diameetriga kui vastavad rakud hiirel.

Rakkude suurus muutub eati; rakud kasvavad organite väljakujunemise ajal ja muutuvad väiksemaks organismi raugastudes. Inimese maksarakud suurenevad näiteks pärast sünni ligi kahekordselt. Emas- (nais-) suguorganites muutub epiteelirakkude suurus koos seksuaal- (menstruaal- või östraal-) tsükli faasidega (joonis 31).

RAKKUDE EHITUS

Põhitsütoplasma

Põhitsütoplasma ehk tsütoplasma põhiaine moodustab raku-substantsi pideva ehk kontinueeriva faasi, mis ümbritseb rakuorganoide ja eriilmelisi rakusisaldisi. Intravitaalselt näib ta tavalises mikroskoobis homogeenena, transparentsena ja mõnevõrra veest tugevamini valgust murdvana. Ka pimefoonimikroskoobis näib põhitsütoplasma optiliselt tühjana; (kui aga toimida temasse mõningate kahjustavate agensitega (hape, kuumus jt.), siis muutub ta nähtavaks helenduva käsnja massina.)

Põhitsütoplasma on vaadeldav erilaadse hüdrogeelina, mis ühtedes paikades ja teatavatel momentidel võib olla väga jäik, peaaegu viskoosne, nagu tõeline geel, teisel või teisel momendil

nagu tavaline vedelik; seejuures võib üleminek ühest agregatsioonist teise toimuda väga kiiresti ja reversiibly. Põhitsuotoplasma on vedelam noortes rakkudes ja ta viskoossus kasvab koos eaga. Samuti muutub viskoossus (mis on vee omast tavaliselt 4 korda suurem) seoses raku talitlusega sõltuvalt temperatuurist, pH-st jt. teguritest.

Põhitsuotoplasma on teatav elastsus, mis ilmneb rakuorganoidide või tuuma endise asukoha taastumises pärast seda, kui neid on mikrodisspektori nõela varal oma asukohalt kõrvale nihutatud. Ka elastsus on erinev raku eri osades ja eri aegadel. Suur on põhitsuotoplasma imbibitsiooni- ehk veesidumisvõime, mis muutub koos intratsellulaarse pH muutumisega.

Tsuotoplasma pH kõigub 7 (neutraalsuse) läheduses. Tema konstantsus säilitatakse puhversüsteemide abil, mis seovad liigsed H või OH ionid.

Keemiliselt koosneb tsuotoplasma peamiselt holoproteiididest koos vähesel hulgal ribonukleoproteiididega, lipoididest (peamiselt fosfatiididest), ensüümidest ja veest. Orgaanilist ainet on temas keskmiselt 30%, sellest keskmiselt pool proteiide ja teine pool lipoide.

Pärast raku surma seob tsuotoplasma enesega happelisi aniliinvärve (ta on atsidoofiilne).

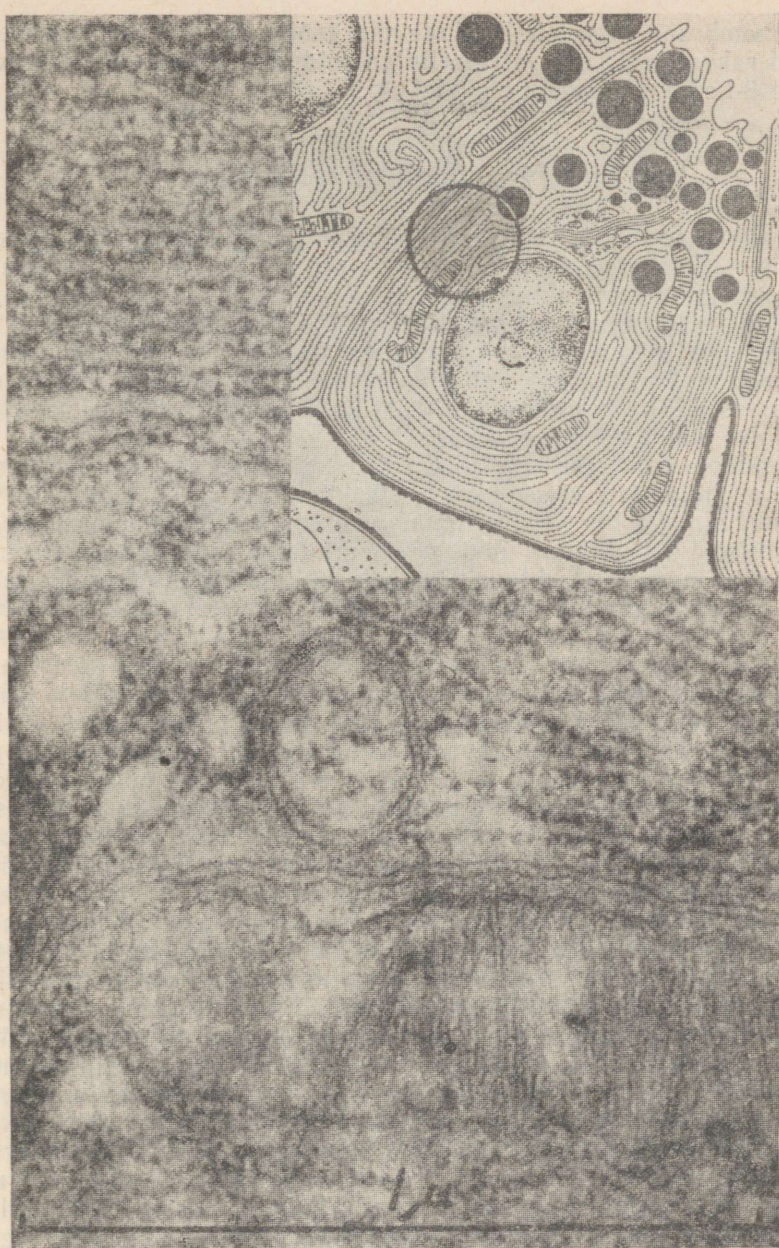
Tsuotoplasma tekib alati pre-eksisteerivast raku tsuotoplasma selle kasvu teel.

Tsuotoplasma on enamikkude elusaine reaktsioonide asupaigaks. Mitmesugused assimilatoorsed ja lagundusprotsessid tekivad siin eeskätt piirialadel, mis eraldavad põhitsuotoplasmat kas väliskeskkonnast, tuumast, kondriosoomidest, vakuoolidest või teistest tsuotoplasmasisestest struktuuridest.

Paljude rakkude puhul esinevad tsuotoplasma põhiaines karakterseid, umbes 40 Å paksusega kaksikembraanid (tsuotomembraanid), mis piiravad nende vahele jäävaid umbseid, homogeense või peengranuleerunud ainega täitunud pilujaid ruume sügavusega 70—700 Å. Tsuotomembraanide välisküljel asetsevad nurgelise kujuga 130—150 Å diameetriga sõmerad (joonis 5). Tsuotomembraanide poolt piiratud ruumide vahel asetsev tsuotoplasma on kontinueeriv kogu raku keha ulatuses; ta on vahetus kontaktis rakumembraaniga ja sisaldab endas niihästi rakuorganoidide kui ka inklusioone. Tuum aga on kontaktis ühekordse tsuotomembraaniga.

Kirjeldatud tsuotomembraanid kannavad α -tsuotomembraanide nimetust ja neil on tihe seos või sarnasus endoplasmaatiliseks retiikulumiks nimetatava tsuotoplasmasisese struktuuriga.

Tsuotoplasma välispinda katab raku- ehk plasmamembraan. Õhukese (umbes 120 Å) osmofiilse membraanina esineb ta kõikides loomsetes rakkudes. Rakumembraani konsistents on suurem kui tema all asetseval tsuotoplasmaal. Mikronõelaga laseb ta end välja venitada peene niidina. Mõningates rakkudes ulatub



Joonis 5. α -tsütomembraanid pankrease näärmerakus. Suurendus 97 000 korda. (Sjöstrandi ja Hanzoni järgi.)

Joonise alumises osas on näha mitokondri piki lõigatuna. Paremalt ülal — pankrease näärmeraku ultrahituse skeem (näha tuum, α -tsütomembraanid koos nende välispinnal asetsevate sõmeratega, Golgi aparaat, mitokondrid ja sekreedisõmerad).

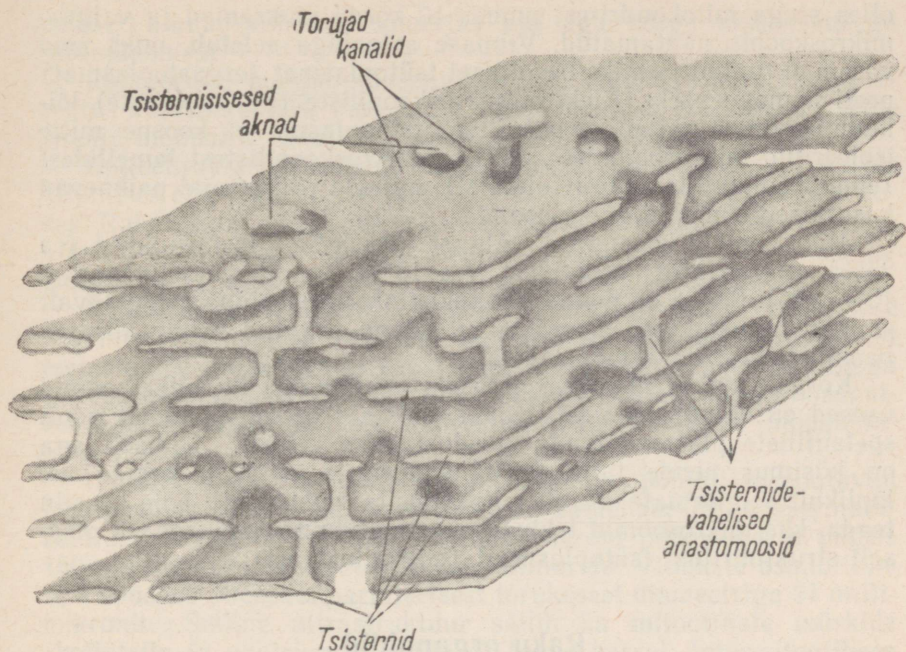
rakumembraan sügavate kurdude näol tsütoplasma sisemusse. Selliseid rakusiseseid ehk intratsellulaarseid membraankurde nimetakse β -t s ü t o m e m b r a n i d e k s (joonis 9).

Endoplasmaatiline retiikulum

Pankrease ja süljenäärmete epiteelis, munarakkudes jm. esineb tsütoplasmasisene basofiilne aine (ergastoplasma) niitjate või lamellaarsete struktuuride (basaallamellide, basaal-filamentide) näol ning närvirakkudes leidub teda Nissli ehk kromidiaalsubstantsi nimetuse all mitmekujuliste känkudena. Erineval määral leidub basofiilset ainet aga ka teistes rakkudes ja lihaskiududes, kuid siin näib ta valgusmikroskoopilise uurimise puhul homogeensena.

Tsütoplasmasisese basofiilse aine elektronmikroskoopiline uurimine on näidanud, et see esineb struktuurilisena ka seal, kus ta valgusmikroskoobis näib homogeensena. Tsütoplasmasiseseid basofiilseid struktuure, mis mitmekujuliste õnesmoodustistena ehk vakuolaarsete struktuuridena esinevad kõikides loomsetes rakkudes peale küpsenud erütrotsüütide, iseloomustatakse tänapäeval endoplasmaatilise ehk ergastoplasmaatilise retiikulumi nimetuse all. Endoplasmaatilise võrgu põhistruktuurideks on üksteisega anastomoseerunud väärtjad kanalid (diameetriga 180—300 Å), mida piirab 40 Å paksune membraan. Retiikulumi membraanide pinnal asetsevad tihedalt ribonukleiin-happe sõmerad, mis ongi vastava piirkonna basofiilsuse põhjustajaiks. Üldiselt on siinsete kanalite diameeter väga muutuv ja sageli esinevad kanalite teedel ampullaarsed laiendid (läbimõõduga kuni 2500 Å) või t s i s t e r n i d e k s nimetatavad lamedad põied. Üksikasjus erineb ergastoplasmaatilise retiikulumi kuju eri rakkudes kui ka raku talitluse eri staadiumides. Nii näiteks esinevad makrofaagide retiikulumis ülekaalus vesikulaarsed elemendid, parootise atsinuserakkudes ja närvirakkudes aga kihistunud asendiga lametsisternid (joonis 6). Tavalisemalt on retiikulumil tridimensionaalne kuju, harvem on ta kindlas suunas orienteerunud (õhukestes endo- ja mesoteelirakkudes, albuminoossetes näärmerakkudes jm.). Ühes ja samas rakus on ergastoplasmaatilise retiikulumi kuju enam-vähem ühtlane, kuid võib erineda ühe ja sama liigi naaberrakkudes. Viimane asjaolu osutab nende kuju labiilsusele, kuju sõltuvusele raku talitluslikust faasist. Selliste muutuste korral võivad tsisternid akendudes kujuneda võrgustikuks ja vastupidi: kanalite võrgu üksikosade paisumisel ja liitumisel võivad nende kohal tekkida uued tsisternid või ampullid.

Rakusisese membraansüsteemi, endoplasmaatilise retiikulumi kaudu jaguneb põhitsu-toplasma kaheks teineteisest eraldatud (retiikulumisiseseks ja retiikulumiväliseks) faasiks, mis isekeski seostuvad üksnes tuuma naabruses.



Joonis 6. Närvirakkudes (Nissli künkudes) esinev endoplasmaatiline retiikulum ruumiliselt kujutatuna. (P a l a d e'i järgi.)

Ergastoplasmaatilise võrguga on tihedas asendilises ja talitluslikus seoses mitokondrid.

Endoplasmaatiline retiikulum on tuuma ja tsütoplasma vahelise ainevahetuse organ. Ta võimaldab ainete ringlemist sel viisil, et tuumaomased makromolekulaarsed ained, mis lahkuvad tuumast membraani pooride kaudu, kanduvad retiikulumi välispinda mööda põhitsütoplasmasse laiali, lagunevad siin oma ülesannet sooritades ja rändavad lagunenukena retiikulumi sisemuse (õõnsuste) kaudu uuesti tuuma tagasi. Selliselt säilitatakse fosforhappe koos nukleosiidide baasidega nukleiinainete tuumasiseseks taasmoodustumiseks. Suletud membraansüsteemina võtab ta mainitud talitluse kõrval osa spetsiifilisest ioonide vahetusest ning võimaldab tõenäoliselt ka rakusisese erutusprotsessi edasikandmist.

Mikrosoomid

Mikrosoomideks nimetatakse tsütoplasmasiseseid submikroskoopilisi aineosakesi, mis loomsete rakkude tsentrifugeerimisel eralduvad basofiilse fraktsioonina homogeenest hüaloplasmast ehk põhitsütoplasmast. Nende diameeter võrdub vaid 500—1500 Å-ga,

alles seega mitokondritest umbes 10 korda väiksemad ja valgusmikroskoobis nähtamatud. Viimase asjaoluga seletub, miks neid varem ei tuntud ja miks basofiilset tsütoplasmat (ergastoplasmat) peeti homogeenseks. Elektronmikroskoopiliste (ultraõhukeste) lõikude uurimine näitab, et basofiilne tsütoplasma ei koosne mitte isoleeritud mikroosoomidest, vaid submikroskoopilistest lamellidest (endoplasmaatilisest retiikulumist), millede välispinnal paiknevad basofiilsed sõmerad, mikroosoomid.

Mikroosoomid koosnevad valgust (ca 50%), fosfatiididest (ca 25%), P-vabadest lipoididest (ca 13%) ja ribonukleiinhappesest (5 — 9%). Seega on nende ribonukleiinhappesisaldus märgatavalt suurem mitokondrite omast ja sellest on tingitud nende afiinsus baasiliste plasmavärvide suhtes.

Kõrgele nukleiinhappesisaldusele vaatamata on mikroosoomid vaesed ensüümide poolest. Ometi omistatakse neile mõnelt poolt spetsiifiliste plasmavalkude moodustamise võimet. Üldiselt aga on küsimus nende talitluse, tähenduse ja päritolu kohta veel lõplikult selgitamata. Nagu mitokondrite puhul, nii pole ka siin teada, kas mikroosoomid tekivad autoreproduktiooni teel või otsest struktuuritust tsütoplasmast (hüaloplasmast).

Raku organoidid

Rakutsenter

Rakutsenter ehk *tsentrosoom* on tsütoplasmasisene organoid, milles eristatakse keskse paigutusega ümaraid või kepjaid (valgulise koostisega) tihedaid kehakesi — *tsentrioole*, neid isekeskis siduvat niitjat vahemassi — *tsentrodessmoosi*, tsentrioole ümbritsevat erilaadselt diferentseerumata (sisaldistevaba) tihedamat ja heledamat tsütoplasmat — *tsentrosfääri* (mõnede poolt nimetatud ka *tsentrosoomiks*) ning viimast üksikutes rakuliikides (leukotsüütides ja sugurakkudes) ümbritsevat *astrosfääri*.

Tsentrioolid on rakutsentri alatisteks koostisosadeks; nende diameeter kõigub 0,5 mikroni läheduses ja nende tavaline arv on kaks (*diplosoom*). Erandlikult ulatub tsentrioolide arv kümnetesse või isegi sadadesse (näiteks punases luuüdis leiduvates megakarüotsüütides). Sõmerjatest rakusisaldistest on tsentrioolid eristatavad raske lahustuvuse kaudu hapetes, alustes, rasvasolventides ja tugeva värvumise kaudu Heidenhaini raudhematoksüliiniga. Tsentrioolid paljunevad jagunemise teel; oletatakse ka nende otsest teket protoplasmast.

Üksikutel objektidel (pigmentirakkudes) on rakutsenter eristatav ka elavas rakus. Selliste objektide mikrurgiline (mikrokirurgiline) uurimine on näidanud, et tsentrosfäär moodustub koos atraktsioonisfääri kiududega nõrga viskoossusega plasmast (vede-

likust), kiududevaheline sõmerjas ala aga kõrge viskoossusega tsütoplasmast.

Rakutsenter puudub küpsenud munarakkudes ja paljudes vanemates närvirakkudes. Vanemates närvirakkudes asenduvad tsentrioolid mõnikord vääniliste niitjate moodustistega.

Epiteelirakkudes paikneb rakutsenter tavaliselt raku apikaalses (tipmises ehk vaba pinna poolses) osas, mujal aga tuuma naabruses. Rakutsenter nõgustab enda läheduses mõnikord (näiteks monotsüütides) tuuma. Sageli asetseb tsentrosoomi läheduses ka Golgi aparaat ning siia on rikkalikumalt koondunud mitokondreid.

Rakutsenter on tihedasti seotud karüokineesiaegse rakusisese liikumisega; spermatozoidide kujunemisel kasvab kaugmisest tsentrioolist välja spermi saba telgniit. Samuti on tsentrioolidega geneetiliselt (tekkeliselt) seotud liikuvate rakuripsmete basaalkehakesed. Tsentrioolidele omistatakse valgukiudude moodustamise võimet.

Elektronmikroskoopiliste uurimisandmete põhjal meenutavad tsentrioolid (samuti ka ripsepiteeli basaalkehakesed ja spermatozoidide eesmine sõlm) 300—500 millimikroni pikkusega ja umbes 150 millimikroni diameetriga õõnessilindreid. Viimaste osmiofiilne sein koosneb üheksast paralleelsest torukesest diameetriga 21 millimikronit. Selline ultrastruktuur säilib ka mitootiliste mürkide (kolhitsiin ja naatriumkakodülaat) toime korral. Intermitootilises tuumas on tsentrioolidega ühendatud eriline kiudjas moodustis, mida peetakse mitoosi puhul tekkiva akromaatilise käävi algmeks.

Golgi aparaat

Golgi ehk retikulaarne aparaat (Golgi võrk) on hõbedasooladega (AgNO_3) ja osmiumtetroksüüdi (OsO_4) varal impregneeritav (metallilist hõbedat ja osmiumi taandavast ainest koosnev) rakusisene niitide ja põrkade kogumik või võrgustik, mis asetseb diferentseerunud rakkudes kas tuuma ümbritsevalt — perinukleaarset (näiteks närvirakkudes ja ootsüütides) või, mis tavalisem, tuuma ühel küljel (joonised 7 ja 8). Epiteelirakkudes paikneb Golgi aparaat reeglina raku apikaalses ehk tipmises osas. Tema asukoht rakus võib muutuda ka passiivselt (sekreedi kogunemise tagajärjel). Näärmerakkudes on Golgi aparaadil tihe asendiline seos sekreedi tekke ja eritumise suunaga. Kui raku elu kestel muutub nõre tekke paik rakus, siis paigutub ümber ka Golgi võrk. Sellist nähtust kirjeldatakse hambaemali moodustavates rakkudes — enameloplastides. Raku nooruses paikneb retikulaarne aparaat enameloplasti tipmises (allseisvast sidekoest eemal seisvas) osas, kuid hiljem, kui samad rakud hakkavad moodustama emali (emaliprismasid), nihkub aparaat teisele poole rakutuuma. Analoogilist nähtust kirjeldatakse ka neerutorukeste teatavate alaosade (peaosade) rakkudes.



Joonis 7. Perinukleaarne Golgi aparaat närvirakus (näha tumedatest pörkadest koosneva võrguna). Mikrofoto. Suurendus 1700 korda.

(heledad) kanalid. Vastandina kondriosoomidele ei värvu Golgi võrk elavas raku jaanusrohelisega.

Golgi aparraadi kuju muutub raku eluea kestel. Nii on ta noortes munarakkudes ehk ootsüütides võrkjas ja asetseb tuuma naabruses, kuid vanemates ootsüütides jaguneb võrk üksikosadeks, mis asetsevad hajutatult munaraku tsütoplasma (ooplasma) pindmistes kihtides. Väiksema ulatusega muutusi täheldatakse ka teistes rakkudes. Samuti muutub Golgi aparraadi kuju raku talitlusliku tsükli kestel, eriti näärmerakkudes. Pankrease räärmerakkudes kirjeldatakse Golgi aparraadi osalist kadu sekreedi salvestamise faasis ja tema taasmoodustumist sekreedi sõmerate uue laine ilmumise ajal. Mitoosi ajal laguneb Golgi aparraat diktüosoomideks nimetatavateks üksikosadeks, mis mitoosi möödudes uuesti isekeskis liituvad.

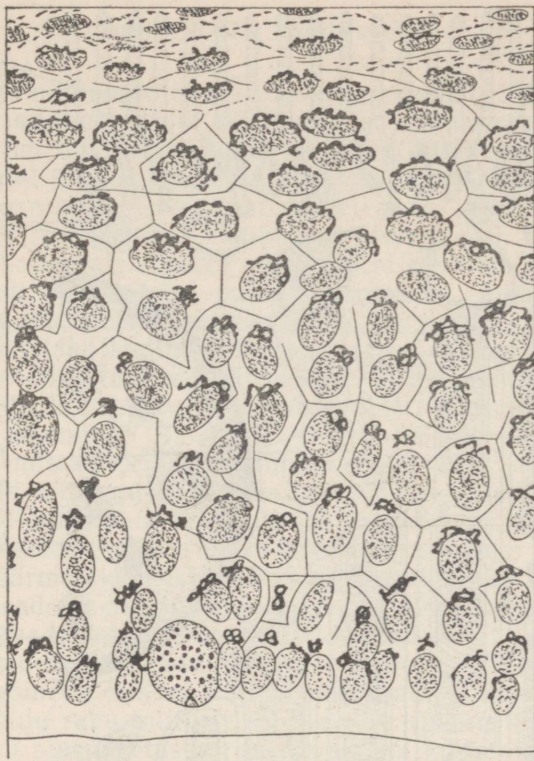
Väga oluliselt sõltub Golgi võrgu kuju ka tema demonstreerimise viisist. Hõbetamise või osmeerimise puhul lahuste kontsentratsiooni või pH muutmisel esineb Golgi võrk hiire soole epiteelirakkudes kord kompaktsete sõmerate, kord kanalite, vakuoolide või isegi kiletaoliste moodustistena.

Elektronmikroskoopiliste uurimiste alusel eristatakse Golgi aparraadi piirkonnas, Golgi tsoonis, Golgi põhiainesse sulundunud osmiofiilseid Golgi ehk vtsütomembraane, erineva suurusega vakuole ja tumedaid sõmeraid. Gammatsütomembraanid esinevad paartiti ja enamasti isekeskis paralleelselt,

Võrgu üksikosad moodustuvad välisest osmiumi taandavast (osmiumhappelahuses mustuvast) lipoidsest osmiofiilsest ja seespoolsest valgulisest (heledamast) osmiofoobsest ainest.

Kõige ilmekamalt esineb Golgi aparraat närvirakkudes, näärmerakkudes ja sooleepiteelis. Noortes embrüonaalsetes (diferentseerumata) rakkudes Golgi aparraat veel puudub. Kanalote rakkudes ilmub näiteks Golgi aparraat esmaselt inkubatsiooni 3.—4. päeval.

Golgi aparraadi valgusmurduvuse läheduse tõttu ümbritseva tsütoplasma murdeindeksile on ta elavas raku raskesti jälgitav, kuigi ta siin esineb. Tavajalise värvimismeetodi puhul nähtuvad tema kohal histoloogilises preparaadis nõrgalt värvuvad

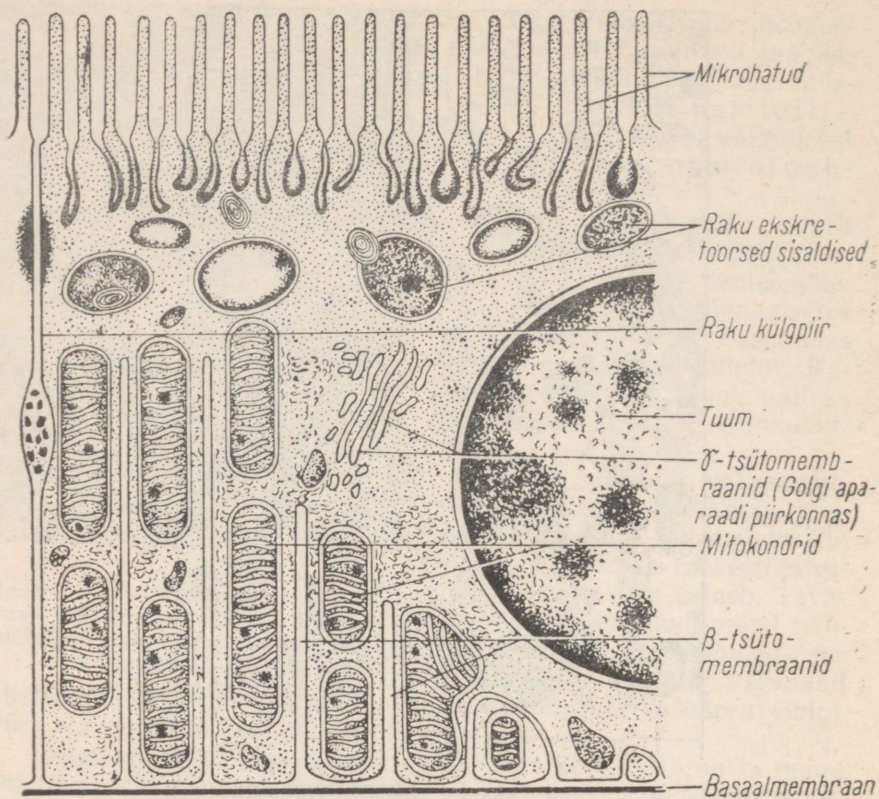


Joonis 8. Golgi aparaat hobuse kornealepiteeli rakkudes. (Deineka järgi ümber joonistatud.)
x — diküüsoomideks lagunenud Golgi aparaat jagunevas rakus.

olles üksteisest eraldatud 50- kuni 200-angströmilise vahemaaga. Vahemaa paarismembraanide vahel on keskmiselt 60 angströmi. Membraanide paare leidub Golgi tsoonis tavaliselt 2—6, mõnikord rohkem (joonis 9). Golgi ehk γ -tsütomembraanid erinevad α -tsütomembraanidest sileda välispinna poolest.

Golgi aparadi oletatavaks funktsiooniks on raku poolt eritavate ainevahetusproduktide koondamine oma pinnale või sisse-
müsse ja nende katmine nende taaslahustumist tõkestava kilega. Tavaliselt on ta C-vitamiini deponeerijaks. On märkimisväärne, et C-vitamiin koguneb kudedes ja rakkudes alati sinna, kus toimuvad intensiivsed sünteetilised ja diferentseerumisprotsessid. Golgi aparadi piirkonnas tekivad ja valmivad sekreedi- ja ekskreeditilgakesed või sõmerad.

Lipokondrid. Lipokondriteks nimetatakse tsütoplasmasiseseid osmiofiilseid sõmerjaid rakuorganoide, mis värvuvad vitaalselt baasiliste rasvas lahustuvate värvidega (näiteks neutraalpuna-



Joonis 9. Neeru väantorukese raku ehituslikud elemendid. (Sjöstrandi ja Rhodini järgi.)

sega), tekivad omasugustest jagunemise või pungumise teel, muudavad oma iseloomu raku töösükli kestel ja rändavad tsentrifugeerimise ajal (vastandina mitokondritele) tsentripetaalselt. Heteropolaarsetes epiteelirakkudes on neil enam-vähem kindel (näärmerakkudes supranukleaarne) asukoht. Mitoosi puhul jaotuvad lipokondrid tütarakkude vahel ligikaudu võrdselt.

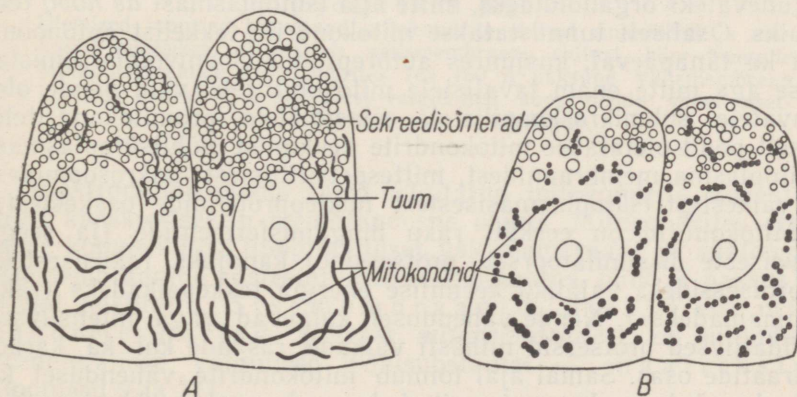
Lipokondritel on tihe geneetiline ja talituslik seos Golgi aparaadiga, mille tõttu nad pole leidnud üldist tunnustamist iseseisvate rakuorganooididena.

Lipokondrite sisemuses saavad alguse sekree- ja ekskreesõmerad. Pankreaseenõre valmistamise puhul lipokondrid suurenevad, jagunevad ja muutuvad mitmetunnilise küpsemise järel proensüümi sõmerateks, kusjuures sõmerate vitaalselt värvuv ja impregneeritav substants nn. Golgi substantsina väljutatakse (joonis 47).

Mitokondrid ehk kondriosoomid

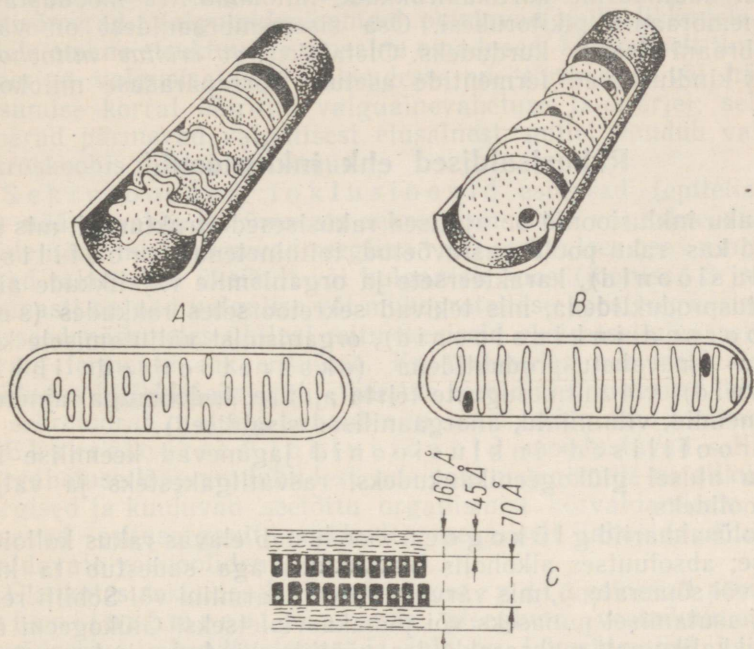
Mitokondrid on lipoproteiidse koostisega (valku ja lipoide sisaldavad) sõmerjad, kepjad või niidikujulised rakuorganoidid, mille diameeter ulatub mikroskoobi lahutusvõime piirilt (0,5 mikronit) kuni 2 mikronini ja mis on faaskontraastse mikroskoobi abil või värvitult jaanusroheline B või daalivioleti varal jälgitavad ka elavates rakkudes (joonis 10): Äädikhapet, sublimate või alkoholi sisaldavates fikseerimislahustes mitokondrid hävivad, kuid muutuvad preparaadi sisestamise puhul kasutatava alkoholi suhtes lahustamatuks siis, kui fikseerimisvedelik (formaliini- või osmiumhappelahus) sisaldab kaaliumbikromaati. Nende kasutatavamaks värvimisviisiks on Altmann-Kulli meetod. Mitokondrite demonstreerimist neis leiduvate ribonukleoproteiidide värvimise teel metüleensinisega võimaldab Šabadaši meetod. Soojendamise puhul 44°-C sulavad mitokondrid fikseerimata materjalis.

Mitokondrid esinevad rakus hajusalt ja enamasti korrapäraselt. Üksnes heteropolaarsetes (epiteeli-) rakkudes koonduvad nad kas raku apikaalsesse ossa (resorbeerivates rakkudes) või basaalsetesse ossa (näärmerakkudes). Mõnel puhul (süljenäärmete viimasüsteemi juttosade ja nefroni peosade epiteelirakkude basaalsetes osades) asetsevad nad orienteerituna (paralleelselt raku pikiteljega), põhjustades rakusisese ehituse jutilisust. Ühes ja samas rakus võivad esineda erineva kujuga mitokondrid. Samuti muutub mitokondrite kuju raku talitluse eri faasides (joonis 47) ja ka häirete puhul raku ainevahetuses (uuritava raku jahtumise, hapnikuvaeguse, osmootse rõhu muutumise, hangitava materjali pigistuse jne. tagajärjel). Samuti on erinev mitokondrite üksikasjalisem koostis, mis muutub koos nende kuju muutumisega, raku arenemis-



Joonis 10. Mitokondrid valge hiire pankreasest, elusaina jaanusrohelisega värvitud (Gerschi järgi): A — niitjad mitokondrid sekreeti deponeerivatest nälgiva hiire rakkudest; B — sõmerjad ja ketjad mitokondrid 3 tundi peale sekreeti väljutamist.

ja peenemad. Muutunud on kasvajais ka mitokondrite fermentatiivne koosseis ning fermentide hulk. Maksarakkude rasvastumise puhul mitokondrid ümarduvad, nende rasvasisaldus tõuseb ning nende fermentatiivne aktiivsus muutub.



Joonis 11. Mitokondrite oletatav ultrahitus sisemembraanide (*cristae mitochondriales*) korrapäratu (A) ja regulaarse kuju (B) puhul. (Sjöstrandi järgi.)

Ülemised joonised kujutavad mitokondrite ehitust ruumiliselt ja alumised pikilõikes. C näitab välismembraani ehitust hiire neerude kutikulaarrakkude mitokondrites (ca 160 Å paksune välismembraan koosneb kahest 45 Å paksusest valgukihist koos nende vahel asetseva 70 Å paksuse lipiidkihiga).

Elektronmikroskoobi varal selgitatud mitokondrite ultrastruktuuri karakteriseerib membranoosne ehitus. Mitokondrites eristatakse kolmekihilist lipoproteiidset välismembraani ja analoogilist sisemembraanide süsteemi; viimaste paigutus, hulk ja paksus erinevad koeliigiti. Sisemembraanid, diskid ehk mitokondrite harjad (*cristae mitochondriales*) on sulundunud peeneteralisse valgulisse põhisubstantsi — maatriksisse (joonised 9 ja 11).

Välismembraan, mille kogupaksus hiire neerude kutikulaarrakkudes võrdub 160 Å-ga, koosneb kahest tumedamast osmiofiilsest valgukihist (kumbki paksusega 45 Å) ja keskmisest (nende vahele jäävast heledamast) osmiofoobsest lipoidkihist paksusega 70 Å.

Analoogiline kihistus esineb ka sisemembraanides. Sisemembraanide paigutus on mitmesugune; paljudes rakkudes asetsevad nad transversaalselt mitokondri pikiteljega, teistes aga piki mitokondrit. Hiire kollaskeha, siseteeke, munandite interstitsiaalrakkude ja suprarenaalnäärme kortikaalrakkude mitokondrites moodustavad sisemembraanid pikitoruksi. Osa sisemembraanidest on välismembraani siselehe kurdudeks. Oletatakse, et *cristae mitochondriales* kindlustavad fermentide asetuse korrapärasuse mitokondrites.

Rakusisaldised ehk inklusioonid

Raku inklusioonid on ajutised rakusisesed struktuurid, mis esinevad kas raku poolt vastuvõetud toitainetena (troofilised inklusioonid), karaktersete ja organismile vajalikkude ainevahetusproduktidena, mis tekivad sekretoorsetes rakkudes (sekretoorsed inklusioonid), organismist väljutamisele kuuluvate ainevahetusproduktidena (ekskretoorsed inklusioonid) või mitmesuguste teiste ajutise iseloomuga ainetena (pigmentid, vitamiinid, anorgaanilised sisaldised).

Troofilised inklusioonid jagunevad keemilise iseloomu alusel glükogeenikänkudeks, rasvatilgakesteks ja valguvakuolideks.

Polüsahhariid glükogeen moodustab elavas raku kolloidse lahuse; absoluutses alkoholis fikseerituna aga sadestub ta kändude või sõmeratena, mis värvuvad Besti karmiini või Schiffi reaktiiviga kasutamisel punaseks või punakasvioletseks. Glükogeeni esineb rikkalikumalt maksarakkudes, vöötlihaskiududes ja ka mootorsetes närvirakkudes. Glükogeen on raku oluliseks energiaallikaks. Üldiselt on tema varud kogu organismis väikesed, kuid nad uuenduvad pidevalt.

Rasvad esinevad loomsetes rakkudes ulatusliku varuainena, kusjuures osa sidekoerakke on rasvarakkudena eriliselt spetsialiseerunud neutraalse rasva säilitamiseks. Rasvasisaldiste demonstreerimisel välditakse rasvalahustite (alkohol, bensool, ksülool) kasutamist preparaadi valmistamisel. Rasvasisaldised mustuvad osmiumtetroksüüdi kasutamisel ja värvuvad punaseks või oranžiks sudaan III ja sarlakpunase kasutamise puhul värvainena. Maskeerituna püsivad histoloogilise demonstratsiooni puhul vaid need rasvained, mis on valkudega keemiliselt seotud (maskeeritud ehk rakurasv). Ainevahetuse teatavate häirete puhul vabaneb rasv lipoproteiidühenditest (rasvastuse ehk rasvdüstroofia puhul) ja muutub siis värvuvaks. Rasvarakkudes täidab üks rasvatilk kogu raku; närvikiude ümbritsevad gliosse päritoluga Schwanni rakud produtseerivad müeliiniks nimetatud substantsi, mis, koosnedes erinevatest lipoididest ja valkudest, ümbritseb pideva tupena teatavaid närvikiude. Maksarakkudes ja suprarenaalnäärme koore rakkudes esineb rasv erineva suurusega tilgakestena.

Valgusisaldised esinevad rebusõmerate näol munarakkudes ja noortes embrüonaalsetes rakkudes, korrapäratute künkadena maksarakkudes ja erineva suurusega sõmeratena paljudes teistes rakkudes. Ka fagotsüteeritud rakurusud ja bakterid koosnevad peamiselt valgust. Valgulise koostisega on ka paljud sekreedisõmerad. Valguinklusioonidel puuduvad ehituslikkudele valkudele omane struktuur ja elusaine omadused. Hulgaliselt ilmuvad sõmerjad valgusisaldised rakkudesse nn. sõmeralise või häguse paisumise korral häiritud valguainevahetuse tagajärjel; sellised sõmerad pärinevad valgulisest elusainest, millel puudub valgusmikroskoobis nähtav struktuur.

Sekretoorsed inklusioonid esinevad (epiteliaalsetes) näärmerakkudes ümarate sekreedisõmerate või sekreedivakuoolide näol, mis paiknevad reeglina raku apikaalses osas ning lahkuvad rakust kas üksikult või hulganisti koos (joonised 3 ja 10). Enamasti on nad valgulise või mukoproteiidse koostisega, sisaldades seedenäärmetes ühtlasi mitmekesiseid ekstratsellulaarselt toimivaid fermente ehk ensüüme. Ka teatavates närvirakkudes ja -kiududes kirjeldatakse sekretoorsete sisaldiste esinemist, kusjuures sekretoorne protsess kannab siin neurokriinia nimetust.

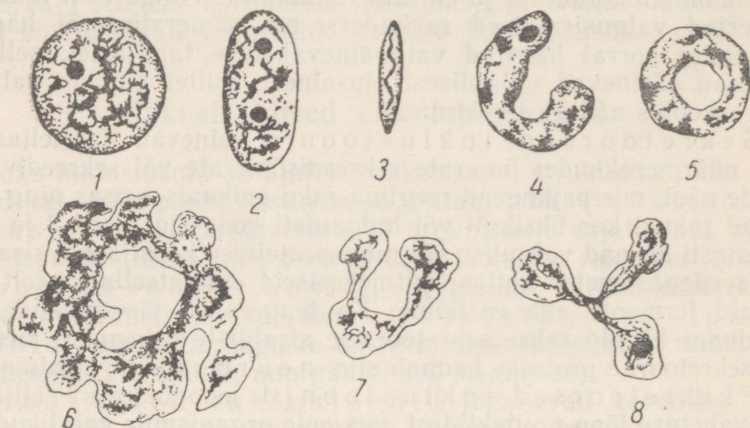
Ekskretoorsed inklusioonid moodustuvad sellistest ainevahetuse lõpp-produktidest, mis pole organismile vajalikud, on mürgised ja kuuluvad seetõttu organismist kõrvaldamisele. Nad esinevad eritusorganite rakkudes peamiselt lahustunud aineid sisaldavate vakuoolidena.

Üksikutes rakkudes leiduvad pigmendid esinevad pruunide melaniinsõmeratena, mis pleegivad vesinikülihapendi (oksüdeeriva vahendi) toimel ja mis on lahustumatud hapetes, alustes ja rasvasolventides; kollakaspruuni värvusega lipofusstiiniiterakestena (rakupigmentina), mis, olles lahustumatud hapetes ja alustes, lahustuvad osaliselt rasvalahustites ja värvuvad rasvavärvidega (sudaan III); rauda sisaldavate kollaste või punaste hemosideriinkünkadena või tilgakestena, mis hapendajates ei pleegi ja mille identifikatsiooniks kasutatakse berliini sinise reaktsiooni; ning kollakaspruunide või punakate kristallide ja terakestena leiduva rauavaba hematoidiini, mis lahustub hapetes ja hävib alustes.

RAKUTUUM

Välja arvatud imetajate erütrotsüüdid ja silmaläätse kiud, on kõik rakud varustatud tuumaga (*nucleus, karyon*). Ka nimetatud moodustistes esineb tuum nende nooruses. Harilikult esineb rakkudes üksainus tuum, märksa harvemini leidub kahetuumalisi rakke (näiteks maksarakkude hulgas) ja veelgi erandlikum on mitme tuuma leid ühesainsas rakus (näiteks luuüdi polükarüotsüütides).

Väga erinevad on tuuma kuju ja paigutus rakus. Eristatakse tuuma tsentraalset, perifeerset või (heteropolaarsete epiteelirakkude puhul) basaalset asendit ning tuuma ümarat (kerajät), ovaalset, käävjat, kepjät, hobuserauataolist, rõngasjat või korrapäratute piirjoontega (kortsunud) tuuma kuju (joonis 12).



Joonis 12. Rakutuumade kujuvariandid. (Nemilovi järgi.)
 1 — kerajas, 2 — ovaalne, 3 — käävjas, 4 — hobuserauataoline,
 5 — rõngasjas, 6 — korrapäratult rõngasjas, 7 — hobuseraudsagaraline, 8 — kolmesagaraline tuum.

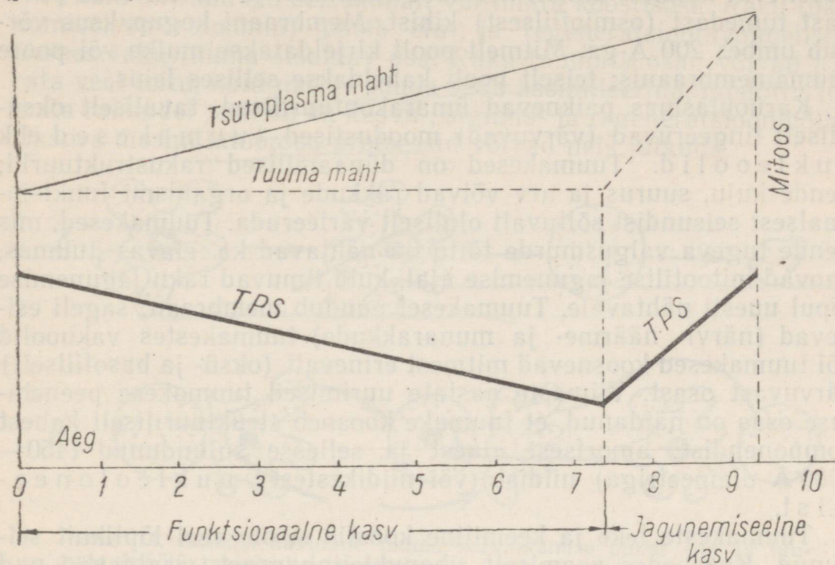
Teatavates rakkudes (näiteks leukotsüütides) koosneb tuum mitmest sagarast (isekeskis sissenõrduvad või niitjate vaheosade kaudu seostunud alaosast). Ovaalsed ja eriti kepjad tuumad leiduvad peamiselt piklikkudes rakkudes (kõrgprismalistes epiteelirakkudes, silelihaskiududes jne.).

Kujulisest seosest tihedam on tuuma ja rakukeha suuruse vahetegur. Raku igale liigile, vanuseastmele ja füsioloogilisele seisundile on omane enam-vähem karakterne tuumaplasma ruumalane vahetegur (tuumaplasma suhe). Teatavas rakuliigis sõltub tuuma suurus omakorda kromosoomide arvust. Nn. polüploidisuse puhul, mil kromosoomide arv tavalise garnituuriga võrreldes on 2—3 korda suurem, kasvab paralleelselt ka rakutuuma ja rakukeha suurus.

Teataval määral muutub tuuma suurus ka ööpäeva jooksul, sekretsioonitsükli kestel (näärmerakkudes), kastratsiooni järel, testosterooni süstimise tagajärjel jne.

Tuumaplasma suhe (TPS) muutub vastavalt raku eale ja füsioloogilisele seisundile. Noores rakus on TPS kõrge, s. o. tuum on tsütoplasmaga võrreldes suur, kuid raku diferentseerumise puhul kasvab tuum tsütoplasmast aeglasemalt, mille tagajär-

jel TPS langeb. TPS on kõige väiksem täiskasvanud rakkudes. Raku jagunemise eel suureneb uuesti tuuma maht ja seega ka TPS (joonis 13).



Joonis 13. Tuumaplasma ruumalase suhte (TPS) muutumine raku kasvu kestel ja mitoosi eel. (Obré järgi.)

Tuumastruktuur. Tuum koosneb teda tsütoplasma poolt piiravast (tuuma ümbritsevast) tuumamembraanist, homogeenisest tuuma- ehk karüoplasmast (tuumamahlast), basofiilselt tingeruvast aineist — kromatiinist — ja ümmargusest moodustisest — tuumakestest ehk nukleoolist. Fikseeritud tuumas lisandub loetletuile nõrgalt värvuv (akromaatiline) tuumavõrk.

Üksikasjus muutub tuuma struktuur vastavalt sellele, kas rakk on puhkefaasis (intermitootiline tuum) või mitootilisel teel jagunev.

Puhkav tuum on suurema valgusmurdevõime tõttu ümbrusest eristatav ka elavas rakus, kuigi ta siin näib (välja arvatud tuumakest) optiliselt tühjana (struktuurita). Pimefooni mikroskoobis on tuum mõnevõrra opalestseeriv, mis osutab tema kolloidsu- sele.

Tuumastruktuur väljast väga õhuke viskoosne tuumamembraan; kui viimast mikronõela varal välja venitada, säilib tuuma deformeerunud kuju mõningate minutite kestel. Analoogiliselt nukleihinappevabale karüoplasmale on ka tuumamembraan akromaatiline. Neutraalses formaliinis fikseerituna on tuumamembraanil selge piir vaid tsütoplasma poolt, karüoplasma ülemineku aga toimub aegamööda. Osmiumhappes fikseerituna näib tuumamemb-

raan mõlemalt poolt teravalt kottureerituna. Elektronmikroskoopilisel uurimisel kasutatavates ultraõhukestes lõikudes näib ta koosnevat kolmest kihist: heledast keskkihist ja kahest seda piiravast tumedast (osmiofiilsest) kihist. Membraani kogupaksus võrdub umbes 200 Å-ga. Mitmelt poolt kirjeldatakse mulke või poore tuumamembraanis; teiselt poolt kaheldakse sellises leius.

Karüoplasmas paiknevad ümarakontuurilised, tavaliselt oksüfiilselt tingeeruvad (värvuvad) moodustised, t u m a k e s e d ehk nukleoolid. Tuumakesed on dūnaamilised rakustruktuurid; nende kuju, suurus ja arv võivad rakkude ja organismi funktsionaalsest seisundist sõltuvalt oluliselt varieeruda. Tuumakesed, mis nende tugeva valgusmurde tõttu on nähtavad ka elavas tuumas, kaovad mitootilise jagunemise ajal, kuid ilmuvad raku jagunemise lõpul uuesti nähtavale. Tuumakesel puudub membraan; sageli esinevad (närv-, näärme- ja munarakkude) tuumakeses vakuoolid või tuumakesed koosnevad mitmest erinevalt (oksü- ja basofiilselt) värvuvast osast. Viimaste aastate uurimised tuumakese peenehituse osas on näidanud, et tuumake koosneb struktuuriliselt kahest komponendist: amorfses aines ja sellesse sulundunud (450—2000 Å diameetriga) niidist (või niidikestest), n u k l e o l o n e e m i s t.

Tuumakeste teke ja keemiline koostis ei ole veel lõplikult selgunud. Koosnedes peamiselt ribonukleiinhappest, sisaldavad nad aga ka valgu sünteesi seisukohalt olulist desoksüribonukleiinhapet, ning mitmelt poolt peetakse neid tekkinuiks teatavatest kromosoomidest või kromosoomide teatavatest osadest. Tuumakeste fermentiderikkus osutab nende kõrgele aktiivsusele ainevahetuses. Oletatavasti sünteesitakse siin mitmekesise koostisega valkaineid, millest osa läheb submikroskoopiliste sõmeratena üle tuumasse ja viimase kaudu tsütoplasmasse.

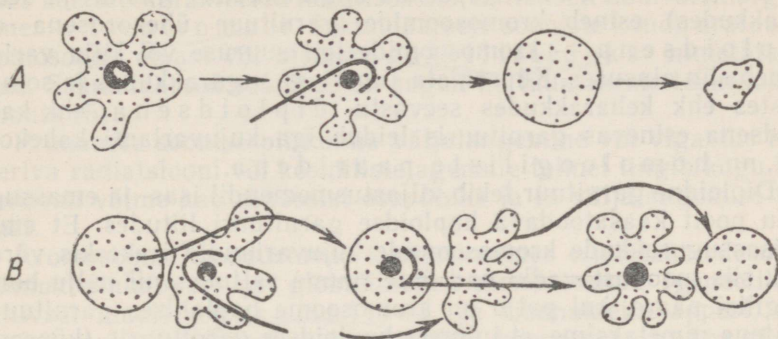
Fikseeritud ja värvitud preparaadis muutub tuum selgesti struktuuriliseks. Nõrgalt tingeeruva tuumamembraani ja karüoplasmast sadestunud akromatiin- ehk liniinvõrgu ja tugevasti värvuva tuumakese kõrval on siin selgesti märgatav basofiilselt tingeeruv aine — k r o m a t i i n. Akromatiin esineb tuumas võrgustunud niidistikuna, kuna kromatiin on hulgalisemalt koondunud vaid võrgustiku sõlmedesse, kus ta moodustab k r o m o t s e n t r e i d. Harvemini esineb kromatiinvõrgustik kromotsentriteta (niidistik on kogu võrgustiku ulatuses ühesuguse jämedusega).

Kromatiin koosneb umbes 96% nukleoproteiididest koos proteiididega ja fosfatiididega. Tuum on eriti rikas desoksüribonukleoproteiidide poolest. Desoksüribonukleiinhape moodustab kogu tuuma kuivainest ligikaudu ühe neljandiku, ribonukleiinhapped aga vaid ca 3% kuivainest. Tuum on rikas fermentide ja vitamiinide poolest.

Tuum tekib vaid pre-eksisteerinud tuumast kas selle jagunemise või (viljastusprotsessi korral) kahe tuuma liitumise teel. Tuum on liikumatu moodustis. Ta võib ümber paigutada või kujult muuta ainult passiivselt (näiteks nõre kuhjumise puhul näärme-

rakus). Üksnes viljastumise korral täheldatakse tuumade (pronukleuste) aktiivset liikumist üksteise suunas.

Tuum on raku elu seisukohalt vältimatu koostisosa. Raku tükeldamisel (merotoomia) püsib elu- ja regeneratsioonivõimelisea üksnes raku tuuma sisaldav osa. Raku tuumata osad võivad häarata veel toitu, kuid nad ei suuda seda assimileerida, mistõttu tuumata rakkudel puudub ka kasvu-, sigimis- ja regeneratsioonivõime. Üksnes dissimilatoorsed protsessid võivad neis jätkuda.



Joonis 14. Amööbi hävimine tuuma kõrvaldamise puhul (A) ja tuumata amööbi taaselustumine uue tuuma implanteerimise tagajärjel (B).

Tuumata rakk hävib paratamatult lühikese (päevi või väheseid nädalaid kestva) aja jooksul. Sama kehtib ka imetajate erütrotsüütide kohta, sest nad kaotavad füsioloogiliselt oma tuuma enne verre pääsemist. Närviraku tuumata jätke allub tema läbilõikamise (rakust eemaldamise) korral väheste päevade kestel nn. Walleri degeneratsioonile, mille tagajärjel närvikiud asendub erutusjuhtvõimet mitteomava tsütoplasmaalse vädiga — Büngneri kiuga. Amööbid, kellel on mikrurgilisel teel tuum kõrvaldatakse, lakkavad liikumast ja hävivad mõne nädala kestel. Tuuma reimplantatsiooniga teisest amööbist taastub aga katseamööbi aktiivsus uuesti (joonis 14).

Oletatakse, et tuum valmistab ribonukleiinhappeid, mis tsütoplasmasse üleminekul kujundavad tsütoplasma proteiide sünteesivaid mikroosome, võtavad osa fermentide valmistamisest jne.

Peamiselt kromosoomide näol on tuumal väga oluline osatähtsus pärilike omaduste edasiandmisel.

Kromosoomid

Kromosoomideks nimetatakse kromatiinainest koosnevaid tuuma pooltahkeid elastseid struktuurseid elemente, mille liigiti erinev kuju, suurus ja arv on kõige selgemini fikseeritavad raku

mitootilise jagunemise (karüokineesi) ajal. Nende mitoosi ajal fikseeritav pikkus ulatub mikroni mürdosadest üle 20 mikroni (tavalisemalt 2—6 mikronini), kusjuures kujus sarnanevad nad kepiga, hobuserauaga, sõmeraga jne. Nende arv, kuju ja suurus on organismi kõikides rakkudes ühe ja sama liigi piirides enamasti võrdne ja ühtlasi liigispetsiifiline (liigiti erinev). Kromosoomide liigiliste tunnuste kogumit nimetatakse **k a r ü o t ü ü b i k s**.

Ühe tuuma kromosoomide kogum moodustab **k r o m o s o o m i d e g a r n i t u u r i**. Küpsenud sugurakkudes (muna- ja seemnerakkudes) esineb kromosoomide garnituur ühekordsena ehk **h a p l o i d s e n a** — kromosoomide iga suuruse või kuju variant esineb siin ainsuses. Küpsemata (noortes) sugurakkudes ja somaatilistes ehk keharakkudes seevastu **d i p l o i d s e n a** ehk kahekordsena esinevas garnituuris leidub iga kujuvarianti kahekordselt, nn. **h o m o l o o g i l i s t e p a a r i d e n a**.

Diploidne garnituur tekib viljastusmomendil isas- ja emassuguraku poolt kaasatoodava haploidse garnituuri liitudes. Et emas- ja isassugurakkude kromosoomide kujuvariantid isekeskis võrduvad, siis moodustavadki nad ühte tuuma sattudes nii palju homoloogilisi paare, kui palju on kromosoomide haploidses garnituuris. Näitena nimetaksime, et inimese haploidses garnituuris (küpsenud sugurakkudes) on kromosoomide 23, diploidses garnituuris aga sama palju homoloogilisi paare (kokku 46 kromosoomi). Seega kuulub üks komponent homoloogilisest paarist isale, teine pärineb emapoolsest sugurakust.

Ainult üks kromosoomide kujuvariant jääb nn. heterogameetse (kõrgematel loomadel isase) sugupoole diploidses garnituuris partnerita. Vastandina tavalistele kromosoomidele ehk **a u t o s o o m i d e l e** nimetatakse selliseid kromosoomide sugukromosoomideks ehk **h e t e r o k r o m o s o o m i d e k s**. Sugukromosoomi, mis esineb mõlema sugupoole rakkudes, nimetatakse **X - k r o m o s o o m i k s**, ja teist, mis esineb üksnes ühes sugupooles (kõrgemate loomade puhul isasloomadel), **Y - k r o m o s o o m i k s**. X-kromosoomil võib mõnes loomaliigis (isasloomadel) partner hoopis puududa, mida märgitakse O-ga. Kõrgemate emasloomade ja naise keharakkudes ning noortes sugurakkudes esinevad sugukromosoomid kahe X-kromosoomi näol. Seega esinevad sugukromosoomid isasloomade haploidses garnituuris XY või XO ja emasloomadel XX kujul.

Kromosoomide ehitus muutub raku elutsükli kestel. Mitoosi ajal on (mitootilistes) kromosoomides eristatavad järgmised koostisosad: kromosoomi teljes asetseb (spiraalne) niit — **k r o m o n e e m** — koos viimase teel paiknevate erineva suuruse, kuju ja keemilise koostisega jämendite ehk sõlmekestega — **k r o m o m e e r i d e g a**. Kromoneem koosneb omakorda paljudest (üksikutes liikides kuni üle 1000) elementaarsetest kromosoominiitidest jämedusega 200 Å. Sõlmelist kromoneemi katab väljast homogeenne aine — **m a t t r i k s**. Juhul, kui kromoneem on pikipooldunud ja kui kumbki kro-

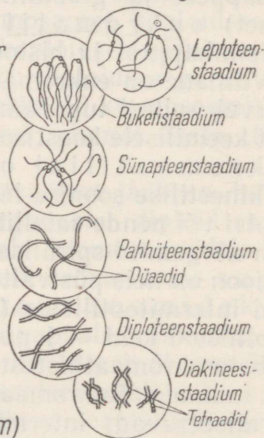
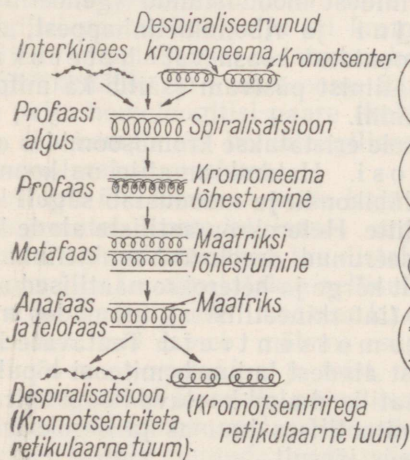
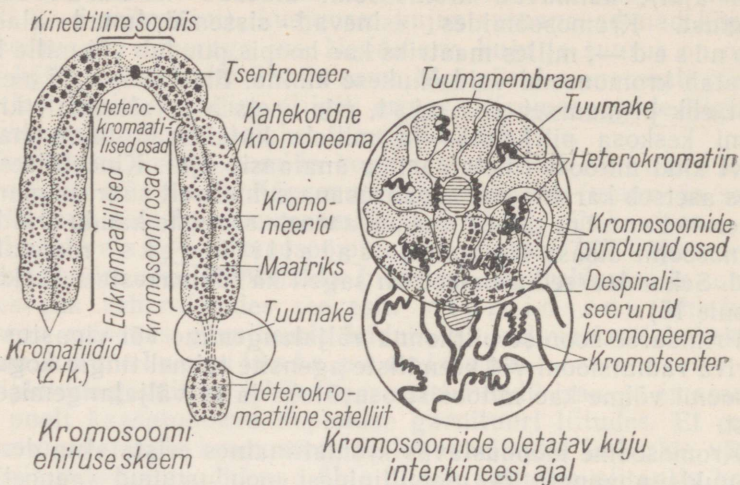
moneemi pool on iseseisva maatriksiga (profaasi lõpul ja metafaasi ajal), kannavad kromosoomi alaosa kromatiidide nimetust. Kromosoomides esinevad sissenõrdunud alad — soonised —, milles maatriks kas hoopis puudub või mille kohal ta katab kromoneemi vaid õhukese kihina. Eristatakse kineetilist ehk primaarset soonist, mis asetseb tavalisemalt kromosoomi keskosa piirkonnas ja millele kinnituvad akromaatilise käävi kiud mitoosi (metafaasi ja anafaasi) ajal. Kineetilises soonises asetseb karakterse koostisosana suhteliselt suur ümmargune sõmer — tsentromeer. Sekundaarse te sooniste kaudu eralduvad kromosoomi otsast või otstest satelliitideks nimetatavad osad. Sekundaarsed soonised on sageli ka tuumakeste tekkekohaks (joonis 15).

Primaarse soonise piirkonna väljalangemine või vigastus ioniseeriva radiatsiooni või keemiliste agensite toimel tingib kogu kromosoomi võime kao mitoosist osavõtuks ja ta väljalangemise tuumast.

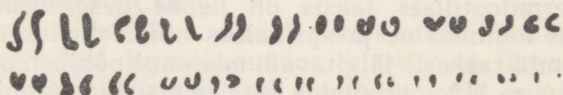
Kromosoomi moodustavas kromatiinaines eristatakse desoksüribonukleiinhappest ja globuliinidest moodustunud (geneetiliselt aktiivset ainet) eukromatiini ja ribonukleiinhappest, desoksüribonukleiinhappest ja histoonidest koosnevat heterokromatiini. Viimane on eukromatiinist püsivam (säilib ka mitoosi lõpul) ja värvub sellest tugevamini.

Vastavalt keemilisele koostisele eristatakse kromosoomides e- ja heterokromaatilisi osi. Heterokromatiin on koondunud eeskätt kineetilise soonise lähikonda ja moodustab sageli kromosoomide otsi või nende satelliite. Heterokromaatiliste alade kromoneemid on nõrgemini spiraliseerunud, desoksüribonukleiinhappe kontsentratsioon on neis püsival kõrge ja heterokromaatilised alad moodustavad intermitootilistes (interkineetilistes) tuumades massiivseid basofiilseid kehi — kromotsentreid. Teatavate kromosoomide heterokromaatilistest aladest kujuneb mitoosi lõpul ka nukleool ehk tuumake. Eukromaatilised alad kaotavad oma spiraalsuse (despiraliseeruvad) intermitootilises tuumas ja desoksüribonukleiinhappesisaldus langeb neis järsult.

Koos kromosoomide arengutsükliga muudavad kromosoomid tervikuna oma desoksüribonukleiinhappesisaldust ja vastavalt viimase hulga esinevad nad kas spiraliseerununa või despiraliseerununa. Intermitootilises faasis on nende desoksüribonukleiinhappesisaldus minimaalne ja spiraalsus nõrk. Selles staadiumis on kromosoomid raskesti jälgitavad, mis ongi põhjustanud kromosoomide pidevuse (kromosoomide persistentuse teooria) eitamist. Sigimisfaasi üleminekul kromoneemid spiraliseeruvad ja moodustuv desoksüribonukleiinhape katab (ning maskeerib) neid maatriksina. Samal ajal väheneb tuumakeses ribonukleiinhappesisaldus ja kaob siit lõpuks hoopis. Mitoosi lõpufaasides toimub kromosoomide despiraliseerumine koos desoksüribonukleiinhape vähenemisega ja tuumakese taasilmumisega. Ühenduses sellega kaob kromosoo-



Kromosoomide kuju muutused somaatilistes rakkudes Kromosoomide kuju muutused sugurakkudes



Inimese kromosoomid homologiliste paaridena reastatult

Joonis 15. Kromosoomide ehituse, kuju ja tsükliliste muutuste skemaatiline iseloomustus. (Erinevate allikate põhjal koostatud skeem.)

mide maatriksi ning järele jääv kromoneem, mis säilitab enamikus osades vaid nõrga spiraalsuse, põimub läbi teiste kromosoomide kromoneemidega intermitootilise tuuma võrguks. Üksnes kromotsentritega tuumades säilitavad teatavad kromosoomide osad oma maatriksi ja spiraalsuse.

Erineva arvamuse kohaselt esinevad kromosoomide eukromaatilised osad puhketuumas peaaegu kogu tuuma täitva pundunud massina. Vastavalt sellele seisukohale paikneb tuuma kogu sisu (peale tuumakese) intrakromosomaalselt (joonis 15).

Kromosoomidel on väga oluline tähtsus raku elus ja pärilikkuses. Nad on peamisteks teguriteks, mis otseselt või kaudselt määravad raku nukleiinhapete ja valkude sünteesi. Muutused kromosoomide arvus või ehituses tingivad paratamatult sügavaid muutusi ka rakkude ja organismide elus ning omaduste pärilikkuses. Üksikute kromosoomide või kromosoomide eukromaatiliste osade kõrvaldamisele sugurakkudest järgneb neist areneva organismi hävimine.

Kromosoomide tähtsaimaks aineks peetakse desoksüribonukleiinhapet. Tema füüsikalise-keemiliste omaduste ja struktuuri kaudu seletuvad niihästi kromoneemide spiraliseerumise ja despiraliseerumise nähud kui ka kromoneemide ja kromomeeride võime enda täpseks kopeerimiseks väga arvukate generatsioonide kestel.

Kromosoomide hulgast sõltub tuuma ja raku suurus. Kromosoomide arvu suurenemine toimub tavaliselt nende garnituuri kahekordistumise või neljakordistumise näol. Vastavalt sellele suureneb ka tuuma ja rakukeha maht kahe- või neljakordselt. Tuuma ja rakukeha selline kasvu moodus avastati tuuma suuruse mõõtmiste kaudu organites, kus esinevad erineva suurusega tuumad. Tuumade suuruste variatsioonikurvist nähtub, et tuumad esinevad karaktersete suurusklasside näol, milledest iga järgnev eelmist kahekordselt ületab. Vahepealsed suurusklassid esinevad sellises kurvis hoopis väiksemas arvus. Selline näht on seletatav vaid tuumade ja vastavalt sellele ka rakkude kasvu rütmilisusega. Kasvulainele, mille kestel rakutuum kaks korda suureneb, järgneb paus kasvus. Mainitud asjaolu seletati varemini elusaine hüpotetiliste algosakeste (protomeeride) sünkroonilise paljunemisega, kuid hiljem on teatavate tuumaliikide uurimine näidanud tuuma rütmilise kasvu sõltuvust kromosoomide garnituuri mitmekordistumisest ehk nn. somaatilisest polüploidsusest. Loomadel näitavad seost kromosoomide arvu ja raku suuruse vahel kõige ilmekamalt punases üdis esinevad megakarüotsüüdid, milles kromosoomide arv ulatub sadadesse.

Kromosoomide permanentsuse ehk individuaalsuse teooria. Kromosoomid on selgesti nähtavad vaid raku mitootilise jagunemise puhul ning nende kuju ebamäärastub interkineesi ajal. Viimane asjaolu on põhjustanud arvamuse kromosoomide täielikust kaost mitooside vaheajal. Ometi näitavad elektronmikroskoopilised uuringud, teatavate kromosoomide isoleeritavus puhkavas tuumas

mikrodissektsiooni ja diferentseeriva tsentrifugeerimisega ning asjaolu, et dipteeride larvide süljenäärmetes esinevad hiidkromosoomid on soikavas tuumas nähtavad faaskontrastmikroskoobi varal ka värvimata, et kromosoomid tuumasiseste moodustistena kunagi ei kao. Kromosoomide esinemine endises (normaalses või muutunud) kujus, arvus, koosseisus, paigutuslikus vahekorras jne. korduvate mitooside puhul ei ole samuti seletatav teisiti kui nende preformeeritusega interkineetilises ehk intermitootilises tuumas. Kromosoomide ehitust, kuju ja tsüklilisi muutusi näitab joonis 15.

RAKKUDE ELUAVALDUSED

AINEVAHETUS

Ainevahetuseks nimetatakse elavas organismis toimuvate keemiliste protsesside summat, mille kaudu väliskeskkonnast hangitud ained muudetakse raku- või kehaomaseks elusaineks ja hiljem uuesti lammutatakse. Ainevahetuse varal elusaine säilib, kasvab ja sigib. Ainevahetuse lähem iseloom on organismide ajaloolise arengu kestel pärilikult kindlaks kujunenud ning selle omaduse tõttu tagatakse organismide, kudede ja üksirakkude funktsionaalne ning ehituslik omapära.

Väljastpoolt hangitud ainete muutmist organismis varem esinenud elusaine sarnaseks nimetatakse *assimilatsiooniks*. Tihedas seoses assimilatsiooniga kulgeb vastupidine (lammutuslik) protsess — *dissimilatsioon*. Tekkinud organismiomane aine ei püsi siin muutumatuna, vaid laguneb peatselt uuesti, vabastades seejuures assimilatoorseteks protsessideks vajaliku energia ja lahkudes lammutusproduktide näol organismist. Seega läbib organismi kogu tema elu kestel pidev ainete vool.

Ainete hankimist väliskeskkonnast, nende ettevalmistamist organismi pääsemiseks, samuti nende assimileerimist ehk omastamist nimetatakse organismi (või raku) toitumiseks. Toitumise ja vastavalt sellele ka assimilatoorsete protsesside iseloomu poolest erinevad organismid üksteisest märgatavalt.

Sünteesilisteks protsessideks vajalikku energiat hangib elusaine mitmel erineval teel ning säilitab hangitud energia endas orgaaniliste ühendite (valkude, rasvade ja karbohüdraatide) näol. Kasutatava energiaallika alusel jagatakse organismid kemotroofilisteks, fototroofilisteks ja heterotroofilisteks.

Kemotroofilised organismid, mille hulka kuulub enamik baktereid, hangivad vajaliku energia anorgaanilistest reaktsioonidest, nagu raua ja väevli oksüdatsioonist. Fototroofilised organismid, mille esindajaiks on taimed, rahulduvad päikese kiirgusenergiaga. Heterotroofilised organismid (loomariigi esindajad) hangivad assimilatsiooniks vajaliku energia orgaaniliste ainete oksüdeerimise teel. Mõningad heterotroofid suudavad selleks otstarbeks kasutada madalamaid rasvhappeid, enamik neist aga vajab kõrgemaid süsivesikuid.

Lämmastiku, elusaine olulisema komponendi hankimisviisi seisukohalt jagatakse organismid autotroofilisteks, kui nad suudavad valgu sünteesiks kasutada anorgaanilist lämmastikku, nitraate või ammooniumi, mesotroofilisteks, kui nad tulevad toime vaid ainsa amiinhappe (või ammooniumi ja mingi orgaanilise happe) varal, ning metatruofilisteks, kui nad valgu sünteesiks vajavad mitut amiinhapet. Kõik loomsed organismid peale roheliste viburloomade (flagellaatide) on süsinikuühendite näol kasutatava energiaallika suhtes otseselt või kaudselt sõltuvad fotoautotroofilistest taimedest. Eluenergia põhiliseks allikaks meie planeedil on päikese kiirgusenergia.

Üldiselt on nii, et rööbiti organismide võimega hankida CO₂ taandamiseks energiat anorgaanilistest reaktsioonidest või valgusest esineb neil ka võime nitraatide või ammooniumi kasutamiseks. Vastupidi sellele aga organismid, mis süsinikuenergia allikaina kasutavad rasvhappeid või suhkruid, vajavad samal ajal ka amiinhapete lämmastikku.

Sünteesilise ainevahetuse osas erineb taimne rakk loomsest eeskätt selle poolest, et ta suudab sünteesida ükskõik missugust peamistest (olulistest) amiinhapetest; loomne rakk ei ole oluliste amiinhapete sünteesimiseks suuteline.

Inimene koos kõikide kõrgemate loomsete organismidega on heterometatruofiiline. Sama kehtib ka mainitud organismide kõikide rakkude kohta.

Assimilatoorsed protsessid heterometatruofilistes organismides. Mainitud organismide elusaines ei alga ainete süntees mineraalsete süsinikuühenditega, vaid taimeriiigist pärinevate orgaaniliste ainetega.

Karbohüdraatide süntees. Kõiki vajalikke süsivesikuid leiavad heterometatruofid oma toidus. Selle kõrval võivad nad karbohüdraate moodustada teataval määral valkudest ja rasvadest ka ise. Valkudes esinevatest amiinhapetest võivad glükoosi moodustada näiteks glükokoll, arginiin, tsüsteiin jt. Rasvade korral pärineb glükoos niihästi glütseriinist kui ka rasvhapetest.

Lipiide sünteesivad heterometatruofid toidurasvast. Samuti moodustub rasv tärklisest. Viimast asjaolu kasutatakse loomade nummamisel. Aga ka valkudest (nende ketoonhapetest) moodustuvad lipiidid.

Valgu sünteesi puhul on heterometatruofidel lähteaineteks amiinhapped, mida nad hangivad toidu kaudu. Niinimetatud mitteolulisi amiinhappeid suudavad nad erineval määral üksteiseks ümber kujundada, kuid samas puudub heterometatruofiliste organismide rakkudel võime oluliste amiinhapete (lüsiini, trüptofaani, histidiini, fenüülalaniini, arginiini, leutsiini jt.) sünteesimiseks mitteolulistest või oluliste amiinhapete omavaheliseks ümberkujundamiseks.

Oluliste amiinhapete puudumist toidus taluvad kõrgematest loo-

madest vaid ruminandid; need sünteesitakse siin eesmagudes eluvate mikroobide poolt.

Assimilatsiooni ehk anabolismi kaudu moodustub uus elusaine, mis võimaldab rakkude kasvu ja sigimist. Anabolismi kaudu moodustuvad aga ka inertsed (ainevahetusest aktiivselt mitte osavõtvad) ained, mis rakku kogunedes moodustavad siin reservained. Reservained võivad esineda mineraalainetena (näiteks raud maksas, põrnas jm.), karbohüdraatidena (nagu glükogeen maksarakkudes ja lihaskiududes), rasvadena (rasvarakkudes jm.) ning valkudena (valgusõmerad maksas, rebusõmerad munarakkudes, tigroidkängud närvirakkudes jt.).

Ainevahetuse dissimilatoorne faas. Dissimilatoorsete ehk kataboolsete protsesside kaudu võimaldub elusaine pidev uuendumine (dissimilatsiooni struktuuriline funktsioon) ning samal ajal vabaneb lammutuslikkude protsesside kaudu kõikideks elulisteks protsessideks ja elusaine struktuuri säilitamiseks vajalik energia (dissimilatsiooni energeetiline funktsioon). Energiat vabastav dissimilatsioon toimub peamiselt kas glükolüüsi, käärimise (fermentatsiooni) või oksüdatsiooni näol. Glükolüüsi puhul toimub glükoosi lammutumine piimhappeks. Käärimise puhul, mis haarab vaid karbohüdraate, tekib süsihappegaas intramolekulaarse hapniku arvel ilma vaba hapniku juurdepääsuta. Oksüdatsiooni ehk respiratsiooni korral ühinevad orgaanilised ained vaba (atmosfäärilise hapnikuga. Energia hulk, mis vabaneb süsivesikute oksüdatsiooni puhul, ületab glükolüüsi ja fermentatsiooni korral vabaneva energia hulga 15- kuni 20- kordselt. Süsivesikute ja rasvade puhul on oksüdatsiooni lõpp-produktideks süsihappegaas ja vesi; valkude puhul lisandub neile kusiaine.

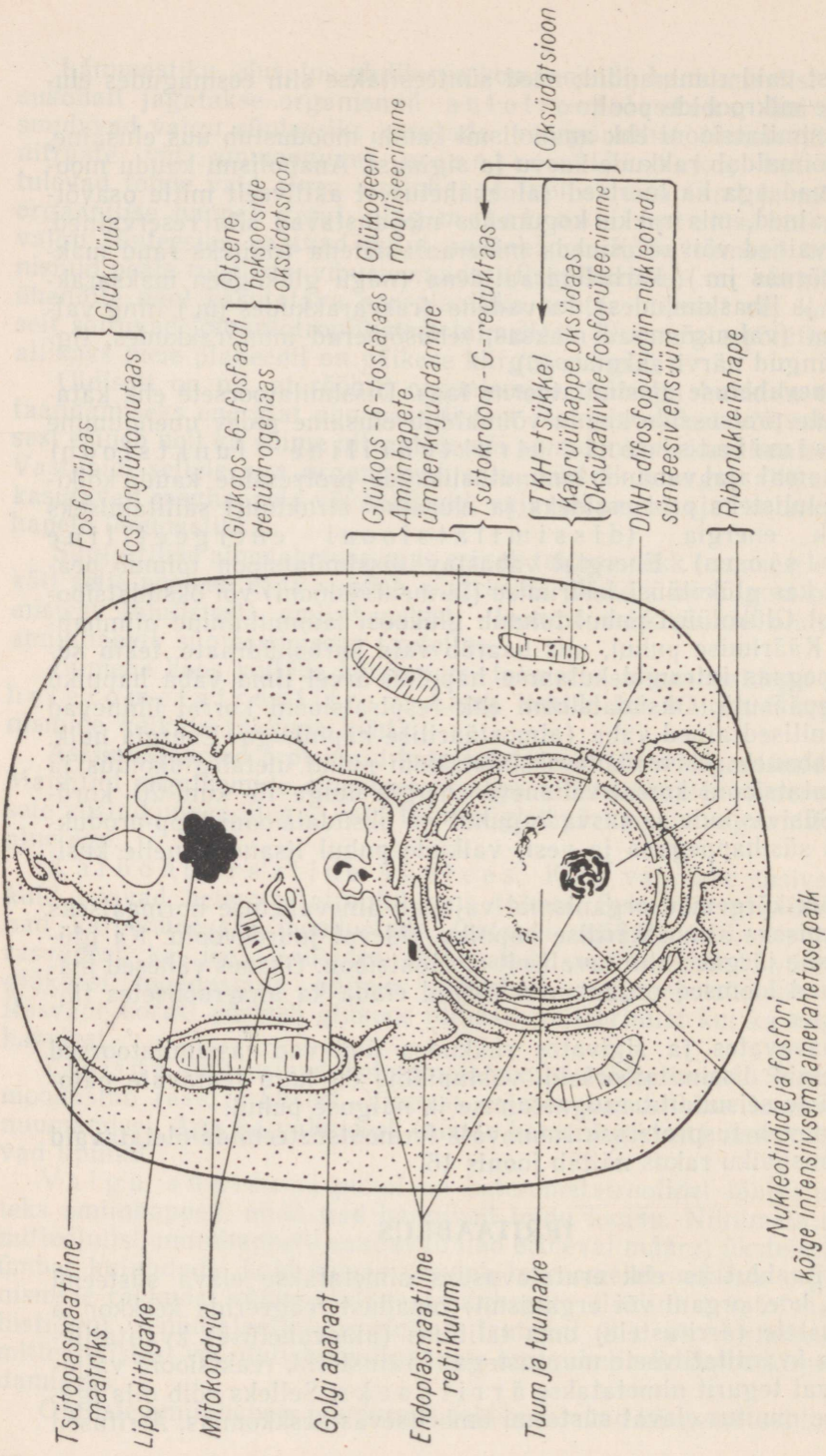
Kõik kõrgemad organismid vajavad ainevahetuse normaalseks kulgemiseks atmosfäärilise hapniku pidevat juurdevoolu. Ka glükolüüsile järgneb siin tavaliselt oksüdatsioon. Üksnes vähesed madalamad loomsed organismid võivad elada ka anaeroobsetes tingimustes.

Kasvavates ja sigivates rakkudes ületavad assimilatoorsed protsessid dissimilatoorseid; vastupidine on lugu teatavate patoloogiliste seisundite, raugastumise ja nälguse puhul.

Ainevahetusprotsesse suunavate fermentatsioonide oletatavaid esinemispaiku rakus näitab joonis 16.

IRRITAABLUS

Irritaabluseks ehk erutatavuseks nimetatakse elava süsteemi (raku, koe, organi või organismi) omadust reageerida keskkonna muutustele (ärritustele) oma talitluse (ainevahetuse) kvalitatiivsete ja kvantitatiivsete muutustega. Erutust ehk reaktsiooni väljakutsuvat tegurit nimetatakse ä r r i t u s e k s. Selleks võib olla iga-sugune muutus elavat süsteemi ümbritsevas keskkonnas. Ärritused



Joonis 16. Elektronmikroskoopiliste leidude põhjal koostatud raku ehituse skeem koos keemiliste ja ensüümkeemiliste andmetega. (H. Rusk a järgi.)

võivad olla mehhaanilised (järsk puudutus, rõhk, pinge, tõmme, raputus, raskustung, vedelikkude ja õhu vool jt.), keemilised (eeskätt muutused hapniku, süsihappegaasi, soolade, H- ja OH-ioonide, hormoonide jt. sisalduses), osmootsed, termilised, kiirguselised (ultraviolettkiired, röntgenikiired, raadiumikiired, katoodkiired jt.) ning elektrilised. Magnetiliste tungide ärritavat toimet elavatesse olenditesse pole seni võidud konstateerida. Ärritus nõuab erutuse esilekutsumiseks teatavat minimaalset tugevust (künnisärritust). Kõige tugevamat reaktsiooni põhjustavad ärritused on maksimaalsed.

Erutus seisundi ehk irritaabluse indikaatoriteks on kas kaju muutmine, liikumine, aktsiooni-(bio-)vool, teatavate keemiliste ainete moodustumine, soojuseproduktioon jne. Vastusreaktsioonide kaudu püüab elusaine taastada oma funktsionaalset tasekaalu väliskeskkonna suhtes.

Erutus järgneb ärritusele teatava aja (latentsusperioodi) möödudes. Erutusprotsessi möödumisel esineb lühikest aega (kuni mõned tuhandikud osad sekundist) refraktaarsusfaas, mille kestel korduv ärritus jääb reaktsioonita.

Erutuspäevad on seletatavad ärrituse tagajärjel äkki laguneva rakusisese labiilse süsteemi esinemisega. Seejuures muudavad vabanevad ioonid erutatud ala elektrilise potentsiaali nii, et erutatud elusaine on alati negatiivse elektrilise laenguga inaktiivse elusaine suhtes. Sellisest potentsiaalide diferentsist sõltuvalt tekivad aktsiooni- ehk biovoolud suunaga inaktiivsest alast reageerivasse elusainesse. Refraktaarsusperioodi kestel toimub labiilse süsteemi taastumine ja alles siis muutub uus ärritus toimivaks. Elusaine erinevatel vormidel on reaktsioonilaine kestus väga erinev. Nii kestab taimse raku puhul aktsioonivoolulaine umbes 1 sekund (putuktoidulistes taimedes 0,2 sekundit), selgroogsete närvirakkudes aga vaid murdosa kümnetuhandikust sekundist. Analooiliselt muutub refraktaarsusperioodi kestus.

Ärrituse kohal tekkiv erutusprotsess võib püsida paigal; tavaliselt levib ta aga (erinevates kudedes erineva kiirusega) naaber-aladesse. Sellise erutuse juhtimise korral kandub erutuslaine (närvikoos nimetatud tavaliselt impulsiks) erutatud elusaine naabruses asetsevasse protoplasmasse kas aktsioonivoolu varal või erutuse puhul tekkinud keemiliste ainete vahendusel. Mõlemad erutuse edasikandmise moodused võivad esineda ka üheaegselt koos.

Erutuspäevad on kõige paremini uuritud nn. erutuvates kudedes, kuhu kuuluvad lihased, näärmed ja närvid. Siin ilmnevad ärrituse reaktsioonid (kontraktsioon, nõre eritamine, reflektorne protsess närvilise ärrituse korral) kõige selgelt. Printsibiilne võrdsena tekib erutus ja selle levik aga ka diferentseerumata protoplasmas, kuigi ta siin on raskemini jälgitav ja seepärast ka vähem uuritud.

Teatav ärrituse suurus, sagedus ja mitmekesisus on elusaine normaalseks eksisteerimiseks ja funktsioneerimiseks vajalik, kuid liigselt tugeva ja ebataavalise ärrituse korral ei suuda elusaine säi-

litada oma normaalset ainevahetust, tema funktsioon saab häiritud ja hiljem järgnevad sellele ka haiguslikud morfoloogilised kõrvalekalded.

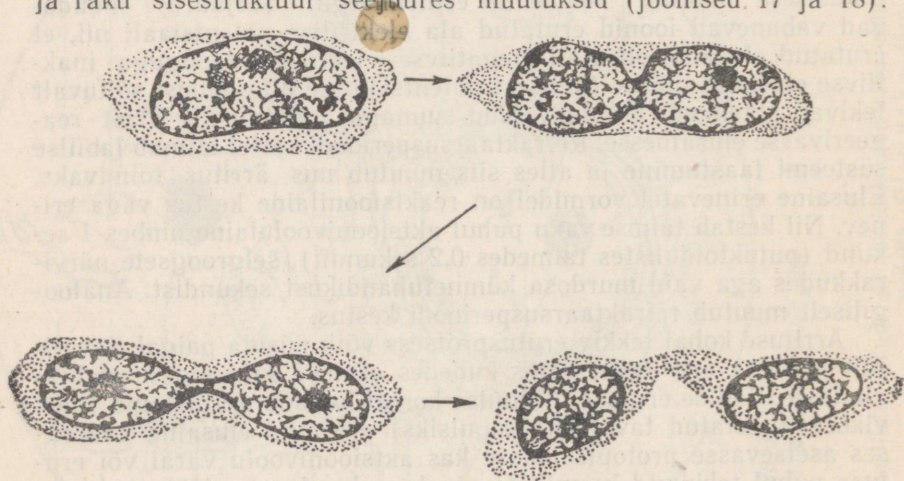
RAKKUDE PALJUNEMINE

Rakkude paljunemine, jagunemine ehk sigimine toimub kolmel viisil: 1) amitoosi, 2) mitoosi ehk karüokineesi ja 3) meioosi teel. Meioosiks nimetatav jagunemismoodus esineb vaid sugurakkudes (viimaste küpsemise ajal), koosnedes kahest teineteisele järgnevast erilaadsest mitoosist — reduktsioon- ja ekvatsioonjagunemisest.

Iga raku jagunemise puhul eelneb tsütoplasma kahestumisele tuuma pooldumine.

Amitoos

Tavaliselt kulgeb amitoos rakutuuma ja keha kaheks võrdseks osaks pooleksnõõrdumise teel, ilma et raku talitus ehk töötsükkel ja raku sisestruktuur seejuures muutuksid (joonised 17 ja 18).

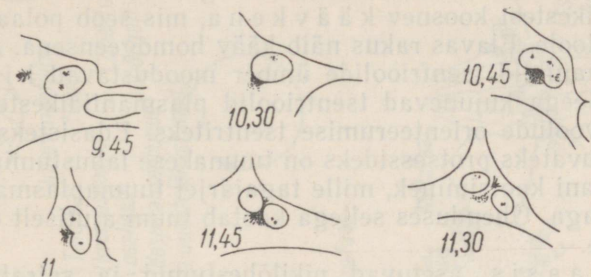


Joonis 17. Raku amitootiline jagunemine.

Ometi näitavad vastavad uurimised, et siin, nagu mitoosi puhulgi, toimub (amitoosi eel) kromosoomide lõhestumine. Teatavatel juhtudel on kromosoomide lõhestumist võidud jälgida ka kasvavates tuumades (endomitoos). Seega on amitoos tihedas seoses tuuma rütmilise kasvuga (mis kulgeb samuti koos kromosoomide paljunemisega) ja amitoosi võib vaadelda mitoosi eri vormina.

Amitoos toimub niihästi embrüonaalsetes kudedes kui ka täiskasvanud erineva eaga (noortes kui ka vananevates) rakkudes.

Nii esineb ta entodermi- ja mesenühümirakkudes, täiskasvanud organismi maksa- ja pankreaserakkudes, sidekoe- ja lihaserakkudes, lümfotsüütides, epiteelirakkudes jm. Suhteliselt harvem esineb amitoos soole- ja nahaepiteelis (epidermises), kus on kindlad rakkude sigimisalad või -kihid. Tavalisemalt esineb amitoos diferentseerumisprotsessi lõpetanud rakkudes ja rakkudes, mis on oma talitluse kõrgseisus, hoopis harvemini aga sellistes embrüonaalsetes rakkudes, millel on veel oluline osa täita diferentseerumisprotsessis.



Joonis 18. Amitoos ja selle kestus tibu fibroblastide koekultuuris. (P o l i c a r d'i järgi.)

Vastandina mitoosile ei toimu siin raku kõikide osade täpset pooldumist. Suurenenud tuum jaguneb enam-vähem võrdseteks osadeks, samuti ka rakukeha. Kahjustatud või degenereeruvates rakkudes võivad tuumad jaguneda ka ebavõrdseteks osadeks, jäädes sel puhul tavaliselt ühte ja samasse raku. Selline tuumafragmentatsioon esineb mitmesugustes põletiku puhul esinevates hiidrakkudes. Ka tuumake nõõrdub kaheks; on aga rakus mitu tuumakest, siis jagunevad nad tütarakkude vahel.

Mitoos

Somaatilistes ehk keharakkudes kui ka noortes sugurakkudes (spermatogoonides ja oogoonides) toimub rakkude paljunemine enamasti mitoosi ehk karüokineesi kaudu. See protsess karakteriseerub raku tööütmi katkemise või soikumisega, rakutuuma ajutise kaotsiminekuuga, kromosoomide selge kuju omandamisega, nende pikilõhestumisega ja nn. akromaatilise käävi moodustumisega. Kuigi mitoos kulgeb pideva protsessina, jagatakse ta hõlpsama kirjeldamise otstarbel neljaks faasiks ehk staadiumiks: profaasiks, metafaasiks, anafaasiks ja telofaasiks (joonis 19).

Profaasi algul tuum pundub mõnevõrra ja ta värvuvus kasvab. Kromosoomid, mis on tavaliselt juba profaasi algul pikilõhestumise teel jagunenud kaheks kromatiidiks, esinevad algul üksnes nõõrgalt spiraliseerununa. Kromosoomid on üksteisest eral-

dunud ega moodusta kunagi ainsat pasmastunud niiti (spireemi), nagu seda ekslikult väideti varem. Koos jätkuva spiraliseerumisega lühenevad ja jämenevad kromosoomid ning nende lõhestumine muutub selgemaks. Profaasi lõpul kattuvad kromatiidid maatriksiga, muutudes sel teel tavalisteks kromosoomideks.

Paralleelselt kirjeldatud muutustega kromosoomides toimub juba profaasi algul tsentrioolide vastastikune eemalenihkumine, mis lõpeb nende asetumisega raku vastaspoolustele. Samas kujuneb endise tsentrodesmoosi asemele nõrgalt värvuv akromaatiline plasmaniidikestest koosnev k ä ä v k e h a, mis seob polaarse asendiga tsentriooli. Elavas rakus näib kääv homogeenena. Analoogilised plasmaniidid tsentrioolide ümber moodustavad kiirgava sfääri. Seega kujunevad tsentrioolid plasmaniidikeste ja plasmasiseste voolude orienteerumise tsentriteks. Edasisteks profaasi kestel toimuvateks protsessideks on tuumakese lahustumine ja tuumamembraani kaotamine, mille tagajärjel tuumaplasma seguneb tsütoplasma. Ühenduses sellega kaotab tuum ajutiselt oma individuaalsuse.

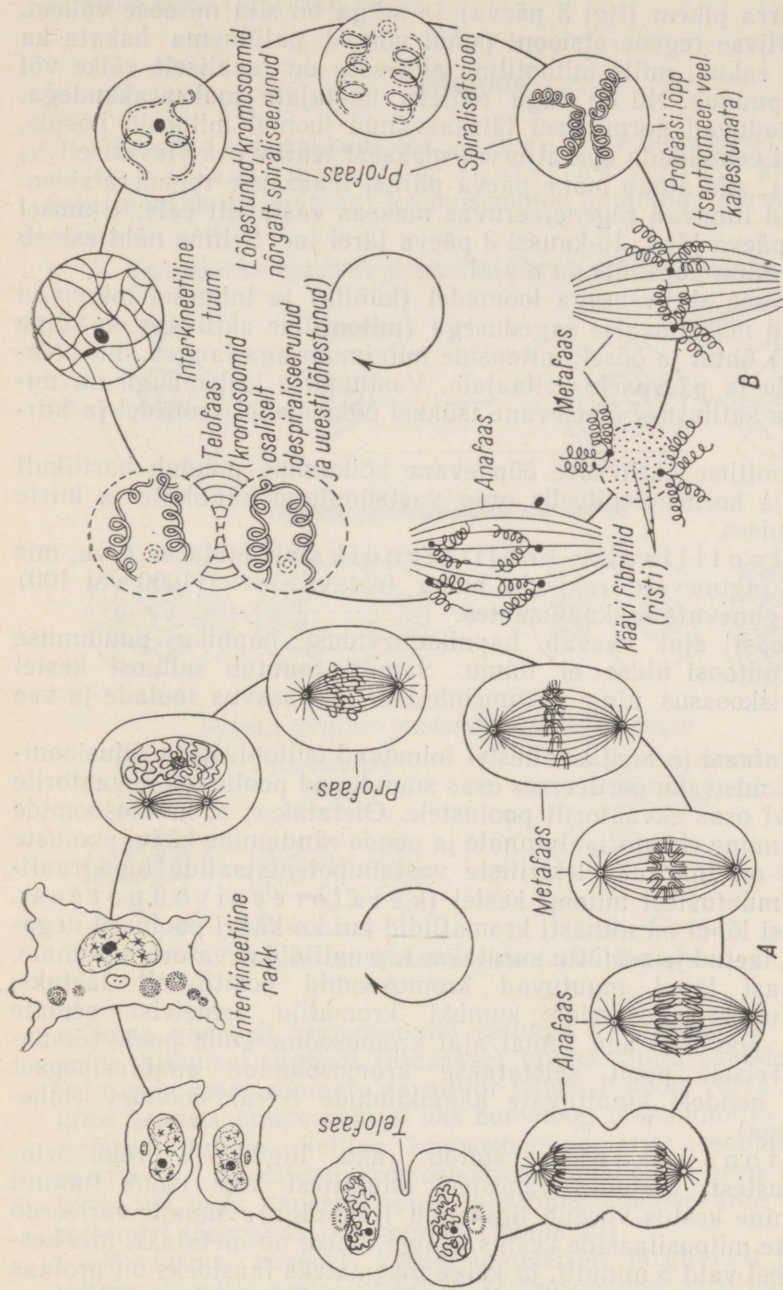
Metafaasis asetuvad pikilõhestunud ja spiraliseerunud kromosoomid akromaatilise käävi ekvatoriaalpinna, moodustades ekvatoriaalplaadi ehk üksiktähe (monastri). Sarnasus tähaga resulteerub kromosoomide sellisest paigutusest ekvatoriaalpinna, et nende harud on tähekiirtena suunatud väljapoole ja harijas keskosa käävi telje suunas. Seejuures moodustub kromosoomi harijas keskosa tsentromeerist, mis püsib veel jagunenemata.

Anafaas algab tsentromeeride lõhestumisega, millele järgneb kahe teineteisest vabanenud kromatiidi rändamine käävi vastaspooluste suunas. Sellise rände korral on tsentromeer suunatud pooluse ja kromosoomide harud ekvaatori poole. Üksteisest eralduvad kromosoomide kogumikud kannavad kaksiktähe ehk diastri nimetust. Sageli toimub juba anafaasis spiraliseerunud kromosoomide uus kahestumine, mispuhul diastri komponendid esinevad kaksikspiraalidena.

Telofaasis akromaatiline kääv ja tsentriooli ümbritsev aster kaovad, tuumake ja tuumamembraan aga moodustuvad uuesti. Kromosoomide muutused kulgevad vastupidistena profaasis toimunud muutustele: nende värvuvus nõrgeneb, nad despiraliseeruvad ja näivad üksteisega tihedasti läbi põimudes kaotavat individuaalsuse. Telofaasis toimub ka tsütoplasma kahestumine nõordumise teel.

Suur on mitootiline aktiivsus lootelises eas, hiljem see aga nõrgeneb. Mitoosivõime säilib täiskasvanuil normaalselt üksnes teatavates organites (vereloomeorganites, isas-(mees-)sugunäärmetes, mao ja soole näärme- ja katte-epiteelis, epidermis, korneaalepiteelis jm.).

Rotil on üle 3% soolenäärmete epiteelirakkudest alati (ööpäevasele rütmile allumatult) mitosis. Seda asjaolu ja mitooside kesk-



Joonis 19. Rakupilt mitoosi eri faasides (A) ja vastiavad muutused kromosoomides (B).

mist kestus arvestades järeldub, et soole epiteelirakkude elu kestus ulatub rotil vaid 1,3—1,5 päevani. Mao epiteelirakkude iga on mõnevõrra pikem (ligi 3 päeva) ja seega on siin mitoosi vähem. Reparatiivse regeneratsiooni puhul võivad paljunema hakata ka sellised rakud, mille mitootiline aktiivsus on tavaliselt väike või hoopis puudub. Nii on lugu näiteks imetajate maksarakkudega. Siin puuduvad normaalsel täiskasvanud loomal mitoosid hoopis, kuid kui eemaldada operatiivselt maksast teatav osa (tavaliselt $\frac{2}{3}$ mahust), siis algab mõne päeva pärast maksakoe regeneratsioon. Mitoosid ilmuvad regenereeruvast maksas vastavalt eale: 1-kuusel rotil 1 päeva järel, 16-kuusel 3 päeva järel jne. Selline näht esineb ka neerudes, kopsudes ja mujal.

Päevase aktiivsusega loomadel (küülik) ja inimesel toimuvad mitoosid maksimaalse sagedusega (mitootiline aktiivsus on kõige suurem) öhtul ja öösel; mitooside miinimum aga langeb siin hommikusele ja päevasele kellajaale. Vastupidise iseloomuga on mitootilise aktiivsuse ööpäevane tsükkel ööloomadel (rottidel ja hiirtel).

Mitootilise aktiivsuse ööpäevane kõikumine puudub harilikult soole- ja korneaalepiteelis ning vastsündinud küülikute ja hiirte epidermises.

Mitootiliseks koefitsiendiks nimetatakse arvu, mis näitab jagunevate rakkude hulka teatava arvu (1000 või 100) mittejagunevate rakkude suhtes.

Mitoosi ajal kasvab hapnikutarvidus; hapniku puudumise korral mitoosi üldse ei toimu. Samuti muutub mitoosi kestel raku viskoossus ning rakumembraani läbilaskvus soolade ja vee suhtes.

Metafaasi ja anafaasi kestel toimuvad tsütoplasmas difusioonivoolud, mis raku perifeerses osas suunduvad poolustelt ekvaatorile ja käävi osas ekvaatorilt poolustele. Oletatakse, et kromosoomide paigutumine ekvatoriaalpinnale ja nende rändamine käävi pooluste suunas on tingitud elektriliste vastandpotentsiaalide topograafilistest muutustest mitoosi kestel (k a t a f o r e e s i h ü p o t e e s). Profaasi lõpul on niihästi kromatiidid kui ka käävi poolused negatiivselt laetud ja seetõttu surutakse kromatiidid ekvatoriaalpinnale. Metafaasi lõpul muutuvad kromosoomid positiivselt laetuks, mistõttu kromosoomide kumbki kromatiid teineteist eemale tõukab, poolused aga samal ajal kromosoomi enda poole tõmbuvad. Teiselt poolt seletatakse kromosoomide anafaasiaegset rännet nendele kinnituvate käävikiudude refraktsiooniga (lühemiseega).

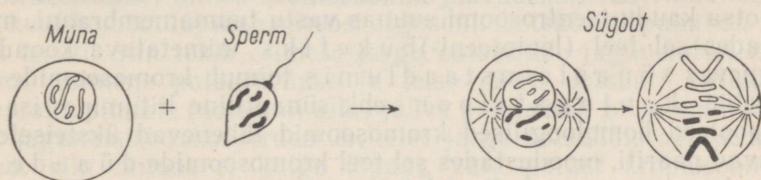
Mitoosi kestus sõltub raku liigist ja raku elutingimustest, ulatudes vähestest minutitest kuni mõne tunnini (keskmine kestus võrdub ligikaudu 1 tunniga). Samuti varieerub üksikute mitoosifaaside kestus. Kõige lühem on metafaas, mis kestab vahel vaid 5 minutit, ja kõige pikemateks faasideks on profaas (maksimaalselt 2 või rohkem tundi) ja telofaas.

Mitoosi põhiülesanne seisneb nn. kromosomaalse pärilikkusteooria väitel kromosoomides paikneva pärilikkusaine võrdses jaotamises kahe tütaraku vahel.

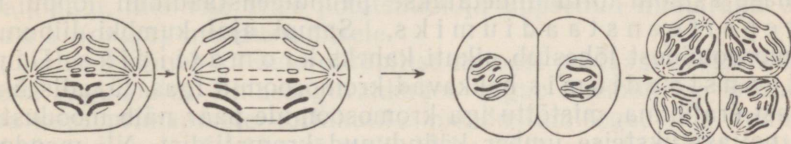
Meioos

Küpsenud sugurakkude ehk *gameetide* ühinemisel sügooks (viljastumine ehk fertilisatsioon) kahekordistub (muutub diploidseks) kromosoomide haploidne garnituur, sest

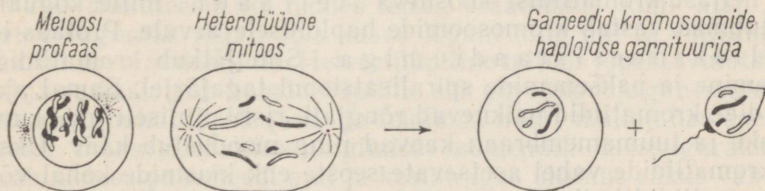
Kromosoomide haploidsete garnituuride liitumine diploidseks - viljastus



Diploidse garnituuri jagunemine - mitoos



Diploidse garnituuri muutumine haploidseks - meioos



Joonis 20. Kromosoomide tsükli diagramm.

mõlema gameedi kromosoomid satuvad munaraku ja spermatozoidi liitumisel sügooti (ainsasse) tuuma. Sugurakkude küpsemisel nende kromosoomide garnituur väheneb poole võrra sel teel, et igast kromosoomide paarist üks homoloog läheb ühte ja teine teise gameedi tuuma. Selline kromosoomide arvu reduktsioon ehk *meioos* võimaldab kromosoomide konstantse arvu säilitamist liigis või uues generatsioonis ja kromosomaalse aine ümberrühmitumist järgnevas põlvkonnas (joonis 20).

Meioos koosneb kahest teineteisele järgnevast erilaadsest mitoosist, mille kestel ühest $2n$ kromosoomide garnituuriga ema-

rakust tekivad 4 rakku kromosoomide arvuga n . Esimese, heterotüüpilise mitoosi ehk reduktsioonjagunemise korral toimub kromosoomide diploidse arvu muutumine haploidseks. Teise, homöotüüpilise mitoosi ehk kvatsioonjagunemise kestel säilib kromosoomide haploidne arv.

Meioosi heterotüüpilises mitoosis eristatakse (analoogiliselt tavalisele ehk somaatilisele mitoosile) pro-, meta-, ana- ja telofaasi.

Heterotüüpilise mitoosi profaas kestab suhteliselt pikka aega (emassugurakkudes aastaid) ja temas eristatakse niihästi emaskui isassugurakkude puhul omakorda 5 perioodi: leptoteen-, sünapteen-, pahhüteen-, diploteen- ja diakineesistaadiumi (joonis 15).

Leptoteenstaadium algab pikilõhestumata kromosoomide ilmunisega. Seejärel asetuvad kromosoomid oma mõlema või ühe otsa kaudu tsentrosoomi suunas vastu tuumamembraani, moodustades sel teel (leptoteeni-)buketiks nimetatava koondise. Järgnevas sünapteenstaadiumis toimub kromosoomide paralleelne konjugatsioon ehk sünaptiline liitumine: isa- ja emapoolsed homologilised kromosoomid lähenevad üksteisele ja liibuvad paariti, moodustades sel teel kromosoomide düaadid ehk bivalente arvus n . Pahhüteenstaadiumis toimub kromosoomide jämenemine ja üksteise spiraalselt ümberhaaramine; viimase asjaolu tõttu nimetatakse pahhüteenstaadiumi lõppu kastrepsiteenstaadiumiks. Samal ajal kumbki liibunud kromosoomidest lõhestub pikuti kaheks kromatiidiks. Diploteenstaadiumis hakkavad kromosoomid igas düaadis üksteisest eralduma, mistõttu iga kromosoomide paar näib moodustuvat neljast üksteise ümber käändunud kromatiidist. Nii moodustavad kahest homologilisest kromosoomist koosnevad düaadid nüüd neljast kromatiidist koosneva tetraadi, mille koguarv ühes tuumas vastab kromosoomide haploidsele arvule. Profaas lõpeb diakineesistaadiumiga. Siin jätkub kromatiidide lühenemine ja paksenemine spiralisatsiooni tagajärjel. Samal ajal tetraadide kromatiidid paiknevad rõngjalt, ristikuuliselt jne., kuna tuumake ja tuumamembraan kaovad ning moodustub kääv. Üksikute kromatiidide vahel asetsevate seoste ehk kiasmide kohal võivad kromatiidid katkeda ja sattuda partnerkromatiidi kohale. See on näht, millele omistatakse kromosomaalses pärilikkusteoorias olulist tähtsust pärilikkude tunnuste lahknemise alusena (*crossing over*).

Metafaasis tetraadid lühenevad maksimaalselt ja asetuvad käävi ekvatoriaalpinnale. Anafaasis eralduvad iga tetraadi kaks pikilõhestunud kromosoomide paari teineteisest ja liiguvad käävi pooluste suunas. Telofaasis jõuavad kaksikkromosoomid käävi poolustele ja ilmub uuesti tuumamembraan. Kromosoomid säilitavad seejuures oma individuaalsuse.

Meioosi heterotüüpilisele mitoosile järgneb vahetult homöotüüpiline mitoos. See algab lühikese ja tavalise profaasiga, mille kestel juba varem lõhestunud kromosoomide eraldumine

muutub veelgi selgemaks. Järgnevalt asetuvad kahest kromatidist koosnevad kromosoomid ekvatoriaalpinnaile (metafaas), tsentromeer jaguneb ja kromatidid rändavad käävi pooluste suunas (anafaas), kus nad telofaasis lähevad üle kujuneva küpsenud suguraku tuumaks. Seega jagunevad meioosi heterotüüpilise mitoosi profaasi kestel igast diploidse garnituuri kromosoomide homologide paarist tekkinud neli kromatidi nelja raku vahel, mistõttu meioosi kaudu teostub diploidse garnituuri üleminek kromosoomide haploidseks garnituuriks.

Teatavaid sugupooltevahelisi erinevusi esineb vaid meioosi heterotüüpilise mitoosi lõpul. Nii toimub esimese järgu spermatootsütide (heterotüüpilise) mitoosi lõpul kahe haploidse tuuma rekonstrueerimine, milles kromosoomid jäävad küll individualiseerituks kuni homöotüüpilise mitoosi alguseni. Ootsütide puhul on aga lugu teisiti. Siin tekib esimese järgu ootsütide jagunemisel kaks rakku: esimene polaarkehake ja teise järgu ootsüt. Tillukese, munaraku pinnaile (oolemmi alla) jääva polotsüüdi tuum enne järgmist jagunemist rekonstrueerub, teise järgu ootsüüdis aga seda ei toimu: siin mitoos ei kulge lõpuni, vaid pärast kromosoomide polaarset rännet tekib vahetult uus akromaatiline kääv ja kromosoomid moodustavad siin kohe homöotüüpilise mitoosi ekvatoriaalplaadi, mis viib teise polotsüüdi ja küpsenud munaraku ehk muna (ovum) moodustumisele.

Oluliselt erineb ka heterotüüpilise mitoosi profaasi kestus kummaski sugupooles. Emassugurakkudes algab meiootiline profaas juba koos primaarsete folliikulite moodustumisega, mis toimub embrüonaalse ea lõpul ja võimalikult ka imikueas. Siis aga peatub profaas (vastavalt indiviidi või looma puberteedia saabumisele) aastaiks diakineesis või mõnes teises staadiumis kuni ajani, mil vastav sugurakk jõuab oma kasvu lõpuni ning mil ta väljutatakse ovaarist (ovulatsioonini). Heterotüüpiline mitoos lõpeb ovulatsiooni ajal ja samas algab homöotüüpiline ehk ekvatsioonjagunemine, mis munaraku puhul lõpeb (ana- ja telofaasi näol) munajuhas spermatozoidi munarakku sissetungimise momendil. Isassugurakkudes algab meioos puberteedi ajal ja kestab igas üksikus rakus väheseid päevi.

Meioosi kestel on sugurakud väga tundlikud mitmesuguste keemiliste vahendite (kolhitsiin) ja kiirgava energia (radioaktiivsete ainete) suhtes. Neid, tavaliselt kahjustavaid tegureid on õpitud mitmekesiselt rakendama sugurakkude pärilikkuse muutmiseks kas polüploidse varal (kolhitsiin) või kromosoomide üksikosade ümberpaigutamise teel (radiogeneetika).

RAKKUDE KASVU JA SIGIMIST STIMULEERIVAD JA PIDURDAVAD VÕI KAHJUSTAVAD TEGURID

Rakkude jagunemist (mitoosi) algatavad tegurid on tänini lähemalt tundmata. Üldiselt arvatakse, et mitoosi algus on tingitud eeskätt keemilistest teguritest. Nii näiteks stimuleerib embrüonaalsest koest valmistatud (embrüonaal-)ekstrakt sidekoerakkude kasvu (paljunemist) koekultuuris. See ekstrakt sisaldab kõrgemolekulaarseid nukleoproteiide, mis sisaldavad üheaegselt nii ribonukleiin- kui ka desoksüribonukleiinhapet. Ainevahetuse mõningad vaheproduktid toimivad katalüsaatoriselt elusaine sünteesis ja on seega samuti kaudselt raku jagunemise väljakutsujaks. Ka haavade paranemisel tekkivad, kuid lähemalt tundmata iseloomuga nekrohormoonid soodustavad regeneratsiooniprotsesse; nende toime terves organismis on selgitamata.

Taimede puhul on lähemalt tundma õpitud ja rakenduslikult kasutatud aukiiniks nimetatavat kasvuainet, mis toimib mitmesajakordselt nõrgemates lahjendites hormoonidega võrreldes.

Veel toimivad loomsetele mitoosidele stimuleerivalt mitmed väälylt sisaldavad ühendid, nagu tsüsteiin, glutatioon, B₁-vitamiin, biotiin jt. Küsitavaks peetakse tänapäeval Gurvitš'i ehk mitogeneetiliste kiirte (ultraviolettkiired lainepikkusega 1900—2000 Å) stimuleerivat toimet mitoosile.

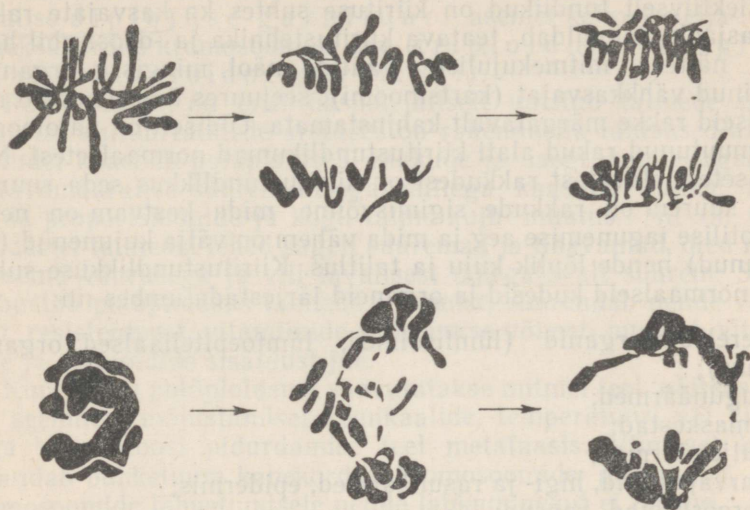
Isassuguhormoon tingib mitoose kastreeritud isashiire seemnepõiekese epiteelis 50-gammalises doosis. Sellist reaktsiooni kasutatakse isassuguhormooni standardimisel. Analoogiline toime emassuguorganite epiteeli suhtes on ka emassuguhormoonil — follikuliinil.

Viimase aja uurimised kudede mitootilise aktiivsuse (mitooside hulga) osas on näidanud selle olulist sõltuvust närvisüsteemi funktsionaalsest seisundist. Nii näiteks vähendavad paljude kudede mitootilist aktiivsust valulised ärritused (närvide läbilõikamine), orienteerumisrefleksid, üksikute loomade eemaldamine katserühmast jne. On selgitamata, kas selline pidurdus toimub närvisüsteemi mõjustusel või hormonaalsete produktide (adrenaliini, kortiini, atsetüülkoliini jt.) vahendusel.

Samas märgime mitootilise aktiivsuse muutumist normaalses tingimustes vastavalt indiviidi eale, aastaajale, seksuaaltsükli faasile või ööpäevasele tsüklile, mida tuleb rakkude sigimist stimuleerivate või pärssivate tingimuste selgitamisel arvestada.

Rakkude kasvu ja sigimist stimuleerivatest teguritest tuntakse hoopis paremini raku elu ja ehitust kahjustavaid tegureid ja nende toimet. Kahjustavalt toimivad rakkudesse kõik tegurid, mis erinevad tunduvalt raku tavalisest keskkonnast. Siia kuuluvad mehaaniline ärritus rõhumise, hõõrdumise, löögi jne. näol, ebatavaline (liiga kõrge või madal) temperatuur, hetero-osmootne rõhk, happe-

line või aluseline reaktsioon, ebatavalised keemilised ained (näiteks alkohol ja desinfitseerivad vahendid), koe laguproduktid (mäda), mikroobide mürgised ainevahetusproduktid (toksiinid), liigne valgus ja ioniseeriv kiirgus. Haavade ravimise ning igasuguste reparatiivsete regeneratsiooniprotsesside puhul püütakse tähendatud tegurite kahjustavat toimet vältida mitmesuguste haavakatetega (salvid, sidemed).



Joonis 21. Kromosoomide pilt normaalse mitoosi korral (ülal) ja röntgeni kiirte mõjul vigastatud kromosoomid (all). (Langendorffi järgi.)

Ioniseeriva kiirguse (röntgenikiirte, γ -kiirte jt.) suhtes on tundlikud kõik elavad rakud, eeskätt nende tuumad. Kiirituskahjustus avaldub esmalt raku jagunemise aeglustumises ja häirituses. Sageli täheldatakse sel puhul rakutuuma püknoosi kromatiini känkumise tagajärjel (joonis 21). Teisel juhul esineb tuumalagu ehk karüoreksis. Liiga tugeva kiirituse korral tekib raku koagulatsioonnekroos. Sel puhul kalgendub raku valk.

Nõrgema kahjustuse korral aeglustub raku jagunemine, tugevama kiirituse korral aga kaob jagunemisvõime ajutiselt või hoopis. Mõnel juhul tekivad tütararakud ebavõrdsete tuumadega või hiidrakkudena.

Teatavatel puhkudel jääb kahjustav toime esialgselt varjatuks: rakud võivad pikka aega ilma nähtavate häireteta edasi elada ja isegi veel korduvalt sigida ning alles siis ilmuvad neis degeneratiivsed muutused. Eriti avaldub selline latentne kahjustus sugurakkude puhul. Nii on teada, et 1945. aasta aatomipommide plahvatuse radioaktiivsest kiirgusest mõjustatud Hirošima ja Naga-

saki elanikkude 1949.—1957. aastal sündinud lastest osutus 18,1—22,5% väärarenenuks.

Rakkude kiirgustundlikkus on liigiti ja eati erinev. Elektiivselt tundlikud on kiirituse suhtes sugurakud. Isassugurakkude noorvormid — spermiooonid — hävivad juba röntgeni nõrga kiirituse korral, mille tagajärjel seemnekanalid tühjuvad arenevatest sugurakkudest. Sel puhul jäävad vigastamatuks üksnes sidekude ja munandite inkretoorse funktsiooni kandjad.

Elektiivselt tundlikud on kiirituse suhtes ka kasvajate rakud. See asjaolu võimaldab teatava kiiritustehnika ja -doosi abil hävitada näiteks mitmekujuliste väätide näol mingisse organisse tunginud vähkkasvajad (kartsinoomi), seejuures ümbritsevaid normaalseid rakke märgatavalt kahjustamata. Üldiselt on patoloogiliselt muutunud rakud alati kiiritustundlikumad normaalsetest. Normaalsest elavatest rakkudest on kiiritustundlikkus seda suurem, mida suurem on rakkude sigimisevõime, mida kestvam on nende mitootilise jagunemise aeg ja mida vähem on välja kujunenud (fikseerunud) nende löplik kuju ja talitus. Kiiritustundlikkuse suhtes võib normaalseid kudesid ja organeid järjestada umbes nii:

vereloomeorganid (lümfisõlmed, lümfoepiteliaalsed organid, tüümus);

sugunäärmed;

limaskestad;

süljenäärmed;

karvapapillid, higi- ja rasunäärmed, epidermis;

serooskestad, kopsud;

suured abdominaalnäärmed (neerud, maks, pankreas);

lihaskude, sidekude, kõhr- ja luukude;

ganglionirakud ja närvid.

Polüploidus

Raku kasvu ja jagunemist stimuleerivate ainete kõrval on tundma õpitud selliseid (k a r ü o k l a s t i l i s i) aineid, mis jagunemisküpsete rakkude puhul nende mitoosi pidurdavad. Tuntuimad sellistest on t r ü p o f l a v i i n ja akromaatilise käävi kujunemist tõkestav mürk kolhitsiin.

Kolhitsiini ja tema derivaatide toime korral algab küll jagunemine mitoosiküpsetes rakkudes, kuid see ulatub üksnes varajase metafaasini, jäädes selles staadiumis mitmeks tunniks peatuma. Juhul, kui rakk edaspidi kahjustusest toibub, lähevad kromosoomid metafaasistaadiumist akromaatilise käävi puudumise tõttu otseselt üle interkineesistaadiumi (puhketuumas), põhjustades sel viisil mitmekordset kromosoomide garnituuri sisaldavate (p o l ü - p l o i d s e t e) rakkude teket. Teistel puhkudel kleepub kromatiin pro- või metafaasis kompaktselt känguks ning sellist püknootilist

tuuma sisaldav rakk hakkub. Trüpoplaviinitaolised karüoklastilised mürgid seevastu raku mitoosi välja ei kutsu, samuti hävitavad nad juba toimuvaid mitoosi. Nende ainete poolt mõjustatud kudedes puuduvad mitoosid üldse; suurenenud on neis vaid püknootiliste tuumade arv. Loomse päritoluga mitoosimürgiks on adrenaaliin.

Polüploidseks nimetatakse kromosoomide garnituuri mitmekordistumist rakkudes. Polüploidse korral esineb rakkudes tavalise diploidse garnituuri asemel kolme-, nelja-, isegi kaheksakordne kromosoomide arv (triploidne, tetraploidne või oktaploidne garnituur).

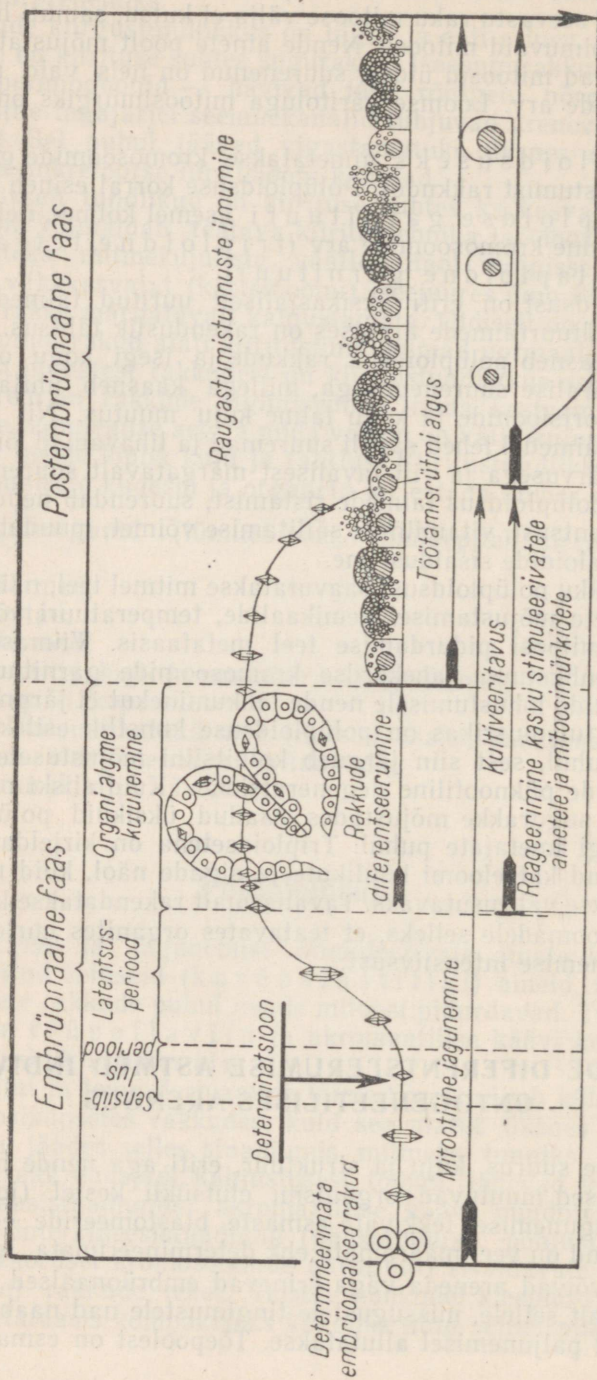
Polüploidset on eriti üksikasjaliselt uuritud taimede puhul, kuna tal kultuurtaimede aretuses on rakenduslik tähtsus. Paljudel juhtudel kaasneb polüploidset rakkude ja isegi kogu organismi teatavamääralise suurenemisega, millega kaasneb ühtlasi taime osade proportsioonide ja kogu taime kuju muutus. Nii on polüploidsetel taimedel lehed sageli suuremad ja lihavamad, õied intensiivsema värvusega ja vili tavalisest märgatavalt suurem. Sageli hõlbustab polüploidset taimede ristamist, suurendab nende vitaalsust, resistentsust, vitamiinide säilitamise võimet, muudab vitamiinide ja alkaloidide sisaldust jne.

Kunstlikku polüploidset saavutatakse mitmel teel, näiteks vilja või seemnete mõjustamisel kemikaalide, temperatuuri või kiiritusega või mitoosi pidurdamise teel metafasis. Viimasel korral omandab puhketuum kahekordse kromosoomide garnituuri, kuna kromosoomide lõustumisele nende lahkuminekut ei järgne.

Vähem tulemusrikas on polüploidse kunstlik esilekutsumine loomade puhul, sest siin järgneb kolhitsiini mõjustusele sagedamini rakkude püknootiline degeneratsioon. Kuid siiski on kolhitsiini varal sugurakke mõjustades saadud üksikuid polüploidseid looteid isegi imetajate puhul. Triploidsetena on kirjeldatud isegi täiskasvanud katseloomi küülikute ja sigade näol, kuid neid andmeid peetakse väheusutavaks. Tavalisemalt rakendatakse kolhitsiini süstimist loomadele selleks, et teatavates organites uurida mitootilise jagunemise intensiivsust.

RAKKUDE DIFERENTSEERUMISE ASTMED INDIVIIDI ONTOGENEETILISES ARENGUS

Rakkude suurus, kuju ja struktuur, eriti aga nende bioloogilised omadused muutuvad organismi elutsükli kestel (joonis 22). Sügoodi jagunemisel tekkivate esmaste blastomeeride edaspidine arengusuund on veel määramata ehk determineerimata. Igast blastomeerist võivad areneda väga erinevad embrüonaalsed struktuurid vastavalt sellele, missugustele tingimustele nad naabrite poolt edaspidisel paljunemisel allutatakse. Tõepoolest on esmased blas-



Joonis 22. Pankrease näärmerakkude diferentseerumise astmed ontogeneetilise arengu kestel. (Ries-Gersch'i järgi.)

tomeerid omnipotentsed selles mottes, et nad üksteisest eralda-
tuina võivad välja areneda iseseisvateks organismideks. Selline
amfiibide puhul hõlpsasti demonstreeritav seaduspärasus kehtib ole-
tatavasti ka imetajate ja inimese puhul ning aitab seletada ident-
sete ehk uniovuulaarsete kaksikute tekkemoodust. Gastrulatsiooni
ehk idulehtede tekke ajal hakkavad rakud edasi arenema kolmes
põhisuunas, mis omakorda lahknevad organite algmete kujunemise
ajal. Samas aga säilib veel rakukoondiste arengupotentsi teatav
labiilsus, mis avaldub selles, et nad normaalset rada arenevad vaid
tavalises asupaigas, lootekeha teise paika transplanteerituna aga
oma arengusuunda mitmeti muudavad. Pärast organi algme kuju-
nemist toimub rakkude edasine diferentseerumine, näiteks näärme-
lises organis setterneerivateks näärme lõpposa rakkudeks ja viima-
süsteemi rakulisteks elementideks. Väljakujunenult säilitavad
rakud erinevates kudedes ja rakuliikides erinevat aega paljunemis-
võime ja erineva individuaalse ea. Kuid päris ühetaolistena ei püsi
rakkude bioloogilised omadused ka mitte nende lõpliku väljaare-
nemise puhul. Kirjeldatud arengutee on irreversiibel: läbikäidud
arenguteed ei saa ümber pöörata või teda mingist vaheastmest
uuesti alustada. Analoogiline arengutee võib toimuda vaid uue
areneva organismi näol.

Paralleelselt rakkude kordkorralise diferentseerumisega muu-
tub ka nende jagunemise intensiivsus, nende kultiveeritavus kunst-
likel söötmeil ning nende mitmekujuline reageerimisvõime.

Paranekroos ja rakkude surm

Mitmesuguste vigastavate agensite toimel tekib rakus elu ja
surma vaheline reversiibel seisund — paranekroos ehk para-
nekrootiline seisund —, kus elu ja surma tunnused esine-
vad paralleelselt. Paranekroosi põhjustavateks agensiteks võivad
olla mürgised ainevahetusproduktid, mikroobide mürgid, narkooti-
lised ained, alkohol, ebatavaline rõhk, happeline reaktsioon, hapniku
puudumine, ravimite liigsed doosid jt. Mainitud tegurite nõrga ja
lühiajalise toime korral elusaine normaalne talitlus taastub, kuid
tugevama ja kestvama toime korral järgneb paranekroosile surm.
Paranekroosi puhul esineb rakuvalkude reversiibel denaturatsioon,
protoplasma kolloidide disperssus väheneb, teatavate elektrolüütide
sidumisvõime langeb, protoplasma reaktsioon nihkub happelisuse
suunas, tsütoplasma viskoossus kasvab jne.

Normaalse elava raku tsütoplasmasse tungivad (organismi
süstimise puhul) vaid üksikud värvained, ladestudes siin tera-
kestena. Paranekroosi puhul seevastu toimub rakuvalkude adsorpt-
sioonivõime suurenemise tõttu tsütoplasma ja ka tuuma värvu-
mine difuusselt; selle tagajärjel muutub tuuma struktuur nähta-
vaks. Ühtlasi kasvab paranekroosi korral ka raku poolt seostatava
värvaine hulk. Tervise taastumise puhul muutub rakk uuesti

värvituks, kuna difuusselt lahustunud värv koguneb taas tsütoplasmasse terakste näol.

Laiemas mõttes vaadeldakse paranekrootilistena ka neid valkude osalist denaturatsiooni põhjustavaid muutusi, mis toimuvad rakkudes füsioloogilise ärrituse tagajärjel. Paranekrootiliste nähtude kaudu on edukalt uuritud mitmeid bioloogilisi protsesse (narkoosi mehhanismi, erutus- ja pidurdusprotsesside olemust jm.).

Paranekroosi mõiste on loodud nõukogude bioloogide D. N. Nassonovi ja V. J. Aleksandrovi poolt 1934. aastal.

Raku surma kriteeriumiks on ta elu taastamatus. Surnud rakk kaotab toitumise, hingamise, erutuvuse ja sigimise võime ning samas muutub tema permeaablus ja biokolloidide keemilis-füüsikaline seisund. Surnud rakk laseb endasse difundeerida valikuta väga mitmesuguseid aineid, elusrakk aga vaid teatavaid. Plasma kõrval värvub surnud rakus ka tuum. Elavatel rakkudel on tuum optiliselt struktuuritu ja tsütoplasmast piiritlemata. Surnud rakus aga on muutunud valgusmurdivuse tõttu tuuma struktuur eristatav: surnud raku tuumas ilmuvad nähtavale samad struktuurid mis tavalises histoloogilises preparaadiski. Surnud raku puhul asendub vitaalne värvuvus tavalise histoloogilise värvuvusega, s. o. rakk laseb kõiki oma osi värvida aluseliste või happeliste värvidega. Akridiinoranžiga värvituna helenduvad (fluorestsentsmikroskoobis uurituna) surnud rakud vaskpunase fluorestsentsiga, elavad aga helerohelistena.

RAKUTEORIA

Rakuteooria väidab, et kõikide organismide (taimede ja loomade) põhiliseks struktuurseks elemendiks on rakk. Sellele üldistusele jõudsid möödunud sajandi algul mitmed teadlased (Oken, Geoffroy Saint-Hilaire, Dutrochet, Purkinje, Schleiden jt.), kuid kõige reljeefsemalt ja mitmekülgselt argumenteerituna esitas rakuteooria esmakordselt oma 1839. aastal ilmunud töös Theodor Schwann.

Rakuteooria on kogu orgaanilise looduse elementaarse koelise struktuuri ühtsuse teooria; ta väidab taimsete ja loomsete rakkude sarnasust (analoogia ja homoloogia mõttes) ja kõikide hulkraksete organismide arengut ühe ning sama seaduspärasuse põhjal. Rakuteooria oli tolle aja kõige laiemaks teoreetiliseks üldistuseks ja ta viljastav mõju avaldus kõigi bioloogiateaduste edaspidisele arengule. Engels loeb rakuteooriat, aine ja energia jäävuse seadust ja Darwini poolt püstitatud evolutsiooniteooriat XIX sajandi kõige tähtsamateks avastusteks.

Kuid Schwanni poolt postuleeritud esialgsel rakuteoorial olid ka mitmed puudused, mis seletuvad tolleaegse uurimisandmestiku ja uurimistehnika algelise tasemega. Siia kuulub kõigepealt autori

paikapidamatu arvamus rakkude tekke küsimuses. Schwanni väitel pidid rakud tekkima tsütoblasteemiks nimetatavast struktuuritust aimest, mitte aga pre-eksisteerivate rakkude jagunemise teel, nagu seda teame tänapäeval. Nõrgaks kohaks Schwanni rakuteoorias oli ka raku iseloomustamine indiviidina või iseseisva ter-vikuna.

Aegade kestel on rakuteooria sisu täpsustatud ja mittesobiv sellest kõrvaldatud, kuid samal ajal on tema sisu üksikasju tõl-gendatud mitmelt poolt erinevatel aegadel ka ebaõigesti. Viimaste hulka kuulub Rudolf Virchowi poolt püstitatud õpetuse (tsellulaarpatoloogia) väide rakkude arengu, ehituse ja talitluse iseseisvusest, nende sõltumatusest kogu organismi suhtes. Orga-nism on Virchowi väite järgi rakkude summa. Selles õpetuses on ignoreeritud organismi terviklikkust ja üldised seaduspärasused on tuletatud siin ebaõigesti osade seaduspärasustest. Lugeses raku ainsaks eluselemendiks organismis, pidas Virchow elutuks igasugust rakkudevahelist ainet; ometi on neil oluline tähtsus nii-hästi normaalsetes kui ka patoloogilistes protsessides ja nad kan-navad endas teatavaid elusaine tunnuseid.

Viimastel aastatel on «uue rakuteooria» nimetuse all püütud esitada väiteid, mille põhjal rakud võivat tekkida ka mitterakuli-sest elusainest, rakkude laguproduktidest jne., kusjuures sellist tekkemoodust omistati isegi sugurakkudele. Kuid hulgalised kont-rollkatsed ei ole suutnud tõestada «uue rakuteooria» paikapidavust ja samuti on see vastuolus kogu kaasaja tsütoloogia faktilise ja teoreetilise andmestikuga.

Kaasaja rakuteooria rõhutab organismide ehituse rakulist orga-nisatsioonivormi koos viimase detailide muutlikkuse ja mitmekesis-tumisega ühenduses organismide pideva arenemisega. Tema väite järgi ei toimu praegusel evolutsiooniastmel rakkude teket struk-tuuritust elusainest ega rakkude mitmesuunalist übermuutumist hoopis teisteks rakuliikideks.

Seni on rakuteooria raames veel läbi töötamata küsimus raku-liste struktuuride fülogeneetilisest arengust; samuti teatakse veel vähe rakulise organisatsioonivormi ajaloolisest tekkest, hulkraku-lisuse tekkest ning rakulise struktuuri tähtsusest organismide arengus.

KOED

KUDEDEST ÜLDISELT

Rakud ja nende poolt produtseeritud rakuväline ehk rakkudevaheline substants moodustavad ühise tekke, struktuuri ja talitluse alusel k u d e d e k s (*histos*) nimetatavaid koondisi. Viimased on organite suhtes bioloogiliseks ehitusmaterjaliks.

Koed on rakulise ja rakuvälise elusaine miljoneid aastaid kestnud arengu produktideks. See areng on toimunud enamasti lahknevalt ehk divergeeruvalt, kuid üksikutel juhtudel on erineva päritoluga ja ilmega koed keskkonna tingimustest ja ühetaolise talitluse täitmisest tulenevalt sekundaarselt üksteisele uuesti lähenenud. Üldiselt on kudede omapära fülogeneetilises arenguprotsessis (fülohistogeneesi käigus) väga kindlalt fikseerunud. See avaldub nende ontogeneetilises arengus (histogeneesis), struktuuris, talitluses ja plastilisuses (reageerimise mooduses patoloogilistele või eksperimentaalsetele tingimustele). Koed nõuavad oma arengu ning normaalse struktuuri ja talitluse säilitamiseks karakterseid keskkonna- ja omavahelise seose tingimusi, kuid samuti on kindlasuunaliselt välja kujunenud kudede reageerimise moodus ebatavaliste tingimuste ja vigastavate ärrituste suhtes. Kudede geneetilise, morfoloogilis-füsioloogilise ja reageerimisvõime (plastilisuse) omapära selgitamine ja tundmaõppimine on histoloogiks nimetatava bioloogilise teadusharu ülesandeks.

Kudede klassifikatsiooni mooduseid on mitu. Enamikus lähtutakse morfoloogilis-füsioloogilistest tunnustest kui kõige hõlpsamini fikseeritavaist. Paaril viimasel aastakümnel on nõukogude histoloogide poolt püütud morfoloogilis-füsioloogilist kudede klassifikatsiooni asendada histoloogiliste struktuuride loomuliku süsteemiga, milles struktuurilise ja talitlusliku omapära kõrval on arvestatud ka kudede ajaloolist päritolu ja nende reageerimisvõime (plastilisuse) omapära. Käesolevas töös tutvustatakse kudesid nii ühe kui teise klassifikatsiooni alusel, kuid peamise lähtekohana on siin kasutatud morfoloogilis-füsioloogilist klassifikatsiooni kui tänapäeval üldisemalt tuntud ja meditsiini rakenduslikudes distsipliinides arvestatavat.

Morfoloogilis-füsioloogiliselt jagatakse koed nelja rühma ja viimased arvukateks liikideks ja alaliikideks järgnevalt:

- | | | |
|---|--|---|
| I. Epiteel- ehk piirkoed
<i>ehk dermaalse</i> | | { Katte-epiteel
Näärme-epiteel
Neuroepiteel |
| II. Tugi- ehk <i>side</i> sisekesk-konnakoed
<i>mesoderm</i> | { Troofilised koed
Toestus-funktsiooniga koed | { Veri ja lümf
Retikulaarne sidekude
Rasvkoed
Kohev sidekude
Tihe sidekude
Kõhrkude
Luukude |
| III. Lihaskoed ehk kontraktiilsed koed
<i>meso, ehk</i> | | { Silelihaskude
Vöölihaskude
Südamelihaskude |
| IV. Närvikoed
<i>ehk</i> | | { Närvikude kitsamas mõttes
Neuroglia |

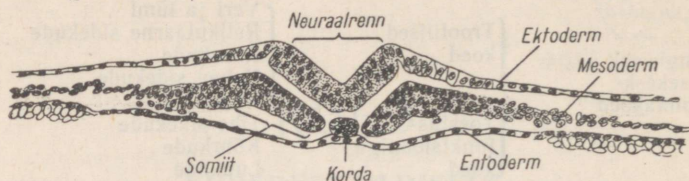
Veelgi kaugemale ulatuva jaotuse esitame vastavate kudede kirjeldamise puhul.

Esitatuist iseloomustuvad epiteelkoed rakkudevahelise substantsi puudumisega ja pindmise asendiga, tugikoed intertsellulaar-substantsi rohkuse ja rakkude hajutatusega, lihaskoed fibrille sisaldavate pikkade kontraktiilsete elementidega — lihaskiududega —, närvikude oma struktuuriliste elementide spetsialiseerunud võimega erutust juhtida.

Kudede arengulist mitmekesisustumist arvestades on mõistetav nende omavaheline teatav sarnasus või siirdevormide esinemine kudede vahel. Nii näiteks seisab neuroepiteel morfoloogiliselt ja talitluslikult lähedal närvikoele, nn. müoepiteelirakud lihaskiududele, kiulist kõhrkude võib vaadelda ka tiheda sidekoe alaliigina jne. Koed ei liitu organiks kompaktses massina üksteise kõrval asetsedes ehk mosaiikselt, vaid tihedasti üksteisega läbipõimunult. Sellest tingituna ei ole võimalik kudede täpne isoleerimine anatoomilise dissektsiooni teel ega nende üksikasjaline uurimine makroskoopiliselt. Kudede makroskoopilist isoleerimist kasutatakse küll mõnel puhul (kudede suhtelist kasvu organismis jälgides), kuid sel teel eraldatav materjal sisaldab alati mitmekesisaid kõrvalisi koe-elemente. Nii näiteks sisaldab skeletilihas peale vöölihaskoe ka tugi- ja närvikoe elemente, rasv peale rasvkoe ka kiulist sidekude, luud peale luukoe tugi- ja närvikoe komponente jne. Kudede täpsem eristamine võib seetõttu toimuda üksnes mikroskoopilise preparaadi vaatluse teel. Seejuures ei saa me eelöeldu põhjal enamasti kasutada puhast, ainult teatavat kude sisaldavat preparaati, vaid mingist organist hangitud materjali, milles püüame histoloogilise tehnika varal selgitada koeliikide esinemist ja ehitust.

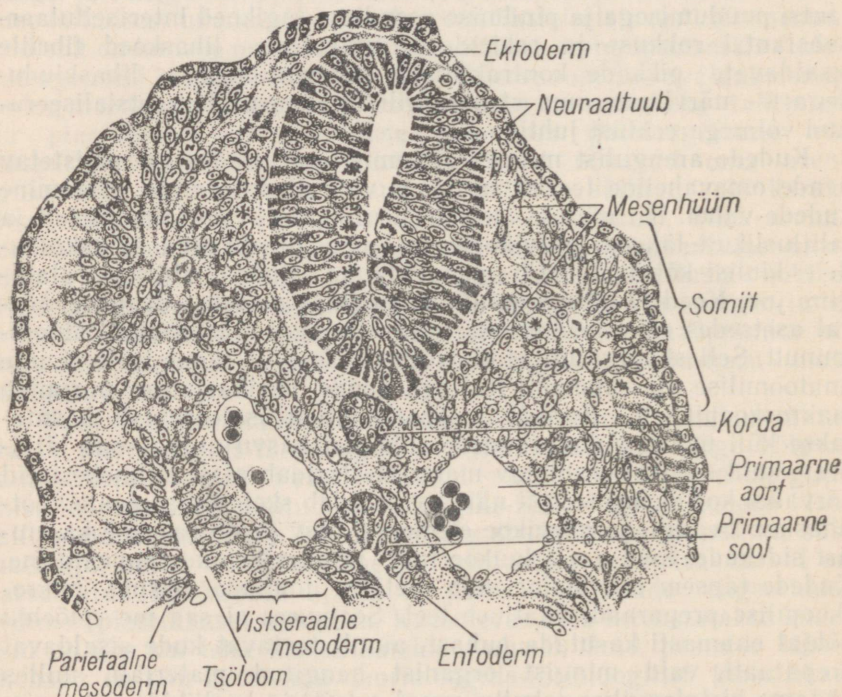
Et koe lähem ilme, kasv, regeneratsioon jne. sõltuvad tema asendist organis, siis on mõistetav, et me kudede iseloomustamisel ei saa täiesti mööda minna organite mikroehitusest.

Rakkude esmane diferentseerumine lootelisteks kudedeks toimub idulehtede — ekto-, ento- ja mesodermi moodustumise näol (joonis 23).



Joonis 23. Viiesegmendilise kanaembrüo ristlõige.

Neist säilitavad ekto- ja entoderm oma epiteelilaadse puhtraku-lise ehituse ja pindmise (piiri-)asendi. Mesodermist diferentseerub mesenhüümiks nimetatud looteline kude, mis moodustub tähekuju-listest isekeskis anastomoseerunud rakkudest ja nende vahel aset-sevast struktuuritust põhjainest (joonis 24).



Joonis 24. Merisea embrüo idulehtede staadiumis. (Maksimovi järgi.)

Iga idulehe ja mesenhüümi edasine diferentseerumine toimub kindlas suunas ja selliselt, et epiteelkude areneb kõikidest idulehtedest (epidermis ektodermist, seedekanali epiteel enamikus entodermist, kusejuha, emaka ja kelmete epiteel mesodermist ning vere-soonte endoteel mesenhüümist). Kõik tugikudede liigid on mesenhüümäalse päritoluga. Lihaskude tekib samuti mitmest erinevast allikast, kuid kogu närvikude on ektodermi derivaadiks.

Ontogeneetilise arengu kestel ei jõua kõik koe-elementid (rakud ja rakuvälised moodustised) ühele ja samale arenguastmele. Kudede diferentseerumisaste erineb eati ja ka liigiti. Diferentseerumise algastmeil püsivad ja paljunemisvõimet säilitavad rakud on vastavate kudede kambiaalseteks elementideks. Nende varal toimub koe kasv, koe-elementide uuendumine ja vigastuste paranemine (regeneratsioon). Kambiaalsete elementide poolest on eriti rikkad tugikoed ja teatavad epiteelkoe liigid. Teataval määral leidub neid aga ka lihas- ja närvikudedes. Enamasti paiknevad nad verekapillaaride vahetus naabruses.

KUDEDE SPETSIIFILISUS JA METAPLAASIA

Metaplaasiaks nimetatakse teatud väljakujunenud koeliigi muutumist teiseks, morfoloogiliselt ja funktsionaalselt erinevaks, uutele funktsionaalsetele tingimustele või muutunud keskkonnale kohandunud koeliigiks. Sellist, peamiselt epiteel- ja sidekoe liikide puhul esinevat nähtu põhjustavad tavaliselt mitmekesised pikemat aega toimivad patoloogilised protsessid (infektsioon, avitaminoos jt.) või muutunud talitlus. Nii võib mitmerealine rips-epiteel hingamisteedes asendada mitmekihilise lame-epiteeliga või kiulise sidekoe asemel võib tekkida kõhr- või luukude.

Varemini peeti tõepäraseks isegi koerühmadevahelist metaplaasiat (epiteelirakkude muutumist sidekoerakkudeks ja vastupidi) ja isegi praegu leidub üksikuid teadlasi, kes väidavad kudede võimet ulatuslikkudeks ümberkujunemisteks. Kogu selle seisukoha tõendamiseks esitatud materjal osutub aga mitteveenvaks. Tuleb arvestada seda, et teatava konkreetse koe areng ja seega ka piirid, mille ulatuses on selle muutused võimalikud, on määratud vastava koe fülogeneetilise arengu kaudu ja on seega allutatud väga kindlatele seaduspärasustele. Rikkaliku eksperimentaalset laadi faktilise materjali uurimine on näidanud, et selgroogsete kudedel on kindel histoloogiline determineeritus ehk spetsiifilisus, et teatavast embrüonaalsest algmest diferentseerunud koed ei ole võimelised ümberkujunema kudedeks, mis arenevad teistest embrüonaalsetest algmetest.

Idulase histoloogiline diferentseerumine algab väga varasest east ja viib kord-korralt kudede ikka kitsamale spetsialiseerumisele ja nende vastastikku ümbermuutumise võime piiratusele.

Metaplaasia võib toimuda vaid kindlas suunas ja üksnes sellistes morfogeneetilise potentsi piirides, mis on tingitud vastava koeliigi iseloomust, tema kuuluvusest sellesse või teise kudede fülogeneetilisse süsteemi. Oma koelist omapära või spetsiifikat säilitavad koed nii põletikuliste protsesside puhul, kasvajates kui ka koekultuurides. Nii ei muutu enterodermaalne koetüüp, mis esineb mao- ja soole-epiteeli näol, kunagi epidermaalsesse koetüüpi kuuluvaks mitmekihiliseks lame-epiteeliks või tsölonefrodermaalse koetüübi esindajate taoliseks. Küll aga võib metaplaasia toimuda vastava geneetilise koetüübi piirides.

EPITEELKOED

EPITEELKUDEDEST ÜLDISELT

Epiteelkoeks nimetatakse keha vabu pindu katvat rakukihti. Et ta võib areneda kolmest idulehest (ekto-, ento- ja mesodermist) kui ka mesenhüümist (endoteel) ja et ta talitus on mitmekesine, siis pole epiteelkude iseloomustatav geneetiliselt ega füsioloogiliselt. Epiteelkoe mõiste on eeskätt morfoloogiline.

Vabade pindade kattena moodustab epiteelkude piiri ühest küljest välismaailma ning organismi ja teisest küljest kehavedelikude (veri, lümf, sünoovia jt.) ning kindlat koetist omavate kehaosade ja organite vahel (joonis 25), olles reguleerivaks barjääriks nii ühes kui ka teises suunas liikuvatele ainetele. Välismaailmast organismi tungivad ained ei pääse teiste kudede juurde epiteelkude läbimata, samuti peavad organismis tekkinud elimineeritavad produktid väljapääsuks sama piiri taas ületama. Siit tuletub tema sageli kasutatav piirkoe nimetus. Vastavalt paigutusele eristame epiteelis väljaspoolset v a b a p i n d a ja epiteeli all asetseva sidekoega seostuvat b a s a a l s e t p i n d a.

Epiteel on rakk-kude; intertsellulaarsubstantsi leidub siin niivõrd vähesel määral, et seda epiteeli klassifitseerimisel (alaliikideks jagamisel) ei arvestata. Erineva kõrgusega ja sageli korrapärase kujuga rakud asetsevad siin tihedasti üksteise kõrval või ka üksteise peal, jättes eneste vahele üksnes pilujad rakuvahelised ehk intertsellulaarsed koevedelikuga täitunud ruumid. Nagu allpool näeme, on tugikoes olukord vastupidine: koe ilme määrajaks on seal eeskätt intertsellulaarsubstants. Ka lihas- ja närvikoes ei asetse rakkudega võrreldavad koe-elementid epiteelirakkudetaoliselt üksteise vastas, vaid nende vahel leidub erineval määral side- või gliakude.

Epiteelkude on puhaskude. Vastandina teistele, organismis isekeskis tihedasti läbipõimunud segakudedele (tugi-, lihas- ja närvikude) leiame epiteelis koelises mõttes võõrelementidena üksnes närvilõpmeid ja mittekonstantselt esinevaid sidekoelisi rändrakke. Üldiselt on epiteel teistest kudedest õhukese b a s a a l m e m b r a a n i (*membrana basalis*) abil selgepiirilisel eraldatud.

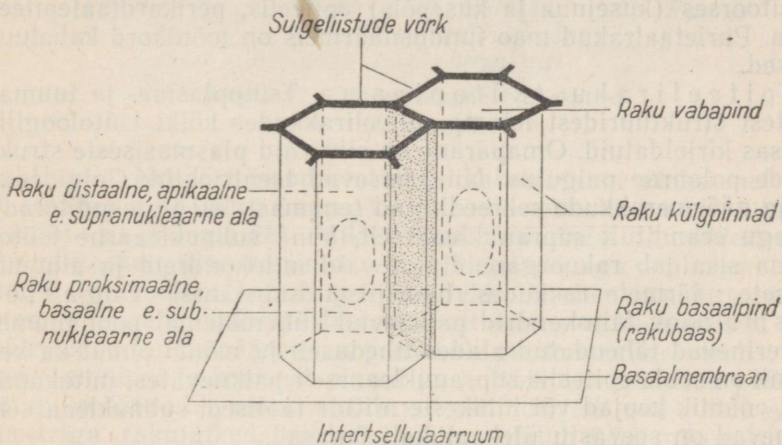


Joonis 25. Epiteelkude, mis siinsel pildil katab väljastpoolt musta joonena sea emaka limaskesta kurdu. Mikrofoto. Suurendus 28 korda. (E. L a m b u r i järgi.)

Epiteelkoes puuduvad tavaliselt kõikjale tungivad verekapillaarid; epiteeli õheduse tõttu võimaldub tema toitumine osmootsel teel. Üksnes tigujuha välisseina piiratud ala (*stria vascularis*) epiteel moodustab selles suhtes erandi ja verekapillaarid tungivad ka munasarja folliikulite epiteelisse (granuloosasse) folliikulite lõhkemise ehk munanemise (ovulatsiooni) eel. Toiteallikas asetseb seega epiteeli basaalpinna vastas, mitte aga epiteelis endas. Vastavalt sellele osutub epiteeli basaalne kiht pindmisest paremini varustatuks. See asjaolu koos teiste tingimustega põhjustab epiteelirakkude morfoloogilisi ja funktsionaalseid erinevusi koe sügavuse suunas; isegi üksikrakkude basaalne ja pindmine osa erinevad seetõttu isekeskis, missugune näht on tuntud epiteelirakkude polaarse diferentsi ehk heteropolaarsuse nimetuse all. Eriti reljeefselt avaldub viimane ainukihilises kõrgprismalises mao- ja soole-epiteelis, samuti näärmeis. Epiteelkoe kõrval esineb heteropolaarsus erineval määral ka närvi- ja gliakoe rakkudes. Veresoonte puudumine epiteelis ja epiteeli teatavatele liikidele omane kõrge regeneratsioonivõime on tingitud evolutsiooniliselt epiteelkoe piirasendist ja sagedasest vigastumisvõimalusest.

EPITEELRAKUD

Epiteelirakkude kuju ja suurus. Epiteelkude moodustavad rakud on üldiselt kompaktsed moodustised, millede pikkuse ja jämeduse või paksuse ja laiuse vahekorrad ei erine niisuguses ulatuses nagu näiteks lihaskoe elementidel ning milledel tavaliselt puuduvad rakukehast väljuvad pikad jätked. Raku välispinnad on siin enam-vähem tasased ja rakud ise sarnanevad sageli geomeetriliste kehadega. Üksnes erandlikult leiame haralisi epiteelirakke (näärmete korvrakud, hamba emailiorgani pulbira-



Joonis 26. Epiteelirakkude kirjeldamisel kasutatavad topograafilised mõisted.

kud, tuumuse epiteliaalse päritoluga retiikulimirakud). Ühekihilises epiteelis on teatava ala rakud isekeskis sarnased (isomorfseid), mitmekihilises epiteelis leiame aga ühelt ja samalt kohalt, epiteelikihi erinevast sügavusest väga mitmekujulisi (anisomorfseid) rakke. Epiteelirakkude suurus on tunduvalt erinev; nende suurus võib ulatuda üle 30 mikroni.

Epiteeliraku pinnad ja alad. Epiteelirakkudes eristame külgpindu, mille kaudu nad on naabritega kontaktis, ja basaalmembraani vastas asetsevat või basaalmembraani poole suunatud basaalpinda ning epiteeli pinnale ulatuvat vabapinda. Ka raku enda jagame basaalseks ja pindmiseks või tuuma seisukohalt sub- ehk infranukleaarseks ja supranukleaarseks osaks. Püramiidjates näärmerakkudes nimetatakse raku tuumapealset ala sageli ka tipmiseks ehk apikaalseks (joonis 26). Raku supranukleaarne osa on enamasti suurem subnukleaarsest.

Epiteeliraku tuum. Tuuma kuju on kohandunud vastava raku kujule; nii osutuvad isoprismaliste rakkude tuumad ke-

rajateks ja kõrgprismalisteks piki rakku paiknevad tuumad ovaalse-
teks või kepikujulisteks, kuna lamedates rakkudes on ka tuumad
rakukeha suunas lamedastunud. Epiteelirakkude kuju passiivse muu-
tuse puhul kohandub tuuma vorm uuele rakukujule. Harvemini esi-
neb tuum funktsioonivõimelistes epiteelirakkudes kortsunud ke-
hana (karikrakud, limanäärmete sekreediküllased rakud). Üldiselt
on kromatiinsubstantsi paigutus epiteelirakkude tuumades võrdle-
misi hõre, mistõttu kromatiini struktuur värvitud preparaadis on
hästi eristatav. Epiteelirakud on suures enamikus ühetuumalised;
mitmetuumalisi rakke leidub võrdlemisi sageli maksas, harvemini
transitoorses (kusejuha ja kusepõis) epiteelis, perikardiaalepitee-
lis jm. Parietaalrakud mao fundusnäärmeis on mõnikord kahetuu-
malised.

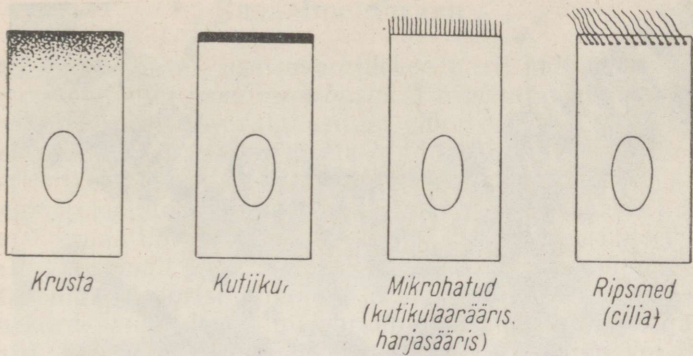
E p i t e e l i r a k u t s ü t o p l a s m a. Tsütoplasma- ja tuuma-
sisestest struktuuridest leiame epiteelirakkudes kõiki tsütoloogili-
ses osas kirjeldatud. Omapärane on siin vaid plasmasiseste struk-
tuuride polaarne paigutus. Nii asetsevad tsentrioolid, Golgi apa-
raat ja näärmerakkude sekreediterad (enamasti ka pigmenditerad)
peaaegu eranditult supranukleaarselt, kuna subnukleaarne tsüto-
plasma sisaldab rakuorganoididest vaid mitokondreid ja albumi-
noosete näärmete rakkudes basofiilset substantsi *e r g a s t o -*
p l a s m a näol. Mitokondrid paiknevad küll mõlemal pool tuuma,
kuid erinevad tähendatud alades tiheduselt ja mõnel puhul ka ku-
jult; nii on soole-epiteelis supranukleaarselt paiknevatest mitokond-
ritest enamik kepjad või lühikeste niite taolised, subnukleaarselt
paiknevad on seevastu ülekaalukalt ümarad.

EPITEELIRAKKUDE VABA PINNA KATTED

Epiteelirakkude vaba pind kattub organismi sisemuses ühtedel
juhtudel välispinna suunas kord-korralt tiheneva homogeenise tsü-
toplasmakihi, mida nimetatakse *k r u s t a k s* (koorikuks). Sel-
lise, eeskätt kuseteede epiteelis esineva raku pinnakatte ülesandeks
on mõlemasuunalise osmoosi tõkestamine, millega käesoleval juhul
vältitakse uriiniomaste ainete verre tagasiimendumist (joonis 27).

Tsütoplastast selgepiirilisel eristatavat (ja eraldatavat) tihe-
nenud homogeenset pinnakatet nimetatakse *k u t i i k u l a k s*
(*cuticula*). Kutikulaarkate esineb tüüpilisemalt emailiprismade,
läätsa kihnu, sisekõrva katte- ja otoliidimembraanide näol ning
sisekõrva retseptoorsete ja mõnede tugirakkude pinnal (*lamina*
reticularis jt.). Kutikulaarkattena iseloomustati varemalt ka mit-
meid protoplasmalistest jätketest moodustatud pinnakatteid, sest
nad näisid endisaegsete mikroskoopide nõrga lahutusvõime tõttu
homogeensetena.

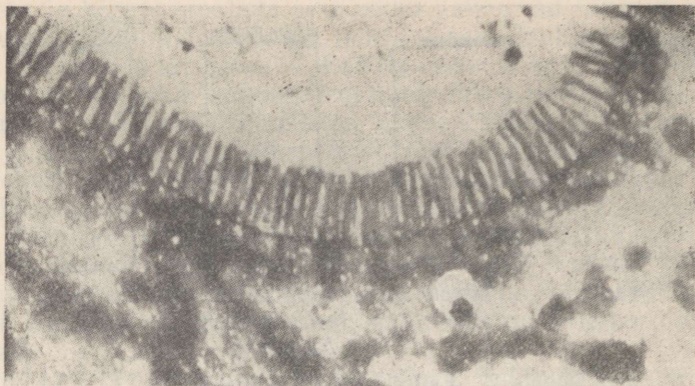
Levinumalt esinevad rakkude vabal pinnal tsütoplastalised
m i k r o h a t u d. Mikrohattudega kaetud epiteelialad on vastupidi-
selt kuseteede epiteelile kohandunud eriti tõhusale resorptiivsele



Joonis 27. Epiteelirakkude pinnakatted.

talitlusele. Nendest moodustatud pinnakatet nimetatakse nefronite peasades *harjasääriseks* ja soole-epiteelis *kutikulaarääriseks* (joonis 28). Mikrohattude esinemist on võidud elektronmikroskoopilise uurimise varal avastada aga ka mitmel pool mujal (neerudes Henle lingu peen- ehk ülejuhteosas, türeoidnäärmes, suprarenaalnäärme fastsikulaattsoonis, epididüümis, sapi-põies, mao fundusnäärmetes, peensoole peritoneaalmesoteelis, trahheas, amnioni ja koorioni pinnal jm.). Kõikides mainitud paikades on mikrohatud ühetaolised sõrmjad (silinderjad) 400—1400 Å diameetriga rakujätked, millede pikkus ulatub 0,08 mikronist kuni 2,1 mikronini. Iga mikrohatt on väljast kaetud umbes 100 Å paksuse osmiofiilse kihiga, milles asetseb morfoloogiliselt tsütoplasma-ga sarnanev hele (mõnikord vakuole sisaldav) aine. Allpool iseloomustatavatest ripsmetest erinevad mikrohatud longitudinaalsete fibrillide puudumisega. Mikrohattude arv ja paigutus erineb eri rakuliikides. Väga korrapäraselt ja ühepikkustena paiknevad nad peensoole kutikulaaräärises ja neerude harjasäärises. Peensoole hatu ühe epiteeliraku pinnal võrdub mikrohattude arv ligikaudu 3000-ga ja nefroni harjasäärise ühel ruutmikronisel alal on kuni 128 protoplasmalist niidikest. Selliste rakujätkete varal suureneb resorbeeriv pind mitmekümnekordselt.

Edasi on raku vabal pinnal esinevateks moodustisteks *ripsmed (cilia)*, mis ühes tasapinnas liikuvatena katavad hingamisteede ja uteriintuubi (munajuha) epiteeli. Nad on alati seoses rakusiseste (tsentrioolidest arenenud) sõmeratega, *basalkehake*stega, mis on liikumistsentriteks. Kui ripsmed on ba-saalkehakestest lahutatud, siis lakkab ripsmete liikumine. Bronhiolides esinevad ripsmed 2—3 mikroni pikkuste ja 0,15—0,2 mikroni jämeduste silinderjate moodustistena, mis koosnevad umbes 100 Å paksusega membraanist ja selle all asetsevast 8—9 niidist diameetriga 300 Å koos ühe tugevama (aksiaalselt paikneva) telgniidiga. Niidikeste vahel asetseb hele struktuuritu aine. Tsüto-



Joonis 28. Mikrohattudest koosnev kutikulaarääris soolenäär-
mest. Suurendus 16 000 korda. (B o u r n e'i järgi.)

plasmas asetsevas ripsmete juureosas liituvad perifeersed niidid silindri siseküljega ja samal ajal muutub telgniit peeneks. Ripsme juureosa (pikkus 0,7—0,8 mikronit) vastab tavalises mikroskoobis eristatavale *b a s a a l k e h a k e s e l e*.

Ripsmete vahealadel esinevad bronhioolides veelgi peenemad ja lühemad, kuid arvukamad mikrohatud heledama telje ning tumedama välismembraaniga, milledele omistatakse resorbeerivat toimet.

Liikuvad ripsmed puhastavad neid katva limakihi vahendusel hingamisteid: limakihiile sattunud mikroobid või tolmukübemed kantakse ripsmete lainetava liikumise tagajärjel (nagu reisijad eskalaatoril) faarünksisse, kust nad koos süljega alla neelatakse. Munajuha ripsmetest (ja peristaltilistest liigutustest) põhjustatud vedelikuvool aitab kaasa muna transportimiseks munasarjast (täpselt kõhuõõnest) emakasse.

Aktiivselt liikuvate ripsmete kõrval on paljude rakkude vabal pinnal immobiilsed ripsmed. Neid leidub näiteks sisekõrva retseptoorsetes rakkudes (spiraalorganis, tasakaalutähnides ja -harjades). Siin on nad seotud mehaanilise ärrituse (vedeliku liikumise) retseptiooniga. Teatavad karvakesi meenutavad moodustised esinevad ka haistmis- ja maitsmisrakkude tippudel. Retseptoorsete rakkude karvakeste lähem ilme erineb liikuvate ripsmete struktuurist: neil puuduvad basaalkehakesed ja sisekõrvas on retseptoorsete rakkude karvakesed tihedasti seotud raku vaba pinda katva kütikulaaga. Ebamäärasem on nende pinnamoodustiste ilme ja päritolu, mida munandimanusejuhas kirjeldatakse *s t e r e o t s i i l i d e n a* (*stereocilia*). Mõnelt poolt peetakse neid protoplasmalisteks jätketeks, mis tekivad ühenduses sekreedivakuoolide vabanemisega vakuoolide seina rebenemise teel. Teiselt poolt iseloomustatakse stereotsiile püsivate moodustistena.

Basaalmembraan

Epiteeli ja selle all asetseva sidekoe piiril paikneb *b a s a a l - m e m b r a a n i k s* (*membrana basalis*) nimetatav tihenenud sidekoe kiht, mis koosneb struktuuritust ehk amorfsest põhiainest ja sellesse sulundunud argüofiilsete kiudude võrgust. Nii üks kui teine on katkestamatus seoses sügavamal asetsevate sidekoe elementidega. Hematoksüliin-eesiiniga värvitud preparaatides on basaalmembraan nõrgalt eristatav; tema demonstreerimiseks kasutatakse tavalisemalt kas Mallory meetodit või impregneerimist hõbenitraadiga. Amorfse põhiaine ja argüofiilsete kiudude hulgaline vahekord, samuti basaalmembraani paksus erinevad organiti ja regiooniti. Nii on basaalmembraan nõrgalt arenenud või puudub hoopis kuseteede epiteeli all ja noorte loomade türeoidnäärmes; seevastu aga ulatub tema paksus kornea eesmise ja tagumise epiteeli all (eesmise ja tagumise piirimembraanina) inimesel 5—10 mikronini. Karvanääpsudes näib ta esinevat klaasja kiududevaba struktuurina. Mõnedes paikades (epidermises, korneas, nefroni peaosades) leiduvad basaalmembraani epiteelipoolisel pinnal mitmekujulised süvendid, millesse ulatuvad rakkude jätked.

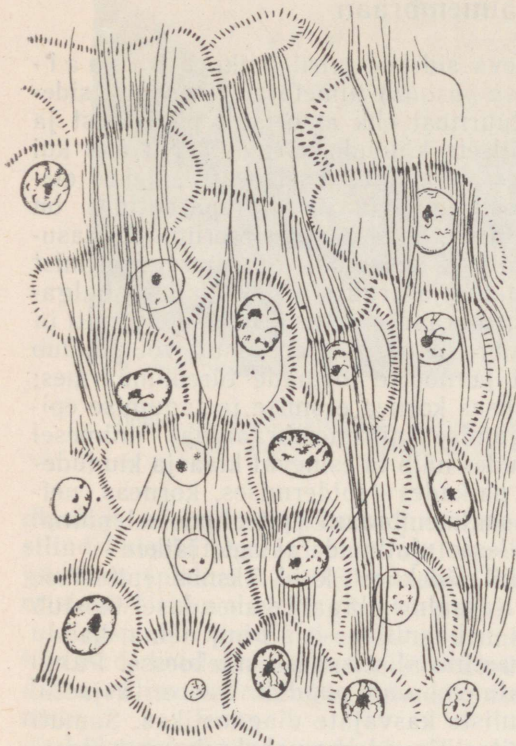
Basaalmembraan tekib küll sidekoest, kuid üksnes epiteelkoe juuresolekul või vahendusel. Basaalmembraani vahendusel teostub kahe naaber-koe omavaheline mehaaniline seos ning tema kaudu tõkestub epiteelkoe sissekasvamine allseisvasse sidekoesse. Pahaloomulistes kasvajates basaalmembraan puudub. See on asjaolu, mida arvestatakse pahaloomuliste kasvajate diagnostikas. Samuti mõjustab basaalmembraan epiteeli ja sidekoe vahel toimuvat ainete voolu.

Ka verekapillaaride endoteel ning (vööt- ja südame-)lihaskiud eralduvad sidekoest basaalmembraanitaolise kile kaudu. Lihaskoes kannab viimane sarkolemmi nimetust.

Epiteelirakkude omavaheline seos

Rakkude liitumine epiteelikihiks toimub mitmeti. Mitmekihilises lame-epiteelis (epidermises ja seedekanali algusosa epiteelikihis) seostuvad rakud omavahel rakkudevaheliste sildade ja mitut raku läbivate tonofibrillide varal (joonis 29). Üksik-rakud on siin naabritest eraldatud koevedelikuga täidetud intertsellulaarsete ruumidega, mida läbivad kahte naaberrakku ühendavad tsütoplasmalised niidid — sillad. Viimased annavad rakule (eriti selle isoleerituse korral) ogaja ilme. Kõige ilmekamalt on sillad arenenud epidermise vahepealsetes alades ja siit on tuletatud ka ogakihi ehk spinooskihi nimetus. Rakkudevahelisi sildu kasutavad ühest rakust teise üle minnes ka tonofibrillid — erilaadsed epiteelisisesed toeskiud.

Lisaks külgpindadevahelisele seosele toimub mitmekihilises ja ainukihilises silinderepiteelis rakkude isekeskne liitumine nende



Joonis 29. Rakkudevahelised sillad ja tonofibrillid epidermises. (Heidenhaini järgi.)

vaba pinna naabruses sulgeliistudeks nimetatavate moodustiste kaudu. Viimaste nimetus tuleb sellest, et nad sulevad liistudekujuliselt oletatavaid rakkudevahelisi ruume. Sulgeliistud moodustuvad tihedast, raudhematoksüliiniga tugevasti värvuvast ainest; epiteeli ristlõikes näeme neid rakkude vabapinna piiril asetsevate tumedate täppidena, kuid pinnavaates on neil korrapärase võrgu kuju. Rips- või ääriskatte nivoost asetsevad nad sügavamal. Veelgi sügavamal on rakkude külgpinnad isekeskis liitunud kas submikroskoopiliste hammasjätkele varal või mõnel juhul ka silakeste abil. Rakkude liitumisele aitab kaasa ka nende baasi seos basaalmembraaniga.

Mesoteeli- (ja endoteeli-) rakkude külgpindade vahel (rakkude piiril) asetseb erilaadne kittaine, mis

(vastandina sulgeliistudele) karaktersest mustub hõbedasooladega impregneerimisel.

Üksikutes paikades ja teatavas arenguastmes võib epiteelkude esineda ka sümplastilise, rakuterritooriumideks jagunemata. Selline epiteelivorm esineb näiteks lootekestades (koriaalses epiteelis), harvemini emakas ning üksikute saarekujuliste aladena ka serooskestades.

Harvemini esineb epiteelkude haralistest rakkudest koosneva võrguna, epiteliaalse süntsüütiumina (emailorganism, tüümuses).

EPITEELKUDEDE MORFOLOOGILIS-FÜSIoloogILINE LIIGITUS

Epiteelkudede jaotus katte- ja näärme-epiteeliks. Vabade pindade katmise (piiristamisfunktsiooni) kõrval on epiteelkoe ülesandeks organismile vajalikkude nõrede valmistamine.

mine — sekretsioon (nõristus) — või tarbetute produktide eemaldamine — ekskretsioon (eritus). Nii katte- kui ka sekretsiooniülesandeid võivad epiteelirakud täita teataval määral ka üheaegselt, kuid enamikus on üksnes sekretsioonitalitlusele kohandunud epiteelirakud organi pinnalt lahkunud ja tunginud n ä ä r m e i d moodustades allseisvasse sidekoesse. Mainitud alusel eristatakse katte- ja n ä ä r m e - e p i t e e l i, mida me järgnevas käsitelus vaatleme eraldi.

Katte-epiteel

Katte-epiteeli morfoloogiline liigitus

Katte-epiteeli morfoloogilisel liigitamisel arvestatakse rakkude kuju ja kihistust. Kui rakud esinevad ainult üksteise kõrval, siis nimetatakse neist moodustunud epiteeli a i n u - e h k ü h e k i h i l i s e k s, rakkude ühtlase kuju puhul aga i s o m o r f s e k s. Mitmekihilises epiteelis paiknevad rakud peale selle veel üksteise peal, ja et siin eri kihtidest pärinevad rakud on kujult erinevad (a n i s o m o r f s e d), siis arvestatakse klassifikatsioonis üksnes pindmiste rakkude kuju. Epiteelirakke, mille läbimõõt ületab kõrguse, nimetatakse l a m e d a t e k s, võrdse kõrguse ja diameetriga nende kuju tõttu aga i s o p r i s m a l i s t e k s e h k k u u b i k u l i s t e k s ja jämedust ületava kõrgusega b a t ü p r i s m a l i s t e k s (kõrgprismalisteks) ehk s i l i n d r i l i s t e k s. Analoogiliselt nimetatakse katte-epiteeli vorme, vaatamata sellele et epiteelikihil tervikuna ei ole midagi ühist mainitud geomeetriliste kehadega. Ainukihilise ja mitmekihilise epiteeli vahevormina eristatakse veel mitmerealist epiteeli, milles anisomorfid rakud kinnituvad küll ühisele alusele, kuid vabale pinnale ulatub ainult osa rakke. Samuti osutub vahepealseks vormiks transitoorne ehk s i i r d e - e p i t e e l, mille pindmiste rakkude kuju ja rakukihtide arv muutuvad märgatavalt, sõltuvalt organi pingutuskraadist.

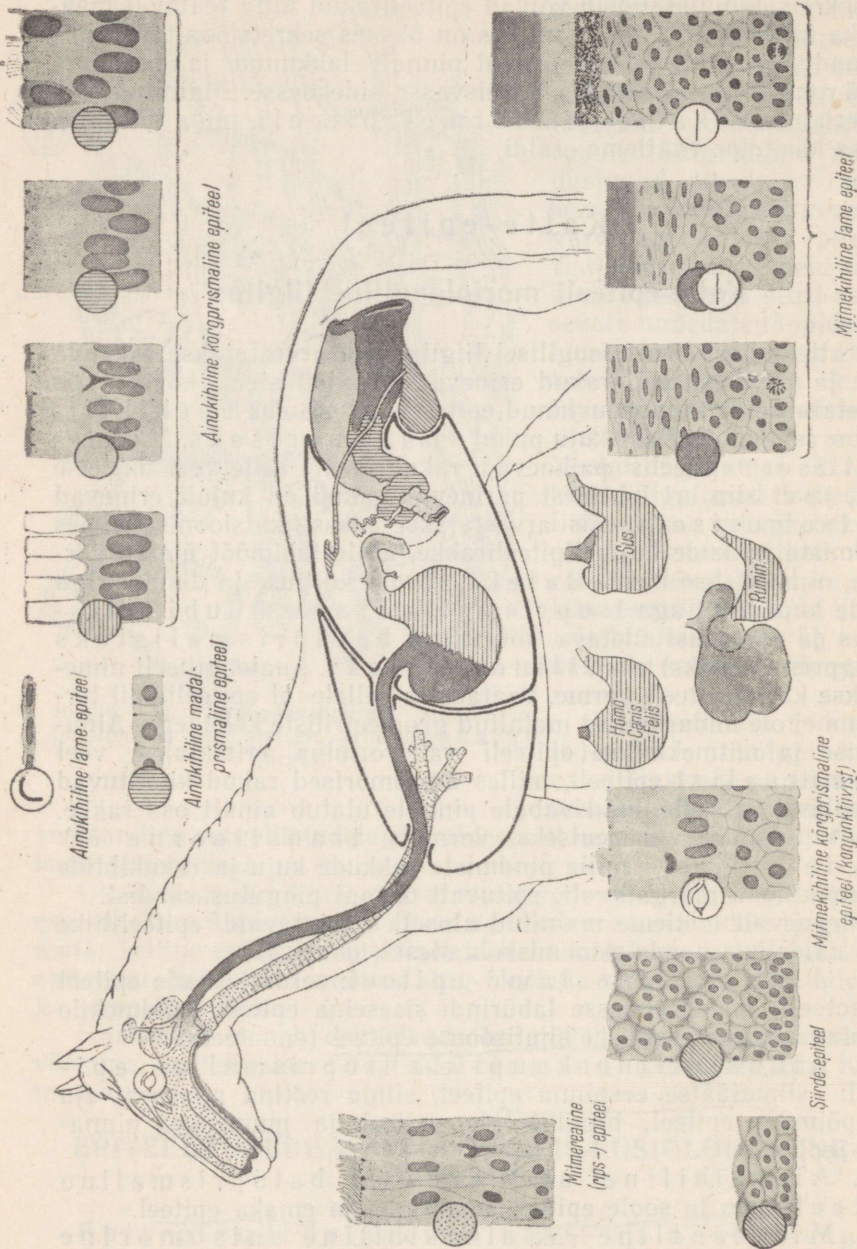
Järgnevalt loetleme mainitud aluseil eristatavaid epiteeliliike ühes näidetega nende esinemiskohtadest (joonis 30).

1. Ainukihiline lame-epiteel: serooskestade epiteel (mesoteel), membranoosse labürindi siseseina epiteel, kuulmekile sisepinna epiteel, vere- ja lümfisoonte epiteel (endoteel).

2. Ainukihiline kuup- ehk isoprismaline epiteel: silmaläätse eespinna epiteel, silma reetina pimeosa, aju soonpõimiku epiteel, bronhiolide epiteel ja munasarja pinna (idu-)epiteel.

3. Ainukihiline silinder- ehk batüprismaline epiteel: mao ja soole epiteel, munajuha ja emaka epiteel.

4. Mitmerealine ehk ainukihiline anisomorfne epiteel: hingamisteede epiteel, kõrvatõrve ja hobuse õhukoti epiteel, munandimanusekanali epiteel.



Joonis 30. Katte-epiteeli liigid ja nende esinemispaigad organismis.

Mitrerekihiline lame epiteel

Mitrerekihiline kõrgrismiline epiteel (kaugunktiivst)

Sirts-epiteel

Mitrerealine (mgs-) epiteel

Aimukihiline kõrgrismiline epiteel

Aimukihiline madal-prismiline epiteel

Aimukihiline lame-epiteel

5. Mitmekihiline lame-epiteel: epidermis (nahaepiteel) ja kutaanse limaskesta epiteel, sarvkesta epiteel.

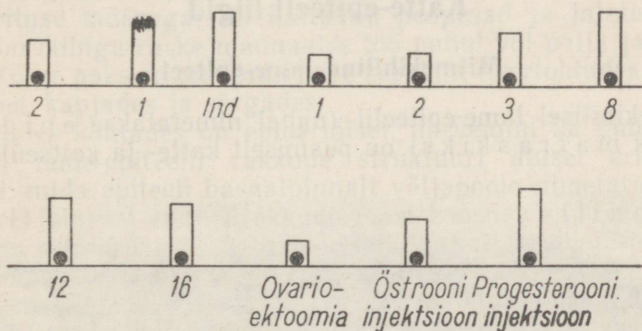
6. Mitmekihiline silinder- ehk batüprismaline epiteel: konjunktiivvõlvi epiteel, kusiti spongioososa epiteel inimesel, mõnede näärmejuhade epiteel.

7. Transitoorne ehk siirde-epiteel: neeruvaagna, kusejuha ja kusepõie epiteel.

Ka näärme-epiteeli iseloomustamisel on kasutatav esitatud jaotus, kuigi näärmete klassifitseerimine ise toimub teistel alustel.

Katte-epiteeli ja teda moodustavate rakkude mõõtmete ning iseloomu muutuvus

Katte-epiteeli ilme ei ole kõikjal ja alati püsiv. Peale paksuse võib muutuda ka epiteeli moodustavate rakkude kuju ja kihistus. Sellise muutuse põhjustajaiks võivad olla: 1) mehaanilised tegurid, eeskätt organi pingutuskraad, ja 2) teatavates (emassugu-)organites toimuvad tsüklilised muutused (joonis 31).



Joonis 31. Veise endomeetriumi katte-epiteeli rakkude suuruse (kõrguse) muutused östraaltsükli eri faasides, peale ovarioektoomiat ja peale östrooni ning progesterooni süsteid. (Asdelli järgi.) Numbrid tähistavad tsükli päevi enne ja peale inda.

Nii muutub söögitoru epiteel neelatava pala läbimisel mitmekordselt õhemaks ja sama leiame ka mao-soolkanali tugeval täitumisel või kunstlikul sirutamisel. Tähendatud epiteeli õhenemisel muutuvad sooles kõrgprismalised rakud isoprismalisteks, kusjuures nende ovaalne tuum ümardub või muutub teises suunas koguni piklikuks. Loomulikult esinevad sellised muutused füsioloogiliselt liikuva seina või varieeruva mahuga organes, puududes jäigale alusele kinnitavas epiteelis (näiteks ninaõones ja silma sarvkestas).

Nahka kattev epiteel (epidermis), eriti selle pindmine sarvestuv kiht pakseneb (peopesadel, jalataldadel jm.) pikaajalise hõõrdu-

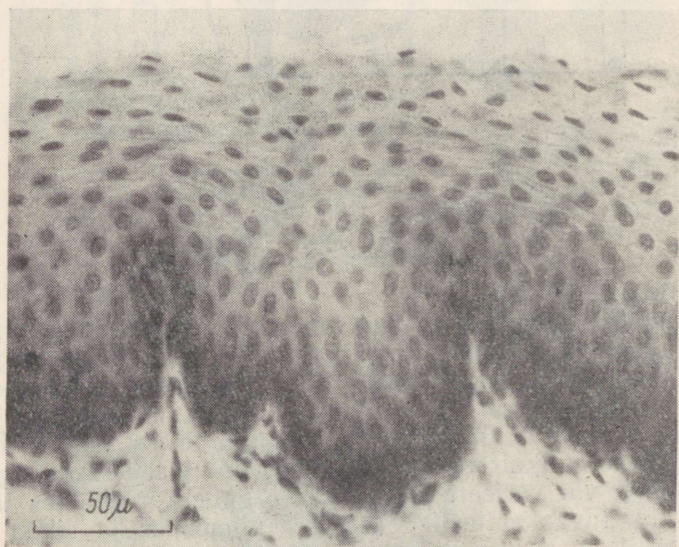
mise ja rõhu suurenemise tagajärjel. Liigse (jalanõude poolt põhjustatud) pigistuse või teiste krooniliste ärrituste korral, mil vigastub ka epiteelialune sidekude, ebakorrapärastub epidermise kasv: tunginud väätidena allseisvasse koesse, kaotab epidermis tasakaalu oma kasvu ja kulumise vahel, moodustades valutundlikke kõrgendeid.

Seksuaaltsükli faasidega kaasnevad muutused ilmnevad kõige reljeefsemalt tupe-epiteelis, avaldudes sarvkihi kaos ja taastekkes, epiteeli paksuse, resp. rakukihtide arvu ja rändrakkude läbilaskvuse muutuvuses. Tähendatud vaginaalepiteeli transformatsiooninäht on paljudel loomadel (eriti närilistel) niivõrd karakterised, et nende varal (täpsemalt epiteeli muutusi peegeldava vaginaalnõre mikroskoopilise pildi järgi) on võimalik östraaltsükli faaside (proöstrum, östrum, metöstrum, diöstrum ja anöstrum) fikseerimine ilma suguorganite lähema anatoomilise juurdluseta. Selliseid suguhormoonide vahendusel toimuvaid muutusi jälgitakse mõningate hormoonipreparaatide standardimisel ja raseduse diagnoosimisel.

Katte-epiteeli liigid

Mitmekihiline lame-epiteel

Mitmekihilisel lame-epiteelil (nahal nimetatakse epidermiseks ehk marraskiks) on peamiselt katte- ja kaitseülesanne,

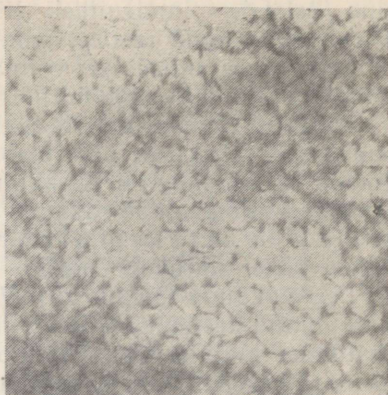
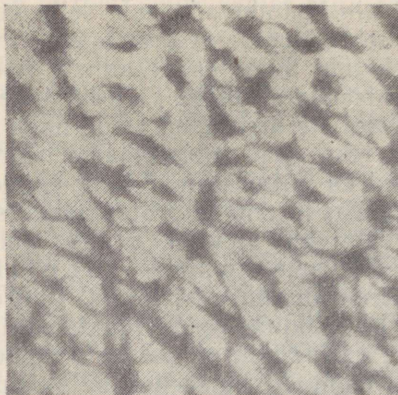


Joonis 32. Mitmekihiline lame-epiteel kassi söögitorust. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

kuna teistele pinnaepiteeli liikidele lisanduvad peale selle veel kõrvalfunktsioonid resorptsiooni, sekretsiooni, ekskretsiooni, ripsliikumise teostamise ja võimalikkude teiste eriülesannete näol. Vastavalt sellele leiame mitmekihilist lame-epiteeli vaid kohtadelt, mis vajavad tõhusat kaitset mehaaniliste ärrituste vastu (nahk ja seedekanali algusosa pärismaoni, resp. mao intestinaalse osani) (joonis 32). Sellele on kohandunud ka mitmekihilise lame-epiteeli struktuur, mis avaldub rakkude tugevas liitumises protoplasmaliste jätkete, intertsellulaarsete sillakeste ja ühest rakust teise ulatuvate peente oksüüilsete kiudude, tonofibrillide kaudu (joonis 29). Epiteeli alumine (Malpighi) kiht on kohandunud katteülesande kõrval ka rakkude sigimisfunktsioonile, sisaldades alati arvukaid mitoose; väline kiht on seevastu epidermises ja karedat toitu kasutavatel loomadel ka seedekanali algusosas koguni sarvestunud. Sarvkiht (*stratum corneum*) kaitseb sügavamal epiteeli väiksemate kriimustuste eest ja suleb Malpighi kihis leiduvad koevedelikuga täitunud intertsellulaarsed ruumid. Sarvkihi vigastumisel pääsevad patogeensed mikroobid naha kaudu kergesti organismi. Sarvkihi paksus muutub paralleelselt mehaanilise ärrituse määraga; nii kattuvad peopesad ja jalatallad eriti paksu sarvkihiga raske manuaalse töö puhul või palja jalu kõndimisel. Kõige paksem on epidermise sarvkiht sarvtohludes, küüntes, küünistes, kapjades ja sõrgades.

Paljudes kohtades on epidermisel, harvemini ka muul mitmekihilisel lame-epiteelil rakkude struktuuri alusel eristatavaid kihistisi, mida epiteeli basaalpinnalt väljapoole nimetatakse järgnevalt: 1) ainsast epiteelirakkude reast koosnev silinderkiht (*stratum cylindricum*); 2) intertsellulaarsillakeste tõttu ogastunud rakkudest koosnev ogakiht (*stratum spinosum*); ühes eelnevaga moodustab see Malpighi kihi (*stratum Malpighi*); 3) basofiilset granulatiooni (keratohüaliinteri) sisaldavatest rakkudest koosnev granuloos- ehk sõmerkiht (*stratum granulosum*); 4) vähestes kohtades (jalatallades, peopesades) esinev homogeenne oksüüilne läbipaistev läikekiht (*stratum lucidum*) ja 5) sarvainest koosnev sarvkiht (*stratum corneum*).

Suhteliselt paksu mitmekihilise lame-epiteeli rahuldav toitumine ja kinnitumine alusele on tagatud epiteeli basaalse pinna ebatasasuse või epiteelisse ulatuvate sidekoeliste papillide (näsade) kaudu (joonis 33). Tähendatud papillid, mille kogumikku tuntakse papillaarkehana (*corpus papillare*), osutavad seda suuremaks ja harulisemaks, mida paksem on neid kattev epiteel. Lihtsamaid papille leidub söögitoru epiteelialusel pinnal — päriskihil ehk prooprial —, eriliselt komplitseeritud on nad küüntes, küünistes ja kapjades. Vastavalt limaskestas päriskihi või kooriumi ehk pärisnaha (epidermisealune kiht nahas) kõrgenditele esinevad epiteelis kongruentsed süvendid, mis on aluspinnalt kõrvaldatud epiteelis selgesti nähtavad. Sellise seose kaudu pääsevad papillides asetsevad verekapillaarid epiteeli



Joonis 33. Mitmekihilise lame-epiteeli basaalne pind (vasakul; suurendus 80 korda) ja selle süvenditesse ulatuvad sidekoe papillid (paremal; suurendus 20 korda). Mikrofoto.

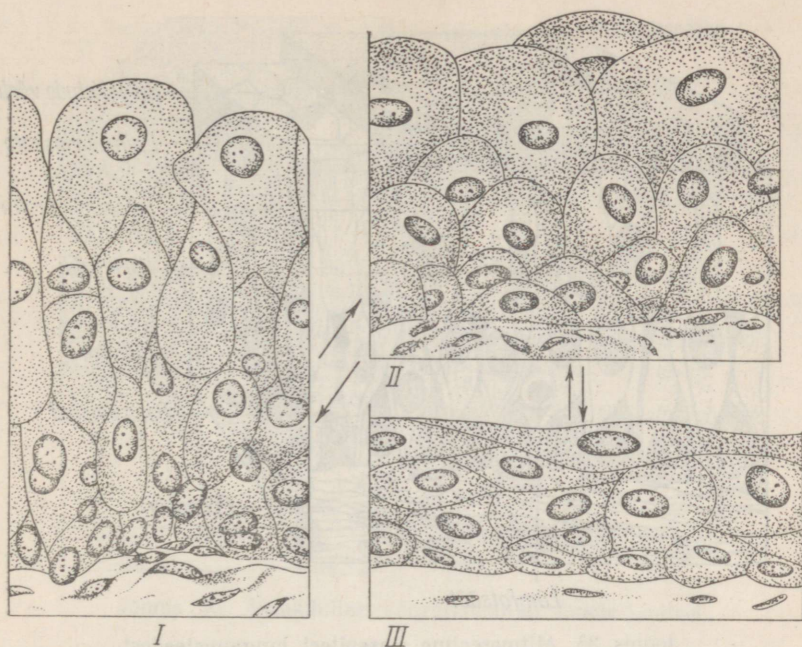
kõikidele osadele palju lähemale, kui see tasapinnalise aluse korral oleks võimalik. Epiteeli teistel vormidel üldiselt puuduvad epiteelikihti tungivad sidekoelised moodustised. Ka on mitmekihilise lame-epiteeli seos alusega palju tugevam kui teistel epiteeliliikidel; nii näiteks vajab sea söögitoru epiteeli eraldumine nädelaid kestvat matseratsiooni, ainukihiline soole-epiteel deskvameerub (irdub) seevastu juba väheste surmajärgsete tundide jooksul.

Transitoorne ehk siirde-epiteel

Analoogilise ühekülgsel katteülesandega näib olevat ka kuse-tees esinev transitoorne ehk siirde-epiteel (joonis 34). Epiteeli basaalsed kihid moodustuvad siin väikestest ümaratest või isoprismalistest rakkudest, mille vahel puuduvad selged piirjooned. Epiteeli pinna suunas rakud suurenevad, sisaldavad sageli mitut tuuma, on selgete, tumedalt värvuvate piirjoontega ja heledama perinukleaarse alaga. Välispinnale ulatuvate rakkude vaba külge kattub sageli tihenenud tsütoplastast moodustatud krustaga. Põie täitudes lamestuvad tema epiteeli pindmised rakud, õheneb epiteel ja väheneb tuumadest moodustuvate kihtide arv, mis rakkude ebakorrapärase kuju tõttu ei näi vastavat tegelikele raku-kihtidele.

Mitmekihiline kõrgrismiline epiteel

Mitmekihilisel kõrgrismilisel epiteelil on katteülesande kõrval teataval määral ka sekretoorne talitus; see talitus pole siin aga mitte kõikide rakkude vahel ühtlaselt jaota-

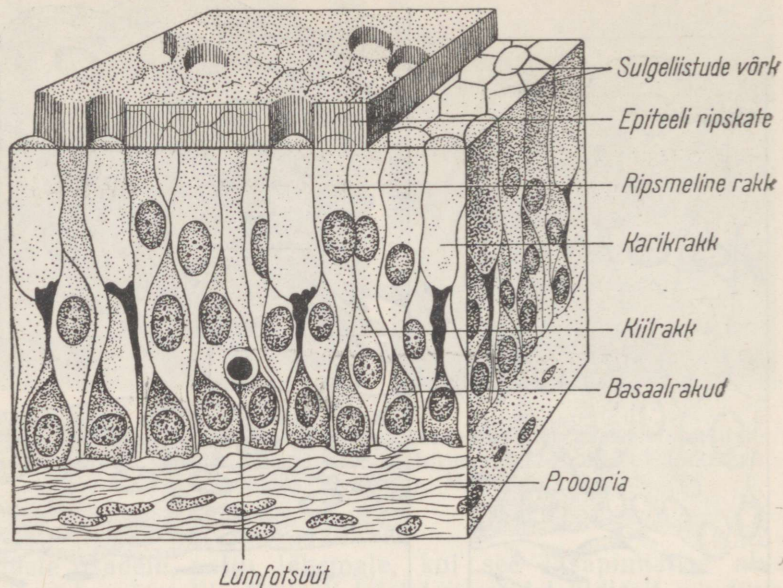


Joonis 34. Siirde- (ehk transitoorne) epiteel küüliku kusepõiest. (Ptohovi järgi.) *I* — epiteel tühjunud põiest, *II* — epiteel nõrgalt ja *III* — epiteel tugevasti täitunud põiest. Nooled näitavad epiteeli kujuvariantide vastastikuste üleminekute suunda.

tud, vaid teostub üksteisest eraldatud lima produtseerivate karikarakkude kaudu. Sellistel üherakulistel näärmetel on kitsas jalg ja ovoidne supranukleaarne limaga täitunud osa; kummagi vahakohal asetseb tumedalt värvuv tuum. Mitmekihilises silinderepiteelis karikraku jalg tavaliselt puudub ja rakk lõpeb ümardunud baasiga. Ülejäänud rakkudes, millest basaalsed on isoprismalised või korrapäratu kujuga, pealised aga kõrgrismalised, puuduvad ilmsed sekretsiooni tunnused.

Mitmerealine epiteel

Hingamisteedes esineva mitmerealise epiteeli talitus osutub veelgi mitmekesisemaks, sest et siin kaasneb katte- ja sekretoorse ülesandega veel epiteeli katva limase vedelikukihi edasi-juhtimine ripsliikumise vahendusel. Nagu tähendatud, kinnituvad siin rakud ühisele baasile, kuid pinnale nad kõik ei ulatu. Baasilt pinnale ulatuvatest rakkudest kattub enamik liikuvate karvakestega, ripsmetega, kuna väiksem arv moodustub pikajalgsetest karikrakkudest. Madalamaid rakke nimetatakse basaal-



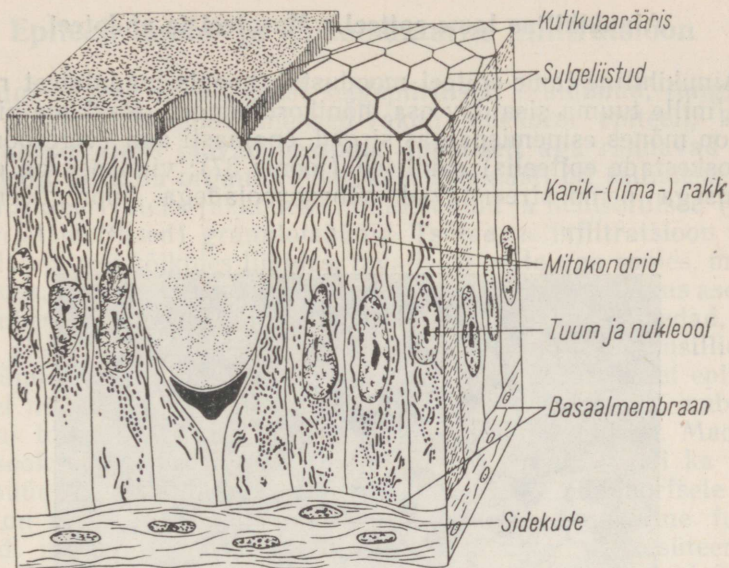
Joonis 35. Mitmerealine ripsepiteel hingamisteedest.

seteks rakkudeks (joonis 35). Selline liikuv virve- ehk ripskate pole omane mitte üksnes hingamisteede epiteelile, vaid seda leidub ka ühekihilises kõrgprismalises munajuha ja munandi eferentsete juhade epiteelis. Virvelikumine toimub hingamisteedes farüంగాalses ja munajuhades uteriinses suunas. Ripsmete kõverdumine ja sirgumine toimuvad rütmiliselt ning ühes ja samas transversaalpinnas üheaegselt. Virvelikumine kestab mõnda aega (tunde) isegi pärast looma surma kui ka organismist kõrvaldatud epiteelis. Virvelikumisest tingitud epiteelipealse vedeliku kihi liikumise kiirus on loomaliigiti erinev, võrdues koera bronhides umbes 75 mikroniga sekundis.

Ainukihiline kõrgprismaline epiteel

Ka mao-soolkanalis, emassuguorganeis (munajuhas, emakas), väikestes bronhides, näärmete juhades ja mujal leiduva ainukihilise kõrgprismalise epiteeli lähem ilme erineb asukoha järgi. Kõige vähem diferentseerunuks osutuvad rakud näärmejuhades; tavaliselt puuduvad neis ilmsed sekretsioonitunnused ning nende vabapind on katmata. Ripsmelist virvekatet omavad kõrgprismalise epiteeliliigi esindajad väikestes bronhides, kolju-urgetes, munajuhas ja vähestes kohtades mujal.

Mao katte-epiteel on kohandunud limasekretsioonile ning vas-



Joonis 36. Ainukihiline kõrgprismaline (soole-)epiteel.

tavalt sellele leiame tema rakkudest erineva ulatusega valendikupoolset limaga täitunud ala (limakorki), mis tavaliselt mikropreparaatides näib raku basaalsest tuuma sisaldavast osast heledamana. Mao epiteelirakkude supranukleaarne osa näib öeldu põhjal kausikujuliselt õõnsana, limavärvide kasutamisel aga värvub ta raku ülejäänud osast tumedamaks.

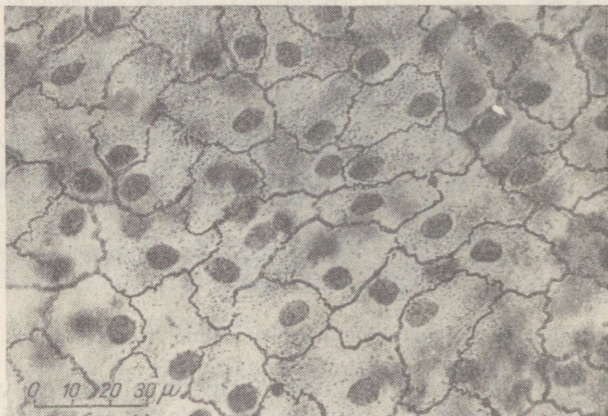
Soole pinnaepiteelil (joonis 36) on samuti võrdlemisi ühtlane ilme, alates kaksteistsõrmikust kuni pärakuni. Vajaliku limase pinnakatte soetamine on jäänud siin isoleeritult esinevate karikrakkude hooleks, ülejäänud aga, enamasti kuuekandilised kõrgprismalised rakud, on kohandunud resorptsiooni või (peamiselt jämesooles) ekskretsiooni talitlusele. Nendele rakkudele on karakterne kutikulaarääriseks nimetatud pinnakate. See umbes paarimikronise paksusega struktuur näib mikrolõikes raku pikitelje suunas vöödilise (mikrohattudest koosneva) kihina. Iga rakk on iseseisva äärisega.

Peale kahe mainitud rakuliigi leiduvad soole pinnaepiteelis veel enterokromafiinsed rakud, mis sisaldavad kroomisoolades kollaseks muutuvat granulatsiooni. Eriti rikkalikult esinevad nad soole- ja maonäärmeis.

Kuuepõlviline

Enamasti 5- kuni 7-kandilistest madalprismalistest rakkudest koosnev kuuepõlviline epiteel on kohandunud peamiselt katteülesandele ning erineb seetõttu eri leiukohtades vähesel määral.

Ainukihiline lame-epiteel moodustub hoopis madalatest rakkudest, mille tuuma sisaldav osa mõnikord endub. Rakkude piirjooned on mõnes esinemispaigas sirged, enamasti aga (veresoonte ja serooskestade epiteelis) sakilised (joonis 37); viimased on erilise selgusega demonstreeritavad hõbedasooladega impregneerimise teel.



Joonis 37. Ainukihiline lame-epiteel pealtvaates. Sakilised mustad jooned on rakkude piirid. Mikrofoto. Suurendus 500 korda.

Histogeneetilistel ja funktsionaalsetel alustel eristatakse tavalisest ainukihilisest lame-epiteelist mesoteelina seda osa, mis esineb välismaailmast eraldunud rinna-, kõhu- ja südamepunaõones. Teisiti üteldes, tähendatud õõsi piiravat või neis asetsevaid organeid (kopse, südant, magu, soolt, maksa jt.) katvat serooskesta epiteeli nimetatakse mesoteeliks. Vastandina tavalisele epiteelile ei ole mesoteelil välismaailmaga otsest ega kaudset kontakti, kaasa arvamata emasindiiviidi kõhuõõnt, mille seos välismaailmaga on võimaldatud munajuha abdominaalse ava kaudu. Mesoteel areneb idulasel tsöloomina tuntud ruumi piiravast rakkühist — tsöloteelist.

Mesenhümaalse päritoluga epiteel seevastu, mis esineb vere- ja lümfisoonestikus, kannab endoteeli nimetust. Paljudes kapillaaristiku alades võivad endoteelirakud vastandina teistele epiteelirakkudele teatava ärrituse mõjul ümbrusest eralduda ja tüüpilisteks sidekoerakkudeks (histiotsüütideks) muutuda, mistõttu endoteeli peetakse sageli sidekoe alavormiks.

Epiteeli lümfo- ja leukotsütaarne infiltratsioon

Kuigi epiteel on sidekoest selgepiirilisel eraldunud, tungivad ometi üksikud liikumisvõimelised rakud sidekoest epiteeli, kuhu nad mõneks ajaks jäävad peatuma, tavaliselt aga rändavad epiteeli poolt piiratud organi valendikku. Enamasti on sellisteks epiteeli infiltrerivateks rakkudeks lümfotsüüdid ja neutrofiilsed (harvemini atsidofiilsed) granulotsüüdid. Tsütaarne infiltratsioon võib esineda epiteeli kõikides liikides, tavalisem on ta aga sooles, maos, suuõõnes, tupes, silma konjunktiivis ja eriti regioonides, kus asetsevad subepiteliaalsed lümfifolliikulid — lümfirakkude tihedad, piiratud alalised kogumid. Viimastel kohtadel (näiteks tonsillides) võib lümfotsütaarne infiltratsioon olla niivõrd ulatuslik, et epiteeli asemel nähtub üksnes ümaraid lümfotsüüte. Varajases embrüonaaleas toimub tuumuse infiltrerumine lümfotsüütidega. Mao- ja eriti soole-epiteelis esinevad lümfotsüütide kõrval sageli ka granulotsüüdid; vastandina granulotsüüdi tavalisele polümorfsele tuumale on neil siin sageli ümaraks muutunud kompaktne tuum. Mõned intraepiteliaalsed rändrakud sisaldavad fagotsüteeritud sõmeraid või raku enda ainevahetuse produktina atsidofiilset sõmerust (globulaarsed leukotsüüdid). Rändrakkude infiltratsioonis nähakse organismi kaitsereaktsiooni, osalt kaasaaitamist rasva resorptsioonile, ent üldiselt on epiteeli tsütaarse infiltratsiooni tähtsus puudulikult selgitatud. Tupes sõltub infiltratsiooni aste epiteeli iseloomust, olles karaktersees seoses seksuaaltsükli faasidega. Sooles kasvab infiltratsioon seedimise ajal ja eriti patoloogilistes tingimustes (katarrid, parasitaarne invasioon jt.). Rändeteena kasutavad lümfo- ja granulotsüüdid intertsellulaarseid ruume, kuid näivad olevat suutelised ka epiteelirakkude hävitamiseks viimaste lahustamise teel.

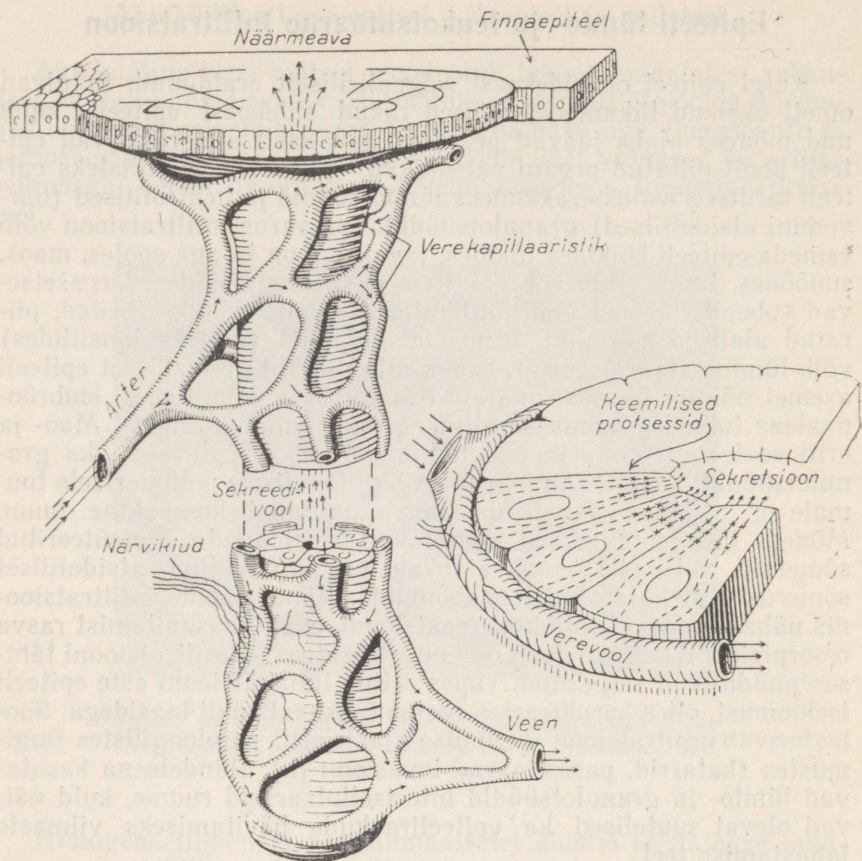
Epiteelisesed närvikoe elemendid

Teistest koe-elementidest esinevad epiteelis alatiste moodustitena müeliinitud närvikiud, mis lõpevad enamikus väikeste sõlmekestega epiteelirakkude pinnal. Mõned närvikiududega tihedas kontaktis olevad rakud on meeleanorganites välisärrituste vastuvõtmiseks kohandununa ka morfoloogiliselt tavalise katte-epiteeli suhtes märgatavalt muutunud, moodustades teatava ülemineku epiteel- ja närvikoe vahel (m e e l e - e p i t e e l).

Näärme-epiteel ja näärmed

Näärmete mõiste

Kõikidele elavatele rakkudele on omane teatavate ainevahetusel tekkivate ainete väljutamine enesest, kuid enamikus toimub see



Joonis 38. Näärme ehitus väljastpoolt vaadatuna (vasakul) ja ristlõikes (paremal).

raku struktuursete muutusteta ning rakkude kindlasuunalise spetsialiseerumiseta elimineeritavate produktide valmistamiseks; rakust väljuvad produktid on siin pigemini ainevahetuse kõrvalproduktideks. Ilmset kohandumist nõuab ehk sekreedi valmistamiseks esineb üksnes teataval epiteelirakkudel (ja mõnel närvirakkudel). Teataval määral leidub sekretsioonivõimelisi rakke ka katteepiteelis, enamasti aga on nad laskunud katte-epiteeli all asetsesse koesse, kus nad moodustavad (koos basaalmembraani, veresoonte, närvikiudude ja ümbritseva sidekoega) näärmeiks (*glandulae*) nimetatud organeid (joonis 38). Näärmete aktiivseks, talitlust määravaks koeks on üksnes epiteel; teistsuguste funktsioonide kandjatega organeid näärmete hulka ei paigutata, vaatamata nende võimalikule välisele sarnasusele näärmetega. Künagised «lümfinäärmed» kannavad seetõttu praeguses anotoomilises nomenklatuuris lümfi sõlmede nimetust.

Näärmete liigitus

Üksikasjalisema kirjelduse otstarbel grupeeritakse näärmeid väga mitmesuguseil aluseil. Nende klassifitseerimisel arvestatakse:

1) näärmerakkude paiknemist katte-epiteelis (endoepiteeliaalsed ehk epiteelisisesed näärmed) või sellest väljaspool (eksoepiteeliaalsed ehk epiteelivälised näärmed);

2) nõre suunatavust: kas otseselt vere- ja lümfikapillaaridesse (endokriinsed näärmed) või välismaailmaga otseselt või kaudselt seostuvatele pindadele (eksokriinsed näärmed); esimesed on kaotanud seose katte-epiteeliga, kuna aga teised seostuvad kas otseselt või oma mittesetserneerivate osade, viimakaikude ehk -juhade kaudu oma tekkekohtadega katte-epiteelis;

3) näärmeid moodustavate rakkude arvu (ainuraksed ja hulkraksed näärmed);

4) rakkude kihistust näärmeis (ainukihilised ehk monoptühsed ja mitmekihilised ehk polüptühsed näärmed);

5) näärmerakkude tsütoplasma suhet nõre tekkega: a) sekretsioon ei kaasne elusa substantsi kaoga rakus (merokriinsed näärmed); b) näärmerakud muutuvad ise tervenisti sekreediks (holokriinsed näärmed); c) nõre väljutamine kaasneb näärmerakkude tsütoplasma osalise kaoga (apokriinsed näärmed);

6) nääret moodustavate rakutüüpide ühtlust (homokriinsed näärmed) või nende mitmekesisust (heterokriinsed näärmed);

7) nõre kasutatavust (sekretoorsed näärmed) või mittekasutatavust organismi poolt (ekskretoorsed näärmed);

8) nõre keemilist iseloomu (albuminoossed ehk seroossed ja mukoossed ehk limanäärmed); *sekretsioon*

9) näärmete setserneerivate ehk lõpposade (adenomeeride) kuju (torujad ehk tubuloossed näärmed ja marjad ehk atsinoossed või muljad ehk alveolaarsed näärmed) ja hargnemist (hargnemata ja hargnenud näärmed);

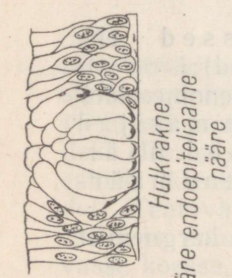
10) juhade hargnematust (lihtnäärmed) või hargnemist (liitnäärmed).

Tähendatud aluseil eristatavaid näärmeliike näitab joonis 39.

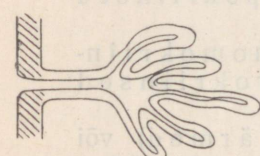




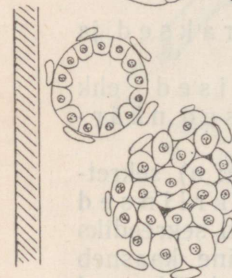
Ainurakne
endoepiteeliline näärme (karikrakn)



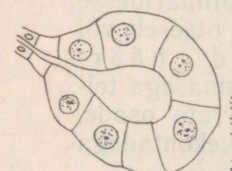
Hulktrakne
endoepiteeliline näärme



Tubuloalveolaarne
Eksokriinne näärme
Hargnenud lihtnäärmed



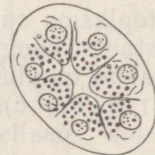
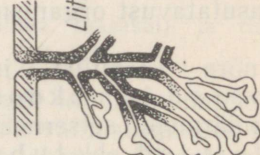
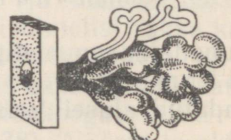
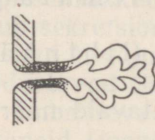
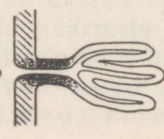
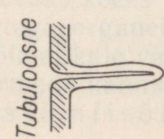
Endokriinne näärme



Ainukihuline (monotühine) näärme



Mitmekihuline (polüühine) näärme



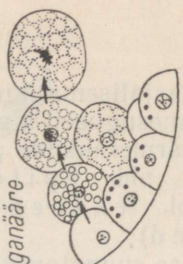
Albuminoos- ehk seroosnäärme



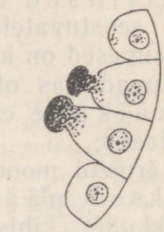
Mukoosnäärme



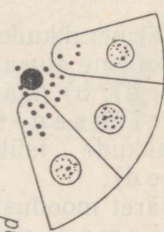
Seganäärme



Holokriinne näärme



Apokriinne näärme



Merokriinne (ekriinne) näärme

Lõikes

Näärmete üksikud liigid

Endoepiteliaalsed näärmed

Epiteelisisesed näärmed esinevad ainu- ja hulkraksetena.

Ainuraksed näärmed leiduvad lima produtseerivate karikrakkude näol hingamisteede, soole, üksikute näärmejuhade ja silmakonjunktivi epiteelis (joonised 35, 36 ja 40). Ainukihilises ja mitmerealises katte-epiteelis koosnevad karikrakud limatilgakesi sisaldavast laienenud ovaalsest supranukleaarsest osast, vahepealsest tuuma sisaldavast osast ja basaalmembraanini väljaulatuvast kitsast tsütoplasmalisest jalast; viimane puudub mitmekihilises epiteelis esinevatel karikrakkudel.

Hulkrakseid endoepiteliaalseid näärmeid leidub inimese ja loomade ninaõõnes (ninasepti) epiteelis. Nad meenutavad siin tihedalt üksteise vastu koondunud karikrakke.

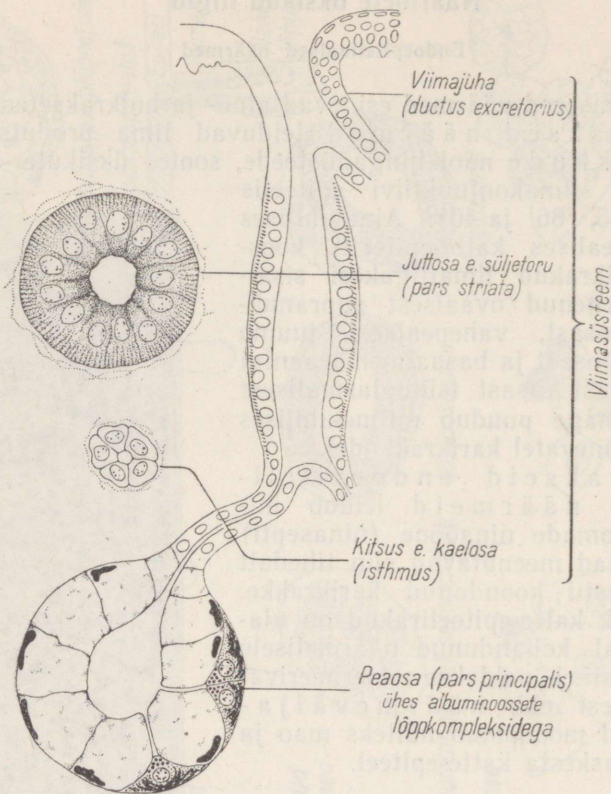
Kui kõik katte-epiteelirakud on ulatuslikul alal kohandunud näärmelisele talitlusele, siis kõneldakse setserneerivatest pindadest ehk näärmeväljadest. Neid moodustab näiteks mao ja emaka limaskesta katte-epiteel.

Eksoepiteliaalsed näärmed

Epiteelivälised näärmed asetsevad sidekoes ja on oma tekkepaigaga (katte-epiteeliga) seoses kas oma pindmise osa või juha kaudu. Enamikus eksoepiteliaalsetes näärmetes leidub sekretsioonitalitlusele kohandunud rakke üksnes väljasopistunud epiteeli kaugmises osas (adenomeeris, näärme pea ehk lõpposas), kuna pinnalähedasem näärme osa toimib nõre väljajuhtijana, kandes viimakäigu ehk näärmejuha nimetust. Suurtes näärmetes nimetatakse viimakäikude kogumikku viimasüsteemiks (joonis 41).



Joonis 40. Karikrakud kassi soolehatus väljast vaadatuduna. Suurendus 100 korda. (Bourne'i järgi.)

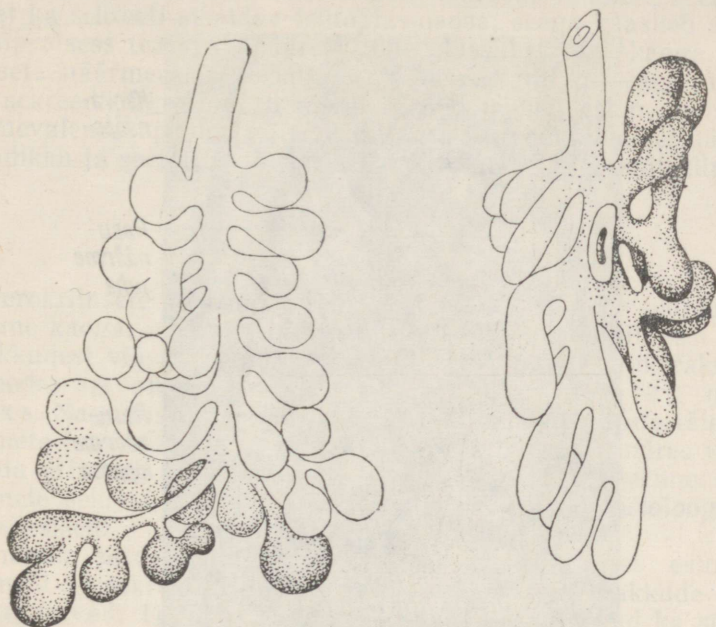


Joonis 41. (Sülje-)näärme ehituslikud komponendid.

Tubuloossed, atsinooossed või alveolaarsed ja tubuloatsinoossed näärmed

Enamikus eksokriinsetes näärmetes on näärmerakud rühmitunud nende keskele jääva näärmevalendiku ümber. Näärmevalendiku kuju ja suurus on väga erinevad, üldiselt aga näärme väliskujule vastavad. Näärmete endi kuju all mõeldakse adenomeeride välist ilmet, mis paljudel juhtudel on torujas ehk tubulaarne, vahel aga kerajas ehk marjataoline (joonis 42). Kui viimaste valendik on laienemata, nimetatakse neid atsinooseteks näärmeteks, ja kui näärme laienenud valendik vastab umbes lõpposa kerajale väliskujule, alveolaarseteks näärmeteks. Enamikul näärmetel on adenomeerid vahepealse kujuga (tubuloatsinoossed näärmed) või koguni korrapäratu kujuga. Et näärmete väliskuju ei kaasne alati näärmete ehituse ja talitlusega, siis ei omistata sellele tänapäeval olulist täht-

sust näärmete rühmitamisel. Olgu lisatud, et näärmete väliskuju pole üksikasjalisemalt fikseeritav mikrolöigetes, vaid selleks on vajalik nende isoleerimine või rekonstruktsioon.



Joonis 42. Atsinoosne liitnääre (inimese pankreas, vasakul) ja tubulaarne liitnääre (inimese maitsmisnääre, paremal). (Maziarski järgi.)

Maksa ja endokriinnäärmete ehituslik omapära

Näärmerakkude rühmitumine ühise valendiku ümber puudub kõrgemate loomade eksoepiteliaalseist näärmeist üksnes maksal; näärmevalendikku asendab siin intertsellulaarne võrgutaoline sapikapillaaristik ja peasi maksarakkude pörkade või plaatide taolised koondised.

Epiteelirakkude grupeerumine endokriinnäärmeis on mitmesugune. Osalt esineb ka siin rakkude koondumine ühise valendiku ümber (kilpnääre, osalt ka paratüreoidnääre ja hüpofüüs), aga sellised rakkudest piiratud õoned on siin suletud; nende nõre võib pääseda vere- ja lümfikapillaaridesse üksnes epiteliaalse seina kaudu. Enamiku endokriinnäärmete puhul leiame aga rakkude rühmitumist mitmekujulisteks umbseteks väätideks, mille vahel asetseb tihe verekapillaaristik.

Näärmeiks, mille adenomeerid moodustuvad mitmekihilisest (polüptühsest) epiteelist, on nahas leiduvad rasunäärmed (joonis 43). Rasunäärmed on holokriinse sekretsioonimoo-



Joonis 43. Rasunääre veise silmalau nahast. Mikrofoto. Suurendus 112 korda.

d u s e g a: basaalse asendiga rakud tõugatakse näärmevalendiku suunas; sinna jõudes moodustavad nad rasurikaste surnud rakk-elementidena sekreedi. Rasunäärmetele analoogiline ehitus ja sekretsioonimoodus on laugudes asetsevatel tarsaal- ehk Meibomi näärmetel.

Monoptühised näärmed

Monoptühseis näärmeis ümbritseb näärmevalendikku rakkude ainus kiht või, kui valendiku vastas seisvatest rakkudest leiduvad mõned ka väljaspool, nad esinevad üksnes väikeste rühmadena (albuminoossed lõppkompleksid mukoalbuminoosetes süljenäärmetes) või koguni üksikute näärmerakkudena (paljud maonäärmete parietaalrakkudest), mis seostuvad näärmevalendikuga rakkudevaheliste sekreedikapillaaride kaudu. Enamik organismis leiduvaid eksokriinseid näärmeid kuulub monoptühsete hulka.

Osal monoptühsetel näärmetel (apokriinsetel nahanäärmetel) on apokriinne sekretsioonimoodus. Apokriinse sekretsioonimooduse omapära seisneb selles, et ühes sekreedisõmeratega eraldub rakust ka sekreeti sisaldav tsütoplasmaosa; seega kaasneb sekretsiooniprotsess teataval määral raku elussubstantsi kaoga. Apokriinsete näärmerakkude kuju ja dimensioonid on väga muutlikud: sekreediküllastena on rakud kõrged ja nendest moodustatud näärmevalendikupoolne piir ebaühtlane; sekreeti lahkudes näärmevalendikku ja seetõttu viimase laienedes lamestuvad epiteelirakud.

Merokriinsed näärmed

Merokriinsete näärmete sekretsiooniprotsess pole seotud raku elusaine kaoga; nad võivad moodustuda kas ühetüübilistest näärmerakkudest või sisaldada histoloogiliselt eristatavaid rakuliike; jagunedes sel alusel homo- ja heterokriinseiks näärmeiks. Nagu on selgunud, ei vasta selline jaotus mitte täielikult näärmete funktsioonile, sest homokriinsete näärmete nõres võivad esineda erinevad ained. Kahtlemata on aga heterogeenne nende näärmete sekreet, mida moodustavad rakud on morfoloogiliselt mitmekesised.

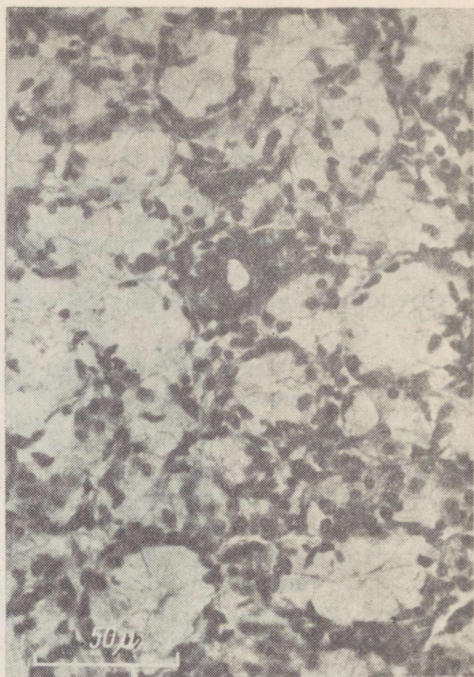
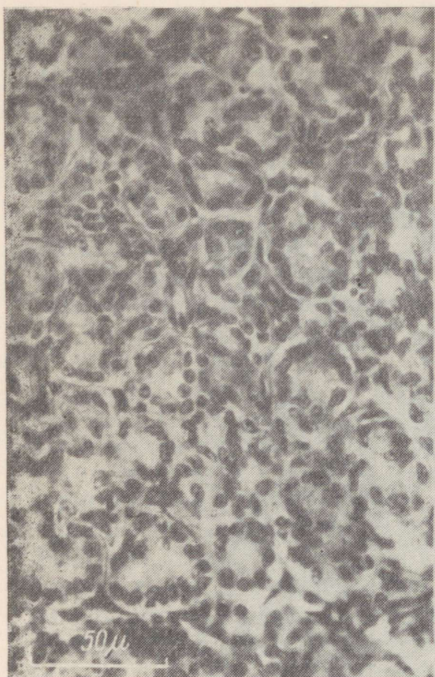
Enamik seede-, hingamis- ja kuse-suguorganites esinevaid näärmeid on sekreeti iseloomult ja setserneerivate rakkude ehituselt jagatavad: 1) albuminoosseiks (nimetatud ka seroosseiks), 2) mukoosseiks ja 3) mukoalbuminoosseiks või albuminomukoosseiks, vastavalt ühe või teise näärmerakkude tüübi domineerivusele.

Albuminoossed näärmed

l. kroon

Albuminoossete ehk seroossete näärmete sekreet on vedel, voolav ja sisaldab valku (albumiini). Näärmete adenomeeride kuju on mitmekesine. Ülekaalus esinevad adenomeerid mitmeti hargnenud vääniliste torudena, mis omakorda varustuvad atsinoossete või lühitorujate jätketega. Näärmevalendik on väga kitsas (kapillaarne); lühikeste sekreedikapillaaride näol ulatub ta ka näärmerakkude vahele. Üldiselt on näärmete adenomeerid ehk lõpposad siin peenemad kui mukoossetes näärmetes. Tavalistes mikrokoopilistes preparaates värvuvad albuminoossed näärmed tugevamini mukoossetest. Kõige olulisemaks albuminoossete ja mukoossete näärmete vaheliseks eristustunnuseks on setserneerivate rakkude struktuur. Albuminoossete näärmete setserneerivad rakud sisaldavad supranukleaarselt oksü- ehk atsidofiilset granulaatsiooni, ümarat tuuma ja subnukleaarselt asetsevat või mõnel pool ka tuumast pisut üle ulatuvat ergastoplasmat ehk

angkuurekyl



Joonis 44. Albuminoossed lõpposad maitsmisnäärmeist (vasakul) ja mukoossed lõpposad keelejuure näärmeist (paremal). Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

basa allamelle (joonis 44). Sekreedi eraldusteena ei kasuta rakud siin mitte üksnes valendikupoolset vaba pinda, vaid sekreet lahkub rakkudest ka nende külgede suunas sekreedikapillaaride kaudu.

Albuminoossete näärmerakkude granulatsioon lahustub vees ja alkoholis, osaliselt ka 10%-lises formaliinilahuses, püsides kõige paremini osmiumhapest ja kaaliumbikromaadist koosnevas fikatsioonivedelikus. Mõnes fikseerimisvahendis muutuvad sekreedi-sõmerad vakuoolitaolisteks, kaotades seega ka märgatava oksüfiilsuse. Granulatsiooni resistentsus ja reageerimine värvidele erineb teataval määral näärmetevaheliselt ja liigiti, sõltudes samal ajal ka granulatsiooni vanusest.

Mõnedes albuminoossetes näärmetes värvub granulatsioon peale happeliste värvide erineval määral ka nn. limavärvidega (tioniin, mutsikarmiin jt.), mistõttu selliseid sõmeraid ja neid sisaldavaid näärmeid nimetatakse amfoteerseiks ehk amfitroopseiks (hingamisteede näärmed, veise pisaranääre jt.). Tüüpilistes albuminoossetes näärmetes (parotiidnääre ja pankreas) puudub amfoterne reaktsioon.

Puht-albuminoosseteks näärmeteks on inimesel ja kodulooma-

del keele maitsmis- ehk Ebneri näämed, parotiidnääre ja pankreas; samuti kuulub siia veise ventraalne põsenääre ja lambal selle alumine osa.

Mukoossed näärmed

Lima ehk mutsiini sisaldavat venivat nõret valmistavad mukoossed näärmed erinevad albuminoosetest suuremate adenomeeride ja avarama valendiku poolest (joonis 45). Tavalistes pre-



Joonis 45. Mukoossed (söögitoru-) näärmed. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. Vasakul all asetsev näärme lõpposa on varustatud kahe albuminoosse kompleksiga.

paraatides paistavad nad heledamana või nõrgemalt värvununa albuminoosete näärmetega võrreldes ning siin puuduvad intertsellulaarsed sekreedikapillaarid. Mukoosetes näärmerakkudes puuduvad ka basaallamellid ja nende tuumal on varieeruv ilme: sekreediga (limaga) täitunud rakus on korrapäratu piirjoonega lamestunud tuum tihedalt vastu rakubaasi surutud, ent sekreetühjades rakkudes võib ta asukoht ja kuju meenutada albuminoosetele näärmetele omast rakutuuma. Peamiseks limanäärmete tunnuseks on nende rakusisese sekreedi värvus. Ka siin võib sekreet esineda granulatsiooni näol, tavaliselt aga näib rakusisemus sõmerate veeldumise tõttu retikulaarsena. Sekreeti sisaldav raku ala värvub siin basofiilselt ja teatavate värvide (tioniin) suhtes metakromaatilisel: sinise tioniiniga värvitud mutsiin on punakasvioletne. Mutsiini selektiivselt värvivad värvid kannavad limavärvide (tioniin, toluidiinsinine, mutsikarmiin) nimetust. Limasõmerate ja -tilgakeste värvumine võib erineda teataval määral näärmetevaheliselt ning loomaliigiti, olenevalt fikatsioonist ja

teistest võimalikkudest teguritest. Morfoloogiliselt limanäärmetega sarnanevaid, kuid sekreedi kemismilt neist erinevaid näärmeid nimetatakse mukoidseiks näärmeiks (kardia-, pülooruse- ja duodenaalnäärmed).

Puht-mukoosseteks näärmeteks on näiteks ruminantide sublingvaalnääre, veise dorsaalne ja keskmise põsenääre, inimese ja koduloomade bulbouretraal- ja vestibulaarnäärmed. Peale selle esinevad nad huultes (mokkades), keeles, pehmes suulaes ja hobusel kusejuhas ning neeruvaagnas.

Mukoalbuminoossed näärmed

Mukoalbuminoossetes näärmetes moodustuvad adenomeerid niihästi mukoossetest kui ka albuminoossetest rakkudest. Juhul, kui mõlemad rakuliigid esinevad ühes ja samas lõpposas, moodustub viimasüsteemi lähedasem osa mukoossetest rakkudest ja albuminoossed rakud asetsevad kas adenomeeri lõpul või on valendikust koguni eemaldunud, seostudes sellega üksnes intertsellulaarsete kapillaaride kaudu. Mikrolõikes näivad tumedamalt värvunud albuminoossete rakkude grupid kaarjate moodustistena mukoossete adenomeeride küljes, kandes siin vastavalt asendile kas lõpp- või külglõppkomplekside või Gianuzzi poolkude nimetust.

Mukoalbuminoosseteks näärmeteks on inimese ja koduloomade mandibulaarnääre, inimese ja hobuse keelealune nääre, inimese, veise ja lamba keeletipunääre, hobuse ja sea põsenäärmed jt.

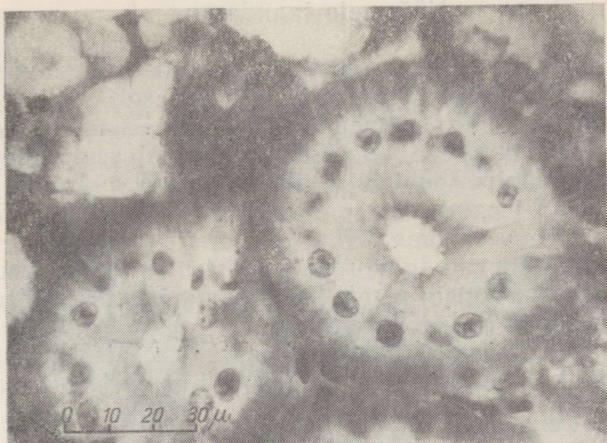
Mainitud kolm näärmetüüpi (albuminoossed, mukoossed ja mukoalbuminoossed) on sekretsioonimooduselt merokriinised: nende rakud ei hävine nõre valmistamisel vastandina apovõi holokriinseile näärmeile.

Näärmete viimasüsteem

Suuremate süljenäärmete viimasüsteemis on eristatavad kolm alaosa: kitsus, juttosa ja viimakäik (joonised 41 ja 46).

Näärme adenomeerile järgnev kitsus ehk istmus (*isthmus*) moodustub lamedatest või kuubikulistest rakkudest ja on märgatavalt peenem peosast. Pankreases ulatub kitsus näärme lõpposadesse, põhjustades viimaste epiteeli kahekihilist ilmet. Kitsusele kuuluvaid lõpposadesiseseid rakke nimetatakse siin *tsentraatsinoosseiks*. Kitsused on pikemad albuminoossetes näärmetes ja lühikesed või puuduvad mukoossetes näärmetes. Arvatakse, et mukoalbuminoossete näärmete mukoossed adenomeerid on tekkinud fülohistogeneesi protsessis kitsuste osalise või täieliku limastumise teel. Näärmete kasvu puhul toimivad kitsuste rakud peamiste kambiaalsete elementidena.

Peale inimese ja koduloomade parotiidnäärme, mandibulaarnäärme ja pankrease esinevad kitsused veise nina-mokapeegli



Joonis 46. Kaks ristilõigatud juttosa lamba sublinguaalnäärrest. Mikrofoto. Suurendus 500 korda.

näärmetes, inimese, hobuse ja lamba huule- ehk mokaäärmetes, veise keskmises ja lamba dorsaalses põsenäärmes, inimese ja veise keeletipunäärmes jm.

Kitsusele järgnev *juttosa (pars striata)* koosneb kõrgprismalistest rakkudest, mille basaalne osa näib raku pikiteljega paralleelselt reastunud mitokondrite tõttu jutulisena (joonis 46). Tugeva oksüfiilsuse tõttu värvub basaalne jutulisus eosiini, aurantsia või oranžiga ning on seetõttu teistest näärmekomponentidest juba nõrgal suurendusel eristatav. Juttosade valendik on võrdlemisi lai ja juttosade ebaühtlane läbimõõt sageli suurem neile järgneva viimakäigu läbimõödust.

Juttosad esinevad inimesel ja koduloomadel peale väikese sublinguaalnäärme suurtes süljenäärmetes; neid leidub veel inimese, veise ja lamba keeletipunäärmes, hobuse põse- ja mokaäärmetes, veise keskmises ja lamba dorsaalses põsenäärmes. Pankreases ja keelepära mukoossetes näärmetes juttosad puuduvad.

Kitsused ühes juttosadega pole passiivsed viimasüsteemi osad, vaid toimivad sekreedi juhtimise kõrval ka resorbeerivate või setterneerivate osadena.

Viimakäigud (ductus excretorii), mis paiknevad enamikus interlobulaarselt ehk sagnarikkudevaheliselt, kattuvad algul ühekihilise või mitmekihilise kõrgprismalise ja jämedamates osades mitmekihilise lame-epiteeliga. Viimakäigu epiteelis esinevad sageli karikrakud. Suurematel näärmevalistel viimasüsteemi osadel (näärmejuhadel) on komplitseeritum sein ehitus ja mõnikord sisaldavad nad väikesi näärmeid.

Näärmed, mille talitlus seostub seksuaaltsükliga või indiviidi sigimisega üldse, ei funktsioneerid alati ühtlaselt. Nende talitluse vaibumisega kaasneb ka nende ehituslik taandareng ehk involutsioon. Kõige reljeefsemalt avaldub see piimanäärmeis, milles laktatsiooniperioodi lõppemisel kaovad näärmete lõpposad ja püsima jääb üksnes viimasüsteem. Sel määral taandarenenud piimanääre meenutab oma arenguseisundit prepuberteetses eas. Samuti taandarenevad igakordse metöstrumi ja diöstrumi kestel loomade emakanäärmed: nende sekretsioon peetub, näärmete kulg sirgeneb ja nende epiteel madaldub.

Apokriinsed näärmed inimese kaenlas taandarenevad klimakteeriumi ajal kui ka tugeva kõhnumuse ehk kahheksia tagajärjel.

Näärmete sekreet

Näärmete eritusprodukt kannab sekreedid ehk nõre nime-tust. Üksnes väheste näärmete nõresid tähistatakse spetsiaalsete nimetustega (sülg, sapp, piim, higi, naharasa, kõrva-vaik, pisaravedelik); enamasti spetsifitseeritakse nõresid vastava näärme või organi nimetuse kasutamise teel täiendsõnana (pankreasenõre, maksanõre, lisasugunäärmete nõre jne.).

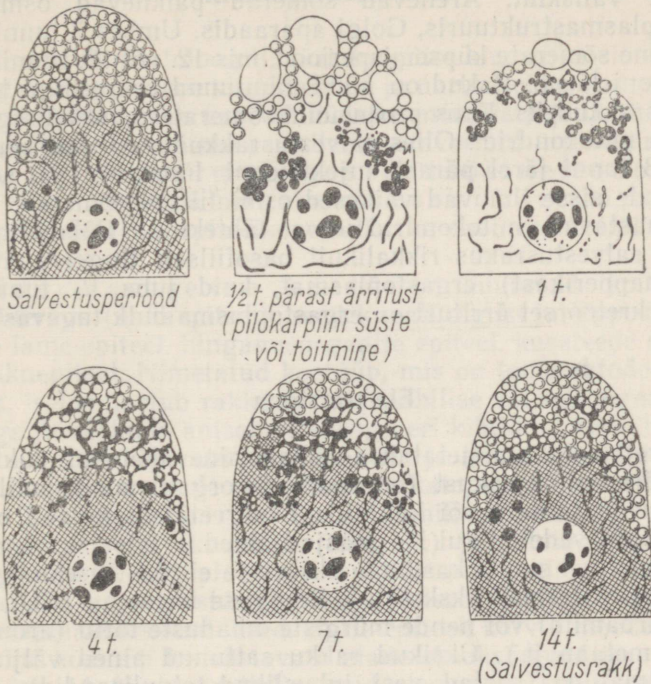
Nõrede bioloogiline ülesanne on väga mitmekesine. Seede-näärmete nõredest sisaldab enamik seedefermendeid. Sülg ekstraheerib toidust maitsmisretseptoreid stimuleerivaid aineid ja libestab neelatava pala. Mäletsejaliste parotiidnõre neutraliseerib soodalahusena eesmagude käärimise happelisi produkte. Nahanäärmete nõredest toimib rasu naha kattena ja higi aurustumise teel vabaneb keha liigsest soojusest. Pisarate varal toimub kornea eespinna puhastamine. Hingamisteede puhastamisele aitab kaasa nende seintes esinevate näärmete poollimane nõre. Piim on imiku toiduks. Lisasugunäärmete nõre moodustab spermatozoididele sobiva keskkonna. Eriti mitmekesine on limase nõre toime. Libestava toime kõrval absorbeerib lima baktereid, mürke, ravimeid ja maos soolhapet (tõkestades viimase ärritavat toimet mao limaskestale). Absorbeeritud seedefermendid vabanevad limakattest aegamööda uuesti, millega välditakse seedefermentide suurt kontsentratsiooni, mis ohustaks limaskesta.

Vastavalt ülesande erinevusele on väga erinevad ka sekreetide füüsikalised-keemilised omadused. Üldiselt on sekreedid vedelad või poolvedelad. Üksikutes neist võib veesisaldus ulatuda kuni 99%-ni (higi, pisaravedelik, mäletsejaliste parotiidnõre). Neist naharasa muutub õhu käes (naha pinnal) pooltahkeks ja lindude lihasmao-näärmete nõre limaskestal pinnal sarvjaks massiks (hõõrlaks).

Mineraalainete ning aluste ja hapete kõrval võivad nõred sisaldada väga mitmesuguseid orgaanilisi aineid (valke, mukoproteiide, rasvaineid jne.).

Sekretsiiooniprotsess

Ka sekretoorse talitluse osas erinevad näärmed ulatuslikult. Holokriinse sekretsiooni korral (rasunäärmed) teevad rakud läbi üheainsa sekretsioonitsükli, mille lõppemisel nad ise hävivad. Merokriinse sekretsiooni puhul siirdub rakk ühest sekretsiooni-



Joonis 47. Valge hiire pankrease näärmeraku tööriitm. (Riesi järgi.) Salvestusrakus sümogeensõmerad, niitjad mitokondrid, Golgi aparaat nõrgalt arenenud ja raskelt demonstreeritav, ergastoplasmarikkust näitab ristviirutus. Pool tundi peale ärritust ilmuvad sekreedi eritusvakuolid, ergastoplasma kaob ja lipokondrid tükelduvad; 1 tund pärast ärritust — lipokondrid osalevad sekreedi valmimises, kusjuures Golgi substants moodustub, mitokondrites algab kuju muutus; 4 tundi pärast ärritust — Golgi võrk koos valmivate sümogeensõmeratega, mitokondritel pärliketi kuju; 7 tundi pärast ärritust — korduv lipokondrite tükeldumine, mitokondrid omandavad uuesti niidi kuju; 14 tundi pärast ärritust — sekreedi taastamine lõppenud.

perioodist teise või ta väljutab sekreeti pidevalt; sel korral tekib uut sekreeti sama palju, kui teda väljub rakust apikaalse osa kaudu.

Kõige üksikasjalisemalt on sekretsiooniprotsessi tsütoloogiat uuritud valge hiire pankreases. Sekretsiiooniprotsessi väljakutsujana pilokarpiini kasutades selgub, et 5—10 minutit pärast pilokarpiini injektsiooni hakkavad sekreedisõmerad vakuoolideks tur-

sudes üksteisega liituma (joonis 47). Koos sekreedi väljumisega rakust algab ka ta taasmoodustumine uute (lipoidide poolsest rikaste) proensüümisõmerate näol, mis 3—4 tunni kestel kujunevad küpsenud sõmerateks. Seejuures muutub sõmerate keemiline koostis pidevalt. Olles algul tervikuna osmiofiilsed ja vitaalselt värvuvad, säilitab hiljem sellise omaduse mõneks ajaks vaid sõmerate väliskiht. Arenevad sõmerad paiknevad osmiofiilses võrkjas plasmastruktuuris, Golgi aparaadis. Umbes 7 tunni pärast algab teine sõmerate küpsemisperiood, mis 12. või 13. tunnil pärast injektsiooni lõpeb. Rakud on nüüd muutunud sekreediga täitunud salvestusrakkudeks. Koos proensüümisõmerate muutumisega muutuvad ka mitokondrid. Olles salvestusrakkudes niitjad, muutuvad nad 2—3 tunni järel pärast injektsiooni lühemaks ja sõlmjaks ning nende sisse ilmuvad väikesed osmiofiilsed sõmerad; 5 tunni pärast taastavad mitokondrid oma lähtekuju. Põhitsütoplasma sisaldab salvestusrakus rikkalikult basofiilselt tingeeruvat (ribonukleiinhapperikast) ergastoplasmat, kuid juba $\frac{1}{2}$ tunni järel pärast sekretoorset ärritust on ergastoplasma hulk tugevasti kahanenud.

Ekskretsioon

Ekskretsiooniks nimetatakse selliste ainevahetusproduktide või ainete väljutamist rakust (organist või organismist), mille viibimine siin on tarbetu või kahjulik. Ekskreetideks võivad olla niihästi tahked, vedelad kui ka gaasjad ained.

Organism ei suuda kasutada ekskreete ei plastiliseks ega energiaallikaks otstarbeks ekskreetide keemilise iseloomu (CO_2 , ammoniaak, karbamiid) või nende mürgiste omaduste tõttu (aromaatsed happed, metaan jt.). Üsikut rakku sattunud ained väljutatakse siit muutmatuna (soolad, vesi, juhuslikud toidulisandid).

Sageli on raske otsustada selle üle, kas teatavat ainet tuleb pidada ekskreediks või on ta organismile vajalik nõre. Paljud ained (vesi, keedusool, karbamiid, süsihappegaas) esinevad veres alati teatavas kontsentratsioonis ja nad eritatakse siit vaid siis, kui nende hulk ületab normaalse füsioloogilise kontsentratsiooni või koguse. Teised ained, nagu alkaloidid, lahkuvad organismist jäägitult.

Ekskretoorsed protsessid tagavad vere koostusliku konstantsuse, mis on vajalik organismi normaalseks talitluseks. Osa neist kulgeb ainete kontsentratsiooni diferentsist tingitud osmoosi teel, teine osa (ultra-)filtratsiooni kaudu, milleks vajalik energia saadakse vererõhust ehk südametööst (selliselt moodustub esmane uriin neerukehakestes), kuid väga sageli toimub ekskretsioon eritusorganite rakuliste elementide aktiivsel osavõtul, energia varal, mis pärineb paiksetest ainevahetusprotsessidest. Viimasel juhul võib toimuda ka elimineeritavate (kõrvaldatavate) ainete osaline ümberkujuandamine.

Ekskretoorsed protsessid kulgevad samuti peamiselt (kuid mitte ainult) epiteelkoe vahendusel ja neid saadavad rakusisese struktuuri teatavad muutused.

Epiteelkoe alaliikide asend kudede geneetilises klassifikatsioonis

Ülalesitatud morfoloogilis-füsioloogilise klassifikatsiooni kõrval rakendatakse epiteelkoe kirjeldamisel ja uurimisel ka epiteelkoe alaliikide päritolul baseeruvat (fülohistogeneetilist) jaotust, mis paigutab (katte- ja näärme-) epiteeli alavormid epidermaalsesse, enterodermaalsesse, tsölonefrodermaalsesse ja ependümogliaalsesse koetüüpi. Mõnelt poolt paigutatakse epiteelkoe hulka ka soontesüsteemi endoteel.

Epidermaalsesse koetüüpi kuuluvad korneaalepiteel, epidermis (nahaepiteel), seedekanali algus- ja lõpposa mitmekihiline lame-epiteel, hingamisorganite epiteel, kuseteede epiteel ja tupe-esikuepiteel. Nimetatud koetüüp, mis on loote ektodermi derivaadiks, iseloomustub rakkude mitmekihilise või mitmerealise paigutusega ja rakkude anisomorfsusega eri kihtides. Ainukihiline on siia kuuluv koetüüp vaid bronhioolides ja kopsualveoolides. Välja arvatud kopsualveoolide respiratoorne kate, võivad teised ektodermaalsed koetüübid, kui nad on ainukihilised või mitmerealised, eksperimentaalsetes (koekultuurides jm.) ja patoloogilistes tingimustes muutuda metaplaasia teel epidermisetaoliseks ning mõnikord kattuda ka sarvestunud kihiga. Teised koetüübid ei ole selliseks metaplaasiaks suutelised. Katte-epiteeli kõrval moodustab epidermaalne koetüüp ka vastavate alade eksokriinseid ja endokriinseid näärmeid (nende epiteliaalseid elemente), kusjuures mõningates näärmetes kujunevad ektodermaalse koetüübi rakud ka müoepiteliaalseteks elementideks. Ka epidermaalsetes kasvajates säilib mainitud koetüüp oma karakterseid põhitunnused.

Lisame, et tõeline mitmekihilisus esineb üksnes epidermaalset tüüpi koes, olles siin tingitud koe histoblastilisest potentsist, tema fülogeneetilisest arengust. Tõelise mitmekihilisuse kõrval eristatakse füsioloogilist mitmekihilisust, mis esineb näiteks kasvavates ovariaalfolliikulites, ja nn. proliferatsioonikihilisust, mis tekib epiteelkoe vohamise puhul disproportsiooni tagajärjel epiteelirakkude hulga ja sidekoelise aluse suuruse vahel (eriti põletikuliste protsesside puhul).

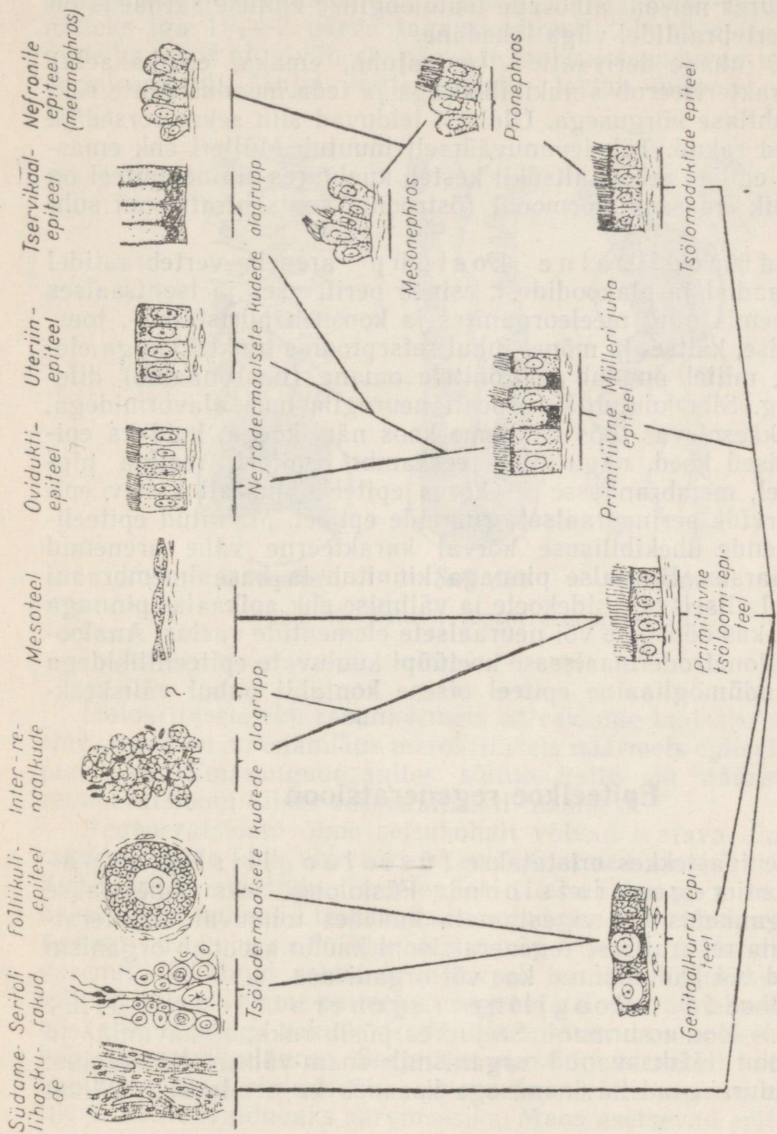
Enterodermaalne koetüüp esineb entodermi derivaadina mao- ja soole-epiteeli näol ning mao-soole seinasiseste ja seinaväliste näärmete kujul. Osa selle koetüübi rakkudest omab pankreasesaartena inkretoorset funktsiooni. See epiteel ei esine kunagi (ei normaalsetes, patoloogilistes ega eksperimentaalsetes tingimustes) mitmekihilise lame-epiteelina või mitmerealisena.

Koekultuurides on tema rakud koondunud kas ainukihiliseks kileks (mao-, soole-, sapipõie- ja pankrease-epiteel) või õõnsateks suletud torudeks (maks- ja pankrease-epiteel). Üldse säilitab see koetüüp nagu teisedki epiteeli geneetilised rühmitused igasugustes tingimustes oma tüübipärased tunnused.

Tsölonefrodermaalsed koed, mis on splahnootoomide, Mülleri juhade ja nefrotoomide derivaatideks, esinevad enamikus epiteliaalsetena, kuid siia kuulub ka südamelihaskude, mis morfoloogilis-füsioloogilise jaotuse alusel paigutatakse hoopis teise kudede rühmitusse. Tsöloomi päriskate, mis madalamatel selgroogsetel on tüüpiline ripsepiteel, muutub imetajatel mesoteeliks, kitsalt spetsialiseerunud serooskestade ainukihiliseks epiteeliks. Selle kõrval arenevad tsöloomiepiteeli üksikud alad väga erinevates suundades. Vanemaks eri suunas arenenud tsöloteeli derivaadiks on südamelihaskude. Sellele järgnevad fülogeneetilise arengu käigus eritusorganiks kujunevad tsölomoduktid koos spetsiaalse alaga, mis on seotud gonaadide arenguga. Tsöloomirakud, mis asetsevad urogenitaalkurru sellises piirkonnas (keskmete juure läheduses), kuhu kogunevad ürgsed sugurakud (gonotsüüdid), muutuvad gonaadide abielementideks: folliikulirakkudeks (-epiteeliks) ovaarides ja Sertoli rakkudeks munandites. Fülogeneetiliselt nooremateks tsöloomikatte divergentselt arenenud derivaatideks on suprarenaalnäärmete koore (interrenaalkoe) parenhüümielemendid ja Mülleri juhade epiteel koos viimasest arenenud tubaaruteriin- ja tservikaalepiteeliga (joonis 48). Seega esineb tsölonefrodermaalne koetüüp kõrgematel organismidel talitluselt ja kujult (morfoloogilis-füsioloogiliselt) väga mitmekesisistes suundades diferentseerununa.

Mesoteel ehk serooskestade kate-epiteel esineb enamikus oma ulatuses ainukihilise lame-epiteelina, lähenedes vaid üksikutes paikades kuupepiteeli vormile. Ovaaride mesotelialne kate, mida nimetatakse tavaliselt iduepiteeliks, on enamasti samuti isoprismaline. Südame ja kopsude pinnal muutub mesotelialse kate rakkude kõrgus seoses mainitud organite välispinna suuruse muutmisega. Mesoteelirakud asetsevad tihedasti üksteise vastas, nende hõbetamise teel demonstreeritavad piirjooned on korrapäratult lainelised ja nende vaba pind kattub mikrohattudega.

Väga erilaadselt diferentseerunuks osutuvad tsöloomilise mesodermi elementidega lähedases suguluses olevad gonaadide abielemendid follikulaarsete rakkude ja Sertoli rakkude näol. Need gonotsüütide ehk sugurakkude suhtes troofilise funktsiooniga rakud toimivad samal ajal ka barjäärse või piiristamisfunktsiooni kandjaina, luues sugurakkudele spetsiifilise sisekeskkonna. Ka neile on omane heteropolaarne ehitus. Küll on tavalistes tingimustes suguküpsel loomal Sertoli rakkude lähem ilme (rakuline või süntsütiaalne) ebamäärane, kuna nende poolt moodustatud seemnekanalite protoplasmaline strooma on tihedasti täidetud arenevate gonotsüütidega. Sugurakkude hävinemise korral (näiteks



Tsöloomi katte derivaadid

Joonis 48. Tsöloomi katte derivaatide divergentne areng selgroogsetel. (V. P. Mihailovi järgi.)

röntgenikiirtega kiiritamise tagajärjel) omandavad Sertoli rakud tüüpilise ainukihilise epiteeli ilme.

Nefronite ehk kusekanalite epiteel koosneb rakkude ainsast kihist; rakkude lähem ilme (ehitus ja kuju) erineb nefroni eri osades, kusjuures nefroni alaosade tsütoloogilise ehituse sarnasus on kõikidel vertebraatidel väga lähedane.

Mülleri juhade derivaatide (munajuha, emaka, emakakaela) epiteel karakteriseerub ainukihilisusega ja teda moodustavate rakkude ebaühtlase kõrgusega. Üldiselt leiduvad siin sekretoorsed ja ripsmelised rakud. Tähelepanuväärselt muutub Mülleri ehk emasuguteede epiteel seksuaaltsükli kestel, kusjuures sinne epiteel on eriti tundlik emassuguhormooni (östrooni) kontsentratsiooni suhtes.

Ependümgliaalne koetüüp areneb vertebraatidel neuraalplaadist ja plakoodidest, esineb perifeerses ja tsentraalses närvisüsteemis ning meelegaorganites ja koosneb piiristamis-, toetus-troofilise, kaitse- ja mõnel juhul retseptoorse funktsiooniga elementidest, millel puudub neuronitele omane (neuronaalne) diferentseering. Siia kuulub kõigepealt neuroglia oma alavormidega, mida me käesolevas töös vaatleme koos närvikoega, kuid ka epiteeli-ilmelised koed, nagu silma eeskambri epiteel, reetina pigmentepiteel, membranoosse sisekõrva epiteel, ajukesti kattev epiteel ja närvide perineuraalsete ruumide epiteel. Mainitud epiteelidele on nende ühekihilisuse kõrval karakterne vähe arenenud heteropolaarsus. Basaalne pinnaga kinnitub ta basaalmembraani vahendusel allseisvale sidekoele ja välimise ehk apikaalse pinnaga asetseb ta kas õõnsuste või neuraalsete elementide vastas. Analoo-giliselt tsölonefrodermaalsesse koetüüpi kuuluvate epiteeliliikidega hävib ependümgliaalne epiteel otsese kontakti puhul väliskeskonnaga.

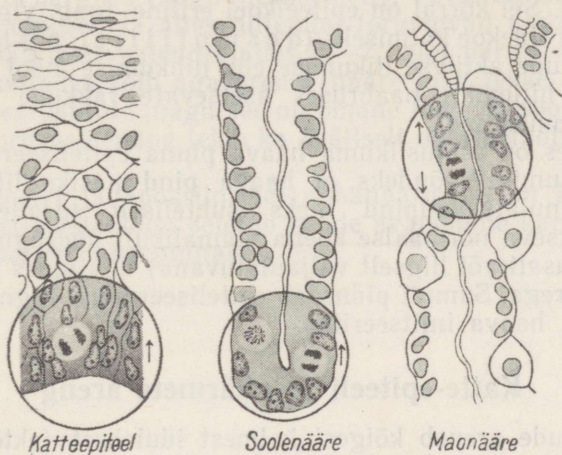
Epiteelkoe regeneratsioon

Kudede taastekkes eristatakse füsioloogilist ja reparatiivset regeneratsiooni. Füsioloogiliseks nimetatakse terves organismis või vigastamata kudedes toimuvat regeneratsiooni, kuna reparatiivse regeneratsiooni kaudu asendab organism vigastatud või kaotsiläinud koe või organi osa.

Epiteelkoe füsioloogiline regeneratsioonivõime kestab kuni looma surmani. Seejuures püsib rakkude hävimine ja produktsioon täiskasvanud organismil enam-vähem tasakaalus: rakkude suurenenud hävinemisega kaasneb ka nende ulatuslikum sigimine.

Regeneratsioon ning selle intensiivsus nähtub epiteelis leiduvatest mitoosidest; mida suurem on nende hulk epiteeli teataval alal või iga 1000 epiteeliraku kohta (mitootiline indeks), seda kiiremini toimub koe taasteke uuritava alal ning ajal. Vähe-

mal määral näib regeneratsioon toimuvat ka amitoosi kaudu. Amitoosi ulatust on aga raskem fikseerida, sest siin ei toimu rakus kergesti silmatorkavaid muutusi. Kõige intensiivsemalt kulgeb epiteeli regeneratsioon nendes paikades, mis on püsivalt allutatud mehaanilistele ärritustele (soolkanal ja nahk); soole-epiteel uueneb näiteks iga $1\frac{1}{2}$ –2 päeva tagant; kiiresti toimub epiteeli uuene mine ka maos ning väheste päevade jooksul asenduvad uutega epidermiserakud. Mujal katte-epiteelis leidub mitoosi võrdlemisi harva.



Joonis 49. Epiteeli regeneratsioonipaigad.

Holokriinseis ehk rasunäärmeis on rakkude taasteke suhteliselt elav, seevastu on enamikus merokriinseis näärmeis epiteelirakkudel pikk iga. Emassuguorganites sõltub katte- ja näärme-epiteeli regeneratsiooni kiirus seksuaaltsükli faasidest.

Regeneratsioonivõime seisukohalt võivad teatava ala epiteelirakud osutada kõik üheväärtuslikuks (mitmed ainukihilise epiteeli liigid, eriti ainukihiline lame-epiteel), teisel aga on mitoosid lokaliseerunud epiteeli teatavatesse aladesse või loomekihtidesse (germinatiivsed ehk kambiaalsed kihid), millest varemini tekkinud rakud kord-korralt eemale tõrjutakse. Nii on mitmekihilises lame-epiteelis regeneratsioonivõimelised üksnes basaalse asendiga rakud; nende liikumissuund on epiteeli aluspinnaga perpendikulaarne. Seejuures eemalduvad rakud toiteallikast, kaotavad algul sigimisvõime ja muutuvad siis aegamööda epiteelilt pidevalt eralduvaks sarvmassiks. Maos asetsevad epiteeli regeneratsioonitsentrid katte-epiteeli ja näärmete vahelisel ühenduskohal ja sooles soolenäärmete ehk krüptide põhjal. Siin tekkinud rakud rändavad organi vaba pinna suunas ja maos oletatavasti ka näärmepõhja poole (joonis 49). Mao ja soole katte-epiteelis puu-

duvad mitoosid. Ka emakas leidub mitoosse peamiselt näärmeis, harvemini katte-epiteelis.

Epiteelkude püsib regeneratsiooni- ja eluvõimelisena veel surmajärgselt ja üsna kaua aega pärast seda, kui ta on oma aluselt eraldatud. Kui pärgamenditaoliseks kuivanud epiteeli transplanteerida, elustub ta uuesti; viimast asjaolu kasutatakse ulatuslikkude epiteelivabade haavade katteks.

Reparatiivse regeneratsiooni puhul taastub epiteelirakkudes paljunemisvõime ka seal, kus ta normaalselt on nõrk või aeglane. Sel korral on epiteelkoel eriline tung vigastuse teel paljastunud sidekoe katmiseks (desmofiilia), mis toimub algul epiteelirakkude aktiivse liikumise ehk nihkumise näol vigastatud pinnale ja hiljemini naabruses asetsevate rakkude jagunemise intensiivistamise teel.

Seejuures on ulatuslikuma haava pinna epiteliseerumise (epiteeliga kattumise) nõudeks, et haava pind püsiks liikumata, et haava granulatsioonipind oleks suhteliselt tasane ja asetseks ümbritseva normaalse koega võimalikult ühesugusel tasemel (mitte nõgusalt või liigselt väljaulatavana) ega oleks kaetud liigse haavanõrega. Samuti pidurdab epiteliseerumist liigne rõhk haavale kui ka haava infitseeritus.

Katte-epiteeli ja näärmete areng

Epiteelkude areneb kõigest kolmest idulehest (ekto-, ento- ja mesodermist), ent endoteelina ka mesenhüümist. Idulehtedest pärinedes jääb püsima rakkude tihe paigutus kogu kasvu- ja diferentseerumisaja kestel, kuna mesenhüümase päritoluga endoteelil liituvad rakud üksteisega sekundaarselt, hargnevatest ja võrkjalt seostunud rakkudest koosneva vahevormi kaudu.

Ainukihiline ektoderm muutub epidermiseks arenedes algul kahekihiliseks, kusjuures pindmist (peridermaalset) kihti moodustavad rakud on lamedad, basaalsed aga kuubikulised. Mainitud kihtide vahele tekivad inimesel teise lootekuu lõpul rikkaliku glükogeenisalduse tõttu põisjalt ümardunud rakud, moodustades intermediaarse kihi. Hiljem (inimesel neljandal lootekuul) muutub epidermis mitmekihiliseks ja ta pindmised rakud hakkavad sarvestuma. Samal ajal koonduvad mitoosid epiteeli sügavamatesse kihidesse.

Sisemine iduleht (entoderm) säilib mao- ja soole-epiteeliks arenedes kogu aeg ainukihiliseks ja silindriliseks; söögitorus ja hingamisteedes (mis ontogeneetiliselt samuti pärinevad entodermist) aga omandab ta definiitvise ilme kahekihilise vahevormi kaudu. Söögitoru pindmine epiteelikiht moodustub seejuures teatavat aega ripsrakkudest, mis intrauteriinses lõpul kaovad.

Ainukihilisest mesodermist areneb kusejuhas siirde-epiteel ja serooskestadel ainukihiline lame-epiteel (mesoteel).

Näärmed tekivad katte-epiteelist selle sopistumise teel allseis-

vasse sidekoesse. Eksokriinseil näärmel näitab tekkekohta nende juhade suubumispaik, endokriinseis näärmes aga kaob hiljem seos tekkekohaga. Seega üsna noores lootes, kus näärmete areng pole veel alanud, on katte-epiteeli basaalne pind tasane.

Enamasti algab näärmee areng epiteeli kümmumisega basaalses suunas, mis on tingitud algul basaalsete rakkude kõrgenemisest ja hiljem nende mitootilisest jagunemisest samal kohal. Selline võrse kujuneb edaspidises arengus kas väärtjaks moodustiseks (näiteks higinäärmeil), marijaks pungaks (näiteks söögitoru limanäärmete puhul) või hargneb (nagu liitnäärmeil). Tavalisemalt on näärmete algmed umbsed ja alles hiljemini torustuvad nad; nii tekib inimese higinäärmeis valendik alles 5.—7. kuul pärast sündimist. Teatavates kohtades võib aga arenev nääre juba tekke algul olla valendikuga varustatud, nagu see on omane mao- ja soolenäärmetele. Oõnsa torusüsteemina tekib ka (väliselt näärmetaoline) bronhiaalpuu.

Rasunäärmetel ja apokriinsetel nahanäärmetel on karvadega ühine alge; selle asjaoluga seletub nende avanemine karvanääpsu, mitte aga otseselt naha pinnale.

TUGIKOED

TUGIKUDEDEST ÜLDISELT

Tugi-, sisekeskkonna- ehk sidekudede süsteem karakteriseerub tema alaliikide ehitusliku mitmekesisusega, mesenhümaalse tekkega, intertsellulaarse substantsi mahulise ülekaaluga rakkude suhtes ning mitmekesise talitlusega, mis avaldub eeskätt organismi ja selle üksikosade toetamises (tihe sidekude, kõhr- ja luukude) kui ka toitmises ja kaitses (veri, lümf, retikulaarne sidekude, kohev sidekude, rasvkude).

Mõnelt poolt paigutatakse tugikudede hulka kõik mesenhüümist tekkinud koed, mispuhul siia arvatakse ka silelihaskude. Käesolevas töös aga sellist tugikudede klassifikatsiooni moodust ei rakendata põhjusel, et meditsiinilises histoloogias on tänaseni tavalisemana rakendatud kudede morfoloogilis-füsioloogilist (mitte aga niivõrd geneetilist) klassifikatsiooni. Samal kaalutlusel ei pea me sobivaks tugikudede süsteemi nimetada mesenhümaalsete kudede süsteemiks, mida mõnelt poolt tehakse.

Vastavalt intertsellulaarse substantsi rohkusele tugikudedes arvestatakse tugikudede klassifikatsioonis eeskätt just rakkudevahelise aine struktuurilist omapära. Rakkudevaheline aine koosneb omakorda struktuuritust ehk amorfsest põhjainest ja viimasesse sulundunud kiulistest elementidest ning põhjainesse sadestunud sooladest (luukoe puhul). Intertsellulaarsubstants on vedelkudedes (veres ja lümfis) koetuseta, mistõttu me teda siin histoloogiliselt ei saa iseloomustada. Vedelkudede morfoloogiast kõneldes mõtleme vaid siinsetele rakulistele elementidele. Ülejäänud tugikoeliikides leidub kõikjal kiude, mis väljakujunenuna esinevad (välja arvatud retikulaarkude) üksnes ekstratsellulaarselt. Retikulaarses sidekoes on (argürofiilsed) kiud väga tihedalt liibunud rakkude pinnale ja näib, et nad osaliselt paiknevad ka intratsellulaarselt.

Tugikudede kiulised elemendid jagunevad omakorda kolme liiki: kollaseks (keetmisel liimistuvateks) ehk valgeteks kiududeks, mis tihedasti isekeskis koondununa moodustavad sidemeteks ja kõõlusteks nimetatavaid organeid, elastseteks ehk kollasteks kiududeks, mis vetruvaina taastavad kohalt nihutatud koe-elementide, organite või kehaosade endise

asendi, ja retikuliin- ehk argürofiilseteks kiududeks, mis tihenenuna esinevad eeskätt paikades, kus sidekude puutub kokku teiste koeliikidega (epiteeliga, lihaskiududega jne.).

Intertsellulaarsed kiulised struktuurid teostavad teiste mehaaniliste ülesannete kõrval ka rakkude mehaanilist kaitset. Viimaseks otstarbeks kulub selgroogsetel suur osa kehasubstantsist. Paralleelselt suuruse kasvuga ei jämene maismaaloomadel mitte üksnes luud, sidemed ja kõõlused, vaid suureneb paratamatult ka pehme sidekoelise materjali suhteline hulk. Organismi mehaanilise aparadi aktiivselt või passiivselt toimivad osad on ehitatud selliselt, et nad niihästi soikeseisundi kui ka liikumise puhul väldivad rakkude vigastamist: organi või keha teatavas osas tekkiv pinge või surve kantakse kiuliste struktuuride kaudu võrdlemisi ulatuslikule alale üle ja nõrgendatakse seega tema toimet; seejuures asetsevad rakud alati pingevabades ruumides (kiududest moodustatud sõrestiku silmades). Samal ajal tagab kiuline sidekude häirimatut verevoolu (väldib veresoonte komprimeerimist), närvi- tüvede vigastamatust ja lihaskiududest arendatud jõu edasikandmist. Skeletti moodustavates organites, kõhredes ja luudes, on intertsellulaarne substants tugeva konsistentsiga, jääk.

Toetusfunktsiooni kõrval toimib tugikoe intertsellulaarne substants veel vee ja soolade varupaigana, toitainete ja ainevahetuse lõpp-produktide transportijana (vereplasma), hormoonide ja kaitseainete (antikehade) kandjana ning transportijana jne.

Rakulised elemendid esinevad tugikudede põhiaines hajutatuna ehk dissemineerituna. Osa rakkudest on sessiilsed ehk paigalised, teised aga passiivselt (erütrotsüüdid ehk punalibled) või aktiivselt liikuvad (vere valgelibled, makrofaagid jt.). Paljud paigalistest rakkudest on jätkete varal isekeskis seostunud. Mitmes tugikoe alaliigis (luukoes, kõhrkoes) esineb vaid üks liik täiskasvanud rakke (luurakud, kõhrerakud). Väga mitmekesine on aga rakuline koostis kohevas sidekoes ja veres. Koheva sidekoe rakuline koostis (fibrotsüüdid, histiotsüüdid, nuumrakud, rasvarakud jt.) rikastub omakorda diferentseerumata noorvormide kaudu, kuna siin tekiavad uued rakud kohapeal. Vere puhul seevastu asetsevad rakkude (verelibled) loomepaigad veresängist väljaspool, nn. hemopoetilistes ehk vereloomeorganites. Vaatamata sellele, et rakulised elemendid tugikudedes moodustavad intertsellulaarse substantsiga võrreldes mahuliselt väiksema osa, on neil kudede arengus ja talitluses ometi primaarne osatähtsus: rakud (välja arvatud verelibled) kujundavad otseselt või kaudselt intertsellulaarse substantsi ning tagavad koe normaalse talitluse. Sidekoe- ja vererakkude geneetilisi suhteid selgitab tahvel I.

Tugikoe alaliikidel ei ole alati karakterseid ehituslikke erinevusi; sageli läheb üks alaliik pidevalt teiseks üle. Nii on lugu näiteks koheva- ja tihedakiulise sidekoega, kiulise sidekoe ja fibroosse kõhrkoega jne. Sama kehtib ka sidekoerakkude (mida ühendavad sageli arvukad siirdevormid) ja teataval määral ka tugikudedes

esinevate kiudude kohta. Tugikoelike lähedasele geneetilisele sugulusele osutab ka siinsete kudede ulatuslik metaplaasiavõime. Nii näiteks võib kohevakiulise sidekoe asemele kujuneda rasvkude, teatavates tingimustes vere rakulised elemendid ja erakordselt ka kõhr- ning luukude.

Tugikudede süsteemis eristatakse ehituse alusel plasmast ja rakkudest (libledest) koosnevaid vedelkudesid (veri ja lümf), pehme konsistentsiga ja enamikus kiulise ehitusega sidekude (kitsamas mõttes), löikekonsistentsiga kõhrkude ja lubisooladega impregneerunud luukude. Sidekoes eristatakse omakorda retikulaarkude, kohevate (vormitute) sidekude, rasvkude, tihedat (vormunud) sidekude ja elastset kude. Kõhrkude leidub organismis kolme alaliigina: hüaliinse ehk klaasja, elastse ja fibroosse kõhrkoe n.a. Funktsionaalse jaotuse puhul paigutatakse vedelkoed koos retikulaar-, rasv- ja vormitu sidekoega troofiliste kudede hulka. Ülejäänud kuuluvad toetusfunktsiooniga tugikudede rühma. Troofilised koed, mis samal ajal on ka organismi kaitsjaks nakkuste vastu (tsellulaarse ja humoraalse immuunsuse teostajad), on toetusfunktsiooniga kudedest rakurikkamad.

VERI JA LÜMF

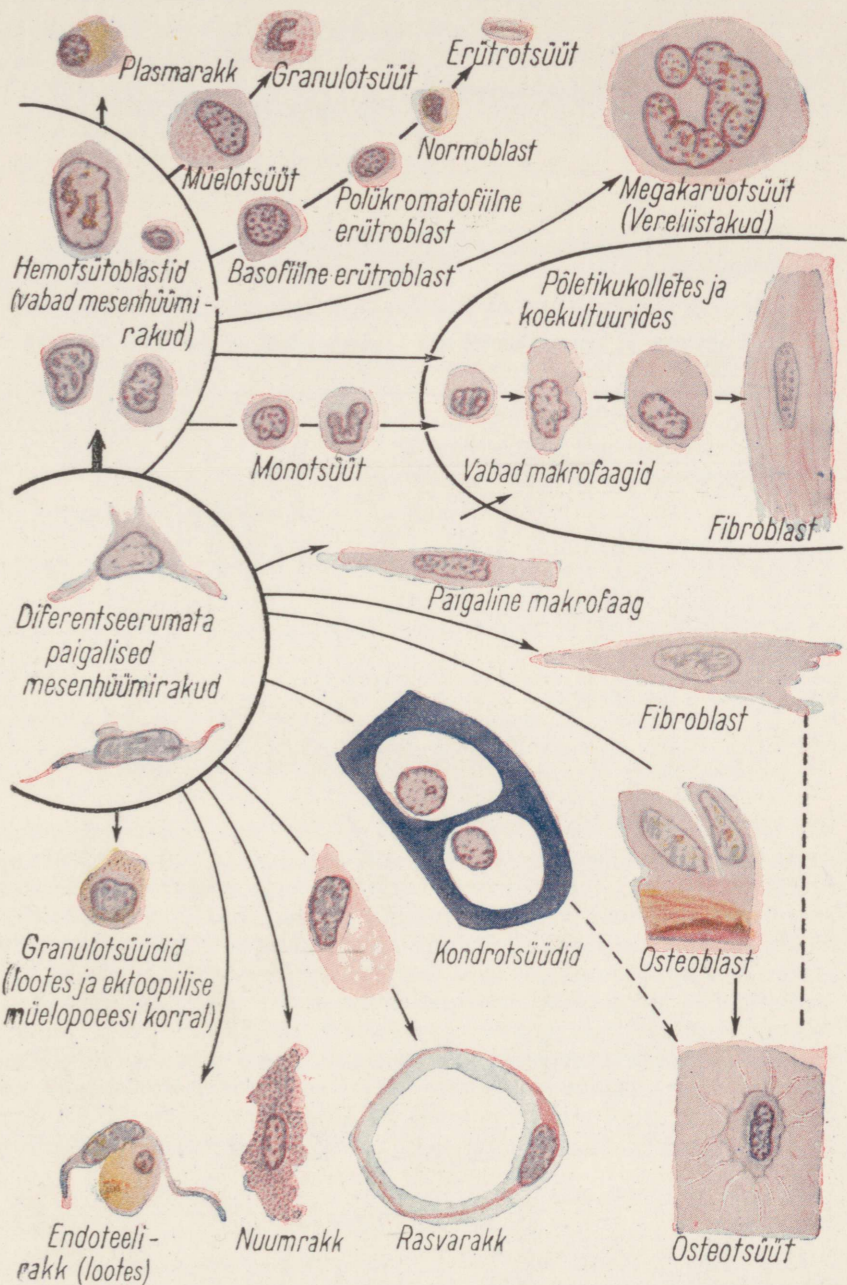
Verest üldiselt

Histoloogilises mõttes on veri vedela intertsellulaarse substantiga sidekude. Tema rakulised elemendid (verelibled) on mesenühmaalse päritoluga ja üksnes intertsellulaarne substants (vereplasma) erineb teiste sidekoe liikide rakkudevahelisest ainest selle poolest, et ta pole kohapealsete rakkude poolt moodustatud produkt, vaid pärineb erinevatest allikatest (verevalgud eeskätt makstast). Ka ei sigi valgelibled paiksest (veres endas), vaid spetsiaalsetes vereloomeorganites, kust nad alles küpsenuna verre pääsevad.

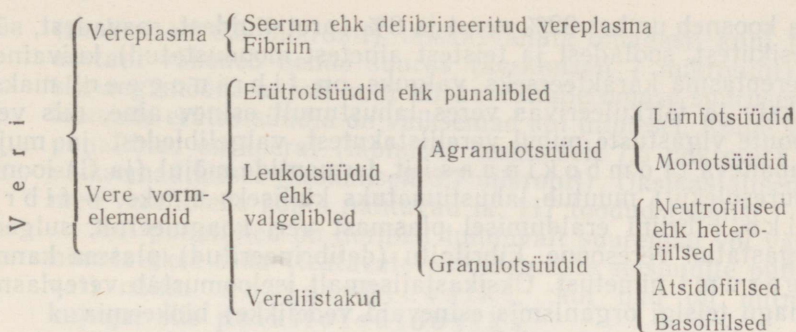
Vere ülesanded organismis on mitmekesised. Ta kannab seedeorganitest pärinevaid toitaineid ja kopsudest difundeerunud hapnikku kudedesse, viib ainevahetuse lõpp-produktid kudedest ekskretsiooniorganitesse (kopsudesse, neerudesse, higinäärmetesse, jämesoolde), kannab kõikjale endokriinorganite poolt produtseeritud hormone, aitab kaasa keha sisekeskkonna koostusliku konstantsuse ja ühtlase temperatuuri säilitamisele ning abistab organismi võitluses patogeensete pisikute ja viirustega.

Vere histoloogilist koostist näitab skeem lk. 117.

Mahult moodustavad rakkelemendid inimesel 45—48% ja põlumajandusloomadel 30—45% verest. Mõnda aega (1—2 päeva) jahedas ruumis liikumatult seisnud veres setivad punalibled kui erikaalult kõige raskemad nõu põhja, nende peale laskuvad vahe-



Mammaalide sidekoe- ja vererakkude geneetilised suhted. Kõik raku vormid pärinevad inimese kudedest. Kattendjooned osutavad ebatavalistele arengu- teedele. Hematoksüliin-eosiin-asuur II. (W. Bloomi järgi.)



Andmeid inimese ja koduloomade vereliblede arvust ja suurusest

Liik	Erütrotsüüdid			Leukotsüüdid					
	1 mm ³ -s veres leidub miljonites	Läbimõõt mikronites	1 mm ³ -s veres leidub tuhande- tes	% leukotsüütide koguarvust					
				Granulotsüüdid			Agranulotsüüdid		
				neutro- fiilsed	atsido- fiilsed	baso- fiilsed	lümfot- süüdid	mono- tsüüdid	Vereliistakute läbimõõt mikronites
Inimene	♂ 4,5–5 ♀ 4,0–4,5	7,5	3–10	55–75	2–4	0–1	20–25	4–8	2–4
Hobune	7–10	5,6	7–11	60–65	2–4	–0,5	15–40	0,5–6	1,5–3,2
Veis	5–7	5,6	5–10	30–60	3–8	–0,5	30–55	3–10	1,1–4,9
Lammas	5–13	4,4	8–12	20–40	0,8–2,6	0,5–1	50–60	3–5	0,7–4,4
Siga	5–9	6,2	10–18	30–60	1–8	0,7–1,5	30–60	2–5	1,1–4,8
Kana	3–4	2×7	23–35	20–45	1–18	1–5	30–60	7–23	

pealse erikaaluga valgelibled, kuna kõige peale jääb läbipaistev kollakas või värvitu plasma, mis hiljemini eraldub vedelaks seerumiks ja viltja koetisega fibriniks.

Inimese vere kogumahust (umbes 5 liitrit) moodustavad punalibled umbes 2 liitrit, valgelibled 13 cm³ ja vereliistakud 6 cm³.

Veri on organismi tervisliku seisundi iseloomustajaks ja interjööriks näitajaks. Tema morfoloogiline (rakuline) ja keemiline koostis koos füüsikaliste näitajatega muutuvad vastavalt organismi ainevahetuse seisundile või neurohumoraalsele regulatsioonile. See paralleelsus lubab vere näitajate põhjal teha järeldusi organismi tervisliku seisundi, haiguse eelseisva kulu ja organismi jõudlusvõimete suhtes.

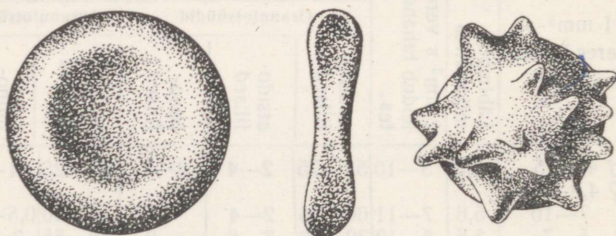
Vereplasma

Vereplasma on vedel koetuseta aine, mis nagu vereliblekki pole tekkinud veresoonestikus, vaid on siia imunud väljastpoolt.

Ta koosneb umbes 92% veest ja 8% (proteiinidest, rasvadest, süsivesikutest, sooladest ja teistest ainetest moodustatud) kuivainest. Vereplasma karakterseks valguks on fibrinogeen, maksas tekkev ja tsirkuleerivas veres lahustunult esinev aine, mis vere-soonte vigastuste puhul vereliistakutest, valgelibledest ja mujalt vabaneva trombokinaasi jt. fermentide mõjul (ja Ca-ioonide juuresolekul) muutub lahustumatuks kiuliseks aineks — fibriiniks. Fibriini eraldumisel plasmast veri koaguleerub, sulgedes vigastatud veresoone. Fibriinitu (defibrineeritud) plasma kannab seerumi nimetust. Üksikasjalisemalt iseloomustab vereplasmata (nagu teisigi organismis esinevaid vedelikke) biokeemia.

Erütrotsüüdid

Erütrotsüüdid ehk punalibled on imetajatel üksikult kollakasrohelistel, kihistunud punased, atsidofiilselt värvuvad,



Joonis 50. Erütrotsüüdi normaalne kuju pealtvaates (vasakul), lapiti (keskel) ja hüpertoonilises lahuses oga-kerakujuliseks muutunud erütrotsüüt (paremal).

ümargused, bikonkaavsed tuumata kettad, mis täiskasvanuil tekiavad punases lüüdis ja mille iga ringivas veres on 1—3 kuud. Imetajaist on üksnes mõhnjalgsel ehk tülopoodidel (kaamelil, laamal) ovaalsed, kuid samuti tuumata erütrotsüüdid. Teiste selgroogsete loomade (lindude, reptiilide, amfiibide ja kalade) punalibled on ovaalsed ja neis esineva tuuma tõttu (servalt vaadatuna) bikonvekssed (joonis 50). Erütrotsüüdid on väga painduvad ja elastsed; peeni kapillaare läbides deformeeruvad nad mitmeti, rõhust vabanedes aga muutuvad taas normaalkujulisteks. Neil puudub jagumisvõime. Vananenud punaliblede peamiseks lammutuspaigaks on põrn.

Punalibled avastati konna veres Swammerdami poolt 1658. aastal ja inimesel Leeuwenhoek'i poolt 1673. aastal.

Erütrotsüütide suurus erineb liigiti ja seoses indiviidi eaga. Kõige väiksemad erütrotsüüdid on selgroogsetest imetajatel. Täiskasvanud inimese punaliblede keskmine läbimõõt (äigepreparaadis) on 7,5 mikronit. Vastsündinute erütrotsüüdid on suuremad

(keskmiselt 8,5 mikronit) täiskasvanute omadest; kuni teise eluaastani väheneb nende suurus (keskmiselt 7 mikronini), tõustes siit aegamööda uuesti kuni täiskasvanuile omase suuruseni. Koduloomade erütrotsüüdid on väiksemad kui inimesel. Kõige suuremad punaliblel on koeral (läbimõõt keskmiselt 7,3 mikronit) ja kõige väiksemad kitsel (keskmiselt 3,7 mikronit). Üksikasjalisemad andmed vereliblele kohta nähtuvad lk. 117 toodud tabelist.

Kui punaliblel on normist tunduvalt suuremad või väiksemad, nimetatakse seda (teatavate patoloogiliste seisundite puhul esinevat) nähtu anisotsütoosiks; kui nad on mitmesuguse kujuga, siis poikilotsütoosiks.

Vere 1 mm³-s leidub erütrotsüüte mehel keskmiselt 4,5—5 ja naisel 4—4,5 miljonit. Normaalsed ööpäevased kõikumised võivad ulatuda 1 miljonini. Märgatavalt suurem on erütrotsüütide sisaldus vastsündinu veres (1 mm³-s keskmiselt 7 miljonit). Koduloomadel ulatub punaliblede arv vere 1 mm³-s 5—13 miljonini. Põllumajandusloomadest on erütrotsüütide arv kõige suurem lammasel, seejärel kiirushobustel ja kõige väiksem veistel. Nende arvu liigilise erinevuse kõrval esineb ka sooline erinevus. Ka siin on isasloomadel emastest suurem punaliblede hulk. Kõige väiksem erütrotsüütide sisaldus on kastraatide veres.

Üksikasjus muutub vere rakuline koostis regiooniti ja orgaaniti, mistõttu uurimiseks hangitakse verd alati ühest ja samast kohast (loomadel kõrvalesta veenist, kanal harjast, hanel ja pardil päkast). Samuti sõltub vere koostis ka seedeajast (alimentaarne leukotsütoos), füüsilisest pingutusest, rasedusajast, sesoonist, toitumisest jne.

Erütrotsüütide suur arv teeb mõistetavaks nende ulatusliku kogupinna, mis võrdub inimesel keskmiselt 3500 m², hobusel ja veisel 15 000 m², seal 3000 m² ja lambal 1250 m². Inimese ja koduloomade punaliblede kogupind ületab seega nende keha pinna umbes 1500-kordselt. Igale kehakaalu kilogrammile langeb erütrotsüütide kogupinnast 27—36 m². Punaliblede suur välispind on oluline hapniku transportimiseks kopsudest kudedesse.

Erütrotsüüdid sisaldavad umbes 60% vett ja 40% kuivainet; viimasest on umbes 95% moodustatud vere värvi tingivast ja hapniku transporti teostavast hemoglobiinist, mille koguhulk inimese veres on umbes 800 g. Erütrotsüütide kogukaalust moodustab hemoglobiin inimesel umbes 32%. Luuüdis toimuva erütropoeesi (punaliblede loome) ajal täidab erütrotsüütidesse tekkinud hemoglobiin punaliblede sisemuse peaaegu täielikult, nii et tsütoplasmaalse strooma ehk toestiku olemasolu erütrotsüütides (eriti nende vanemates vormides) on vaieldav. Küll piirab erütrotsüüte väljastpoolt lipoididest ja valkudest moodustatud tsütoplasmaalne, punaliblede elastsust tingiv kile, mis hemoglobiini väljumise korral erütrotsüüdist jääb püsima erütrotsüütikujulise kestana — verevarjuna.

Hemoglobiin koosneb valgukomponendist — globiinist

(95%) — ja rauda sisaldavast värvikomponentist — h e m o k r o - m o g e e n i s t e h k h e e m i s t (5%).

Erütrotsüütide membraan on semipermeaabel, s. o. läbitav üksnes veele, mitte aga sooladele. Vereplasmas nagu ka isotoonilises (füsioloogilises) keedusoolalahuses (0,9%) püsivad erütrotsüüdid muutumatusena, hüpertoonilises lahuses kortsuvad nad (ogakera kujud) ja hüpotoonilises lahuses algul ümarduvad vee lisandumise tõttu ning lõhkevad lõpuks, vabastades endast hemoglobiini (h e m o l ü ü s). Hemolüüsinud veri on läbipaistev, lakivärviline; hapniku transportimise võime tal puudub.

Vere punalibled on plasmas võrdlemisi püsivalt suspendeerunud, mis nähtub nende aeglasest settimisest. Settimiskiirus on liigiti teataval määral karakterne, muutub aga mõningate haiguste ja inimesel ka raseduse puhul.

Erütrotsüütidele on karakterne nende lapiti kleepumine («raharullide» moodustumine), mis toimub isegi voolavas veres. Libled vahelise nõrga seose tõttu on selliste sambakeste iga ringivas veres lühike ega häiri tsirkulatsiooni. Selle kõrval esineb teatavates tingimustes punaliblede korrapäratu kleepumine ehk aglutinatsioon. Vereringet häirivale h e m a g l u t i n a t s i o o n i l e omistatakse ulatuslikku tähelepanu ühenduses vere transfusiooni rakendamisega. Transfusiooni või vastastikuse taluvuse seisukohalt jaguneb inimeste ja loomade veri veregruppidesse.

Struktuuri osas võivad üksikutes erütrotsüütides esineda mitmesugused kõrvalekaldumised, mis on enamikus tingitud punaliblede mittetäielikust küpsemisest nende verre sattumise ajal. Nii võivad neis leiduda C o b o t' r ö n g a s t e n a tuntud tuumamembraanijäägid, Howell-Jolly kehadeks nimetatavad kromatiinütükikesed või tsütoplasmajäägina vitaalsete värvide abil demonstreeritav võrk; viimasena nimetatud plasmavõrku sisaldavad erütrotsüüdid kannavad r e t i k u l o t s ü ü t i d e nimetust. Need on noored erütrotsüüdid ja nende hulga kasvamine osutab (arvestatava diagnostilise tunnusena) suurenenud erütropoesile. Erineva värvuvuse korral kõneldakse erütrotsüütide p o l ü k r o m a a s i a s t; basofiilsemalt tingeeruvad punalibled on tavaliselt nooremad.

Erütrotsüüdid lõpetavad oma elutsükli pärast seda, kui nad on 1 kuni 3 kuud veres tsirkuleerinud. Nende hävitamine ja ettevalmistus edasisteks lammutusprotsessideks toimub täiskasvanud organismis põrna retikuloendoteliaalsüsteemis (retikulaarsetes rakkudes ja verekapillaaride või pörnasiinuste endoteelirakkudes) ja maksa (Kupfferi) tähtrakkudes ning mõningal määral ka luudis ja lümfisõlmedes. Erütrotsüütide hävitamine toimub ühest küljest erütrofagotsütoosi teel (passiivne hemolüüs) ja teisest küljest hemoglobiini väljumise teel punalibledest (aktiivne hemolüüs). Loomadel esineb erütrofagotsütoos füsioloogilise protsessina, inimesel aga tavaliselt vaid patoloogilise seisundi korral. Hemosideriini vabanev rauaühend kantakse põrnast ja teistest

erütrotsüütide lammutuspaikadest (oletatavasti monotsüütide vahendusel) luu punaüdisse, kus ta erütropoesil kasutatakse uuesti ära. Põrna operatiivse kõrvaldamise tagajärjed kompenseeritakse hemoglobiini ainevahetuse osas peamiselt Kupfferi täht-rakkude ning lümfisõlmede ja luuüdi retikuloendoteliaalrakkude poolt kui ka kopsude kapillaariendoteeli vahendusel. Punaliblede hävitamine toimub lammutusorganite retikuloendoteliaalsüsteemi poolt valmistatud fermentatiivsete ainete — hemolüsiinide vahendusel.

Leukotsüüdid

Hemoglobiinivabu värvuseta leukotsüüte ehk valgelible-sid on veres vähem kui erütrotsüüte. Nende hulk vere 1 mm³-s on inimesel 6000—9000 ja koduloomadel 5000—20 000. Vastsün-dinud lapsel on valgeliblede arv täiskasvanu omast märgatavalt suurem (13 000—19 000), lapseas väheneb ta pidevalt, jõudes umbes 16. eluaastal täiskasvanule omasele tasemele.

Vastandina punalibledele on leukotsüüdid tõelised, tuumaga varustatud ja aktiivse amöoidse liikumisvõimega rakud. Vere valgelibled kaitsevad organismi fagotsütoosi teel (tsellu-l a a r n e i m m u u n s u s), moodustavad ja väljutavad endast nn. i m m u u n k e h i, kahjutustavad toksine, kannavad üle teatavaid toitaineid ja valmistavad kudede regeneratsiooni soodustavaid aineid — t r e f o o n e. Nakkuste puhul lahkub neist osa verest, kogunedes infektsioonikolde piirkonda.

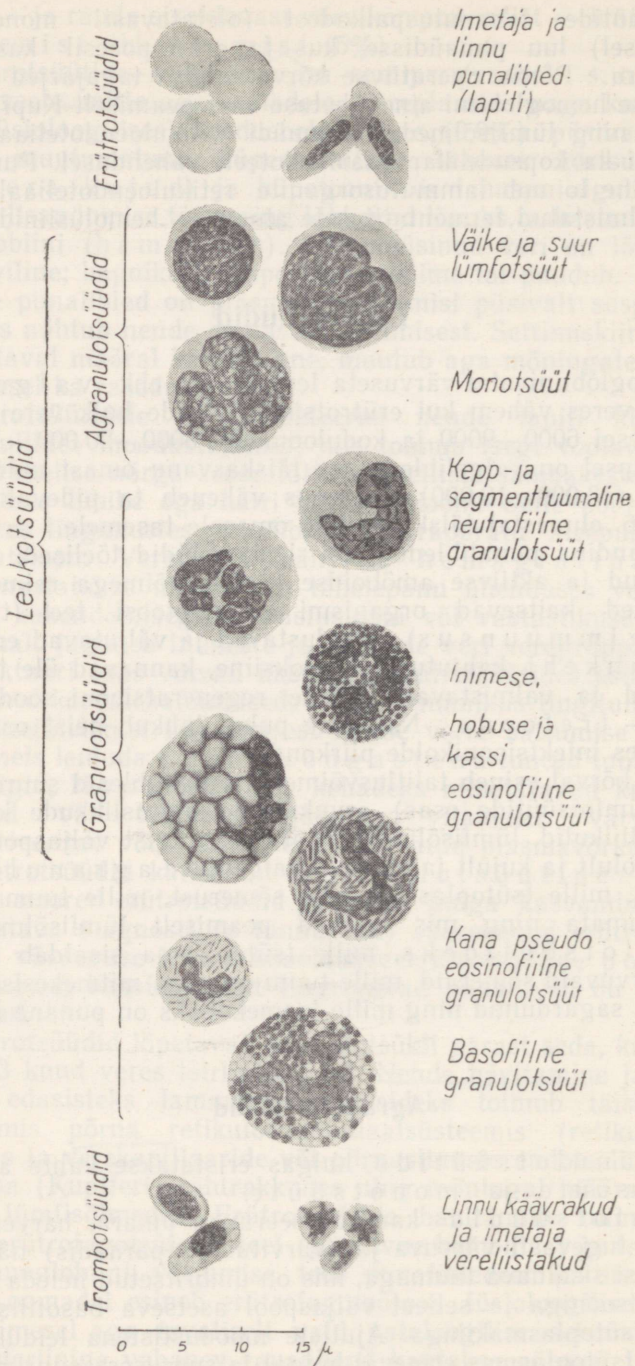
Vere kõrval esineb talitlusvõimelisi valgeliblesid suurel hulgal ning (lümfotsüütide osas) arvukate ja ulatuslikkude koondiste (lümfifolliikulid, lümfisõlmed) näol veresängist väljaspool.

Päritolult ja kujult jagunevad valgelibled a g r a n u l o t s ü ü - t i d e k s, mille tsütoplasmas pole sõmerust, mille tuum on seg-menteerumata ning mis tekivad peamiselt lümfisõlmedes, ja g r a n u l o t s ü ü t i d e k s, mille tsütoplasma sisaldab spetsiifi-liselt värvuvaid sõmeraid, mille tuum on väga mitmekesise kujuga ja sageli sagardunud ning mille loomekohaks on punane üdi (joo-nis 51).

Agranulotsüüdid

Agranulotsüütide hulgas eristatakse kahte alavormi: lümfotsüüte ja monotsüüte.

Lümfotsüüdid karakteriseeruvad ümara, harvemini oa-kujulise, tugevasti värvuva ja (värvitud preparaadis) nähtamatu tuumakesi sisaldava tuumaga, mis on ümbritsetud heleda perinuk-learse tsooniga ja sellest väljaspool asetseva basofiilse homo-geense tsütoplasma kihiga. Ajutiste moodustistena leidub lümfo-tsüütide tsütoplasmas erineval hulgal ja suuruses asuuriga värvu-



Joonis 51. Vere rakulised elemendid.

vaid (asurofiilseid) sõmeraid, vakuoole ja lipoiditerakesi. Rakutsenter leidub lümfotsüütides tuuma nõgustava diplosoomi näol.

Eristatakse väikesi, keskmisi ja suuri lümfotsüüte; normaalses veres leiduvad neist vaid esimesed. Väikesed lümfotsüüdid on valgeliblede hulgas väikseimateks rakkudeks, millel on erütrotsüütidega ligikaudu võrdne diameeter (kuni 6,5 mikronit). Lümfotsüütide noorvormid, lümfoblastid ehk suured lümfotsüüdid, on läbimõõdult üle 10 mikroni. Need esinevad koos lümfotsüütide teiste suurus- ja eavariantidega lümfis ja lümfopoetilistes organites.

Lambal, veisel ja seal moodustavad lümfotsüüdid üle poole (57—60%) kõigist veres leiduvatest valgelibledest, ent täiskasvanud inimesel (ka hobusel) ületavad neid arvuliselt neutrofiilsed granulotsüüdid. Lapseas on aga ka inimese veres lümfotsüütidel teiste valgeliblede hulgas ülekaal.

Liikumis- ja fagotsütoosivõime on lümfotsüütidel teistest valgelibledest vähem arenenud. Kudedes liiguvad nad aeglaselt ja põletikulise kolde piirkonda kogunevad lümfotsüüdid veresoontest väljudes neutrofiilidest hiljem. Eriti rikkalikult leidub neid krooniliselt kulgevate põletikuliste protsesside piirkonnas. Nad sisaldavad lipolüütilisi (rasva lõhustavaid) fermente, kuid vastandina granulotsüütidele puuduvad neis oksüdaasid. Veres leiduvad lümfotsüüdid on vastandina granulotsüütidele paljunemis- ja edasiarenemisvõimelised. Koes siginedes ja kasvades võivad nad ümber kujuneda monotsüütideks, plasmarakkudeks, hiidrakkudeks jt.

Lümfotsüütidele ja neist arenevatele plasmarakkudele omistatakse antitoksiinide jt. antikehade moodustamise võimet. Et hüperglobulineemia ja plasmarakkude ning nende lähtevormide vahel on tihe seos ja et antikehad esinevad just seerumivalkude globuliinfraktsioonis, siis on ülalesitatud väide väga tõepärane.

Monotsüütide diameeter on 9—15 mikronit (äigepreparaadis rakkude lamestumise tõttu kuni 20 mikronit), tsütoplasma on nõrgalt basofiilne ja rohkel hulgal tuuma ümber; tuum on heledam kui lümfotsüütidel ning kujult korrapäratult neerjas, hobuse- rauataoline või (patoloogilistel juhtudel) segmenteerunud ja paikneb (tavaliselt) ekstsentriliselt. Suurtest lümfotsüütidest erinevad nad tsütoplasma nõrgema värvumisega ja heleda perinukleaarse tsooni puudumisega. Monotsüütidele on karakterne neutraalpunasega supravitaalselt värvuv tuumalähedane (rakutsentrit ümbritsev) vakuolide kogum — «rosett». Monotsüüdid on hästi liikuvad ja energiliselt fagotsüteerivad rakud. Nad moodustavad immuunkehi ja sisaldavad proteolüütilisi (valkaineid lõhustavaid) fermente. Et nad on kohandunud just suuremate partiklite (rakurusude, hävivate erütrotsüütide jm.) õgimisele, siis nimetatakse neid ka (ühes histiotsüütidega) makrofagaideks vastandina peamiselt baktereid fagotsüteerivatele neutrofiilsetele granulotsüütidele — mikrofagaidele.

Veres leidub monotsüüte lümfotsüütidest mitmekordselt vähem

(valgeliblede koguarvust kuni 5%). Mitmete nakkushaiguste puhul nende arv suureneb.

Monotsüütide vahekorra kohta teiste rakutüüpidega ja nende päritolu suhtes on mitmeid erinevaid seisukohti. Kahtlemata on vähemalt osa tekkinud suurtest lümfotsüütidest, kuid monotsüütide heterogeensed bioloogilised omadused lasevad oletada ka nende morfogeneetilist mitmekesisust. Mõnelt poolt eristatakse monotsüütide kaht rühma: tüüpilisi monotsüüte, mis pole suuteli- sed vitaalsete värvide salvestamiseks, ja makrofaage ehk histio- tsüüte. Võrdsest koemakrofaagidega ehk histiotsüütidega salvesta- vad viimased endas vitaalseid värve ja nad kuuluvad koos teiste (sidekoe osas kirjeldatavate) rakkudega retikuloendoteliaalsüs- teemi koosseisu.

Põletikulise protsessi puhul lahkuvad monotsüüdid koos lüm- fotsüütidega veresängist ja muutuvad põletikulises koldes suur- teks amöboidselt liikuvateks rakkudeks, p o l ü b l a s t i d e k s.

Granulotsüüdid

Granulotsüüdid, mis verre sattudes on juba kaotanud sigimisevõime ja mille tsütoplasma sõmerad sisaldavad mitmeid aktiivseid (fermentatiivseid) aineid, eriti oksüdaasi, jagatakse tsütoplasmas leiduvate sõmerate värvitavuse alusel neutro-, atsido- ehk eosino- ja basofiilseteks.

Neutrofiile ehk heterofiile ehk spetsiaalseid leukotsüüte leidub granulotsüütide hulgas kõige rohkem (ini- mesel 60—70%, hobusel 60—75%). Veisel ja seal võrdub nende arv ligikaudu lümfotsüütide omaga. Neutrofiilide hõlpsa ülemineku tõttu verest kudedesse ja vastupidi on nende protsentuaalse arvu kõikumine veres võrdlemisi ulatuslik (inimesel ööpäeva kestel 45—80%). Nende diameeter kuivas äigepreparaadis kõigub inime- sel 10 mikroni ümber. Neutrofiilsete granulotsüütide tsütoplasma kitsas väline osa, mis amöboidsel liikumisel moodustab pseudo- poode, on homogeenne; tsütoplasma tsentraalne osa aga sisaldab arvukaid peeni sõmeraid, mille värvitavus liigiti erineb. Inimesel ja koduloomadest seal, koeral ja kassil värvuvad nad neutraalsete värvidega, hobusel ja mäletsejalistel aga happeliste ja aluseliste värvidega ning lindudel (kus sõmerad on heterofiilides kepi- või käävitaolised) happeliste värvidega (p s e u d o e o s i n o f i i l i d). Tavalise sõmeruse kõrval leidub neutrofiilides ka glükogeenitera- kesid (jodofiilset sõmerust) ja rasvatilgakesi (sudanofiilset sõme- rust). Nende tuum on väga mitmekesise kujuga. Nooremates neutrofiilsetes granulotsüütides on tuum ebaühtlase jämedusega kõvera kepi taoline (kepptuumalised neutrofiilid), raku vananemisel aga jaguneb tuum üksikuteks kord-korralt suu- renevaks arvaks (2—5) segmentideks, mis seostuvad naabritega üksnes peene niidi kaudu (s e g m e n t t u u m a l i s e d n e u t r o -

fiilid). Inimese veres leidub neutrofiilidest kepptuumalisi keskmiselt 12% ja segmenttuumalisi 88%. Kepptuumalised muutuvad segmenttuumalisteks (4—5 sagaraga) umbes 2—3 nädala jooksul. Kepptuumaliste neutrofiilsete granulotsüütide rohkenemine ehk neutrofiilide tuumapildi «vasakule nihkumine» osutab nende intensiivsemale regeneratsioonile luuüdis. Kasvab aga tugevamalt segmenttuumaliste osatähtsus, siis näitab see, et uurimismomendil ei suuda neutrofiilide regeneratsioon sammu pidada nende vananemise või hävimisega. Väärtuslikuks sümptoomiks osutub neutrofiilide tuumapildi muutus mõningate nakkushaiguste kulu hindamisel.



Joonis 52. Mikroobide fagotsüteerimine neutrofiilse leukotsüüdi poolt.

Neutrofiilsetel granulotsüütidel on elav liikumis- ja fagotsütoosivõime (joonis 52). Koes on nende liikumise kiirus minutis 30—55 mikronit. Fagotsütoosivõime avaldub eriti bakterite suhtes, mis lahustatakse rakusiseselt proteolüütiliste ensüümide abil. Nende sõmerus sisaldab proteolüütiliste ensüümide kõrval ka oksüdeerivaid fermente (peroksüdaase). Neutrofiilide hävimisel vabanevad neist ained, mis stimuleerivad kudede regeneratsiooni ja takistavad samal ajal mikroobide sigimist.

Neutrofiilsete leukotsüütide fagotsütaarne talitus avaldub, eriti põletikukolletes, ekstravaskulaarselt. Põletikukolde naabruses kleepuvad neutrofiilid esmalt kapillaari seina külge ja läbivad siis kapillaari seina, rännates põletikupiirkonda, mida nad piiravad leukotsütaarse valli näol. Bakterite hävitamise kõrval aitavad neutrofiilid kaasa põletikukoldes tekkinud fibriini ja nekrootilise koe lahustamisele ning kõrvaldamisele. Samas moodustavad nad koe regeneratsiooni soodustavaid (trefoonideks nimetatavaid) aineid.

Neutrofiilsete granulotsüütide (nagu teiste valgeliblede) elus on eristatavad järgmised perioodid ehk faasid: 1) hemopoeetilises koes kulgev (neutrofiilide puhul umbes 4 päeva kestev) küpsemisfaas, 2) intravaskulaarne ehk tsirkulatoorne

faas (neutrofiilide puhul umbes kümnepäevase kestusega), 3) migratoorne ehk koefaas (kestusega 12—48 tundi) ja 4) lõppfaas, mis kulgeb neutrofiilide puhul perifeersetes rakuosades eraldumisega ja raku surmaga.

Leukotsüütidel võib olla mitu intravaskulaarset ja migratoorset faasi, sest nad võivad veresoonest väljarändamise kõrval koest verekapillaaridesse uuesti ka tagasi rännata.

Umbes 1% naise vere neutrofiilides leidub (Pappenheimi või Feulgeni värvustuse varal demonstreeritav) 1- kuni 2-mikronise peakesega varustatud trumminuia meenutav kromatiinitükike. Seda naissugupoole tunnust soovitatakse ära kasutada teatavatel interseksuaalsuse juhtudel geneetilise sugupoole diagnoosimiseks. Usaldatava diagnoosi seisukohalt peetakse vajalikuks trumminuia leidu vähemalt kuues tuumas, milleks tuleb läbi vaadata vähemalt 100—200 neutrofiili. Analoogiline moodustis on kirjeldatud ka loomade segmenttuumalistes neutrofiilides ja teistes rakkudes.

Atsidofiilsed ehk eosinofiilsed granulotsüüdid (diameeter 10—12 mikronit) moodustavad inimesel ja enamikul koduloomadest valgeliblede koguarvust 2—5%. Nende tuum koosneb tavaliselt kahest, harvemini kolmest sagarast, meenutades viimasel juhul ristikulehte. Kaasa arvamata rakukeha õhukést homogeenset perifeerset osa, sisaldab tsütoplasma lipoproteiididest koosnevaid sõmeraid, mis värvuvad happeliste värvidega (näiteks eosiiniga) ja mis natiivses preparaadis näivad läikivatena. Tsütoplasma ise värvub siin nagu neutro- ja basofiilsetes granulotsüütideski nõrkbasofiilselt. Sõmerate suurus erineb liigiti; eriti suured (diameeter kuni 1 mikronit) on nad hobusel. Sõmerate kuju on enamikus ümmargune.

Eosinofiilsed granulotsüüdid on küll amöboidselt liikuvad, kuid nõrga fagotsütoosivõimega rakud, sisaldades oksüdaasi. Eosinofiilide hulk veres suureneb helmintooside korral, moodustades sel puhul veistel kuni 40% valgeliblede koguarvust. Samuti suureneb nende arv allergiliste seisundite, bronhiaalastma jne. korral. Paljude haiguste algul väheneb nende arv, kuid suureneb märgatavalt tervistumisel. Nende suurenenud hulga puhul kõneldakse eosinofiiliast. Oletatavasti mürgitustavad nad organismi sattunud võõrvalke kui ka rakkude valgulisi laguprodukte, mis tekivad kudedes põletikuliste protsesside puhul.

Basofiilseid granulotsüüte (diameeter 8—10 mikronit) leidub veres väiksemal arvul kui ühtegi teist vere rakkelementidest; valgeliblede hulgast inimesel ja koduloomadel moodustavad nad kõigest 0,5—1%. Nende polümorfne tuum on sagedamini ühest või kahest kohast nõõrdunud ja S-kujuline; temas puuduvad tuumakesed. Tsütoplasmas sisalduvad sõmerad on tavaliselt ümmargused; nende läbimõõt kõigub liigiti ja isegi ühes ja samas rakus (inimesel) on ta üldiselt suurem neutrofiilsete sõmerate omast. Granulatsioon lahustub vees ja värvub basofiilselt ning sageli metakromaatilisel — seega omandab värvuse, mis

erineb kasutatud värvi toonist (näiteks tioniiniga värvuvad nad punakasvioletseks). Nende liikumisvõime on väike ning fagotsütoosiks on nad vähe suutelised. Sisaldavad oksüdaasi. Võõrvalkude (raviseerumite) süstimise korral nende arv veres kasvab.

Lähedalt sarnased on basofiilsed granulotsüüdid sidekoe nuumrakkudega, kuid tekkelt on mõlemad teineteisest sõltumatud.

Vereliistakud

Rakuliste elementide kõrval leidub imetajate veres (mitte aga lümfis ja tserebrospinaalses ning seroosõõnte vedelikus) 1- kuni 5-mikronise diameetriga korrapäratuid atsellulaarseid plasmätükikesi, mis koosnevad (metakromaatilisel tingeeruvat basofiilset sõmerust sisaldavast) tsentraalsest osast — kromomeerist —, ja perifeersest (nõrkbasofiilsest homogeensest) hüalomeerist. Kromomeer pole võrreldav tuumaga, sest temas puudub rakutuumadele karakterne aine, desoksüribonukleiinhape (sisaldab vaid ribonukleiinhapet). Vereliistakute arv muutub veres perioodiliselt, kõikudes vere 1 mm³-s enamasti 150 000—400 000 piirides. Nende koguhulk inimese veres täidaks vaid ainsa dessertlusika.

Üldisemalt kehtiva arvamuse kohaselt on vereliistakud luuüdis asetsevatest megakarüotsüütidest eraldunud tsütoplasma fragmendid, mille iga tsirkuleerivas veres võrdub ligikaudu leukotsüütide eaga (2—5 päeva). Kaasatoodud fermentide varal jätkub neis teatavapiirilise ainevahetus, samuti ka pseudopoodide moodustamise võime, kuid tuumata plasmaosakestena pole nad sigivad. Vereliistakud kleepuvad veres hõlpsasti mikroobide ja teiste võõrkehade külge kui ka isekeskis, kusjuures selline liistakute ja mikroobide kobar peetub kapillaarides, fagotsüteerudes peatselt. Vereliistakute kleepumis- ehk aglutineerimisvõime kasvab bakterite toksiinide ja histamiinitaoliste ainete toimel ning nõrgeneb või kaob ainete mõjul, mis vere hüübimist aeglustavad.

Vereliistakutele omistatakse vere koagulatsiooniks vajaliku fermenti (trombogeeni aktiveeriva aine — trombokinaasi) moodustamist. Et aga veri võib hüübida ka liistakuteta, siis pole nad ainsateks trombokinaasi moodustajateks. Asendamatu on aga vereliistakute osatähtsus verehüübe tihendamise ehk fibrinikiudude retraktsiooni seisukohalt. Koagulatsioonile peatselt järgneva verehüübe tihenemine (mille tagajärjel vereseerum hüübest välja surutakse ja haava irduvad servad üksteisele lähendatakse) teostub üksnes vereliistakutest pärinevate ainete — retraktöensüümide vahendusel. Vereliistakute puudumisel verehüübe tihenemist ei toimu.

Sageli nimetatakse vereliistakuid ka trombotsüütideks, vaatamata sellele et tõelised trombotsüüdid imetajate veres puuduvad ning et seetõttu ka mainitud nimetuse kasutamine on siin ebasoovitav. Käesoleval ajal on trombotsüütide nimetus reserveeri-

tud üksnes nende vere koagulatsiooni põhjustavatele tuuma sisaldavatele käävjatele rakkudele, mis esinevad lindude, reptiilide, amfiibide ja kalade veres.

Lümf

Lümfiks nimetatakse lümfisoontes leiduvat läbipaistvat ning selget vedelikku, mis koevahelistest ruumidest lümfikapillaaridesse imbunult voolab ainsas, tsentraalses (kardiopetaalses) suunas: algul kord-korralt jämenevate lümfisoonte ja hiljemini suurte lümfijuhade (*ductus thoracicus* ja *ductus lymphaticus dexter*) kaudu juhitakse ta südamelähedastesse veenidesse, kus ta verega seguneb. Järelikult ei tsirkuleeri lümf veretaoliselt, vaid teda leidub lümfisoonestikus alati äsja moodustatuna. Lümfisoonte lümfi allikaks on koevedelik, mis on vereplasma näol verekapillaaridest kudedesse siirdunud ja siin ainevahetuse produktidega segunenud. Lümf ei pääse lümfisoonte kaudu mitte otseselt verre tagasi, vaid ta on sunnitud läbima lümfiteedel asetsevaid filtreid, lümfisõlmi (*lymphonodi*), milles lümfile lisandub hulgaliselt lümfotsüüte, monotsüüte ja vähemal määral ka granulotsüüte ning üksikuid punaliblesid ja milledeks tehakse kahjutuks võimalikud patogeensed tegurid. Ööpäeva jooksul voolab inimesel umbes 1—2 liitrit lümfi verre.

Nagu veri, nii koosneb ka lümf koagulatsioonivõimelisest plasmast ja rakkelementidest. Perifeerses ehk lümfisõlmi läbimata lümfis leidub rakkelemente väga vähe; koera lümfi 1 mm³-s leidub keskmiselt 550 valgeliblet (millest umbes pool on lümfotsüüdid) ja üle 3000 erütrotsüüdi. Mitmekümnekordselt suuremaks kasvab valgeliblede sisaldus lümfisõlmi läbinud vedelikus. Rinnajuhast hangitava lümfi rakkelementidest moodustavad umbes 99% erineva suurusega (peamiselt suured ja keskmised) lümfotsüüdid; väheste ülejäänute hulgas leiduvad monotsüüdid, granuleerunud valgelibled ja erütrotsüüdid. Lümfis leiduvatest valgelibledest peetakse üle 95% lümfisõlmedes tekkinuiks ja ülejäänud siia verest või koevedelikust sattunuiks.

Rasvarikast piimjat mesenteriaallümfi nimetatakse küülüseks.

Lähedane sarnasus lümfiga on seroosete õonte (perikardi-, pleura- ja peritoneumiõonte vedelikul kui ka tserebrospinaalsel ja silmakambri vedelikul. Ainult rakkelementide sisaldus on neis väiksem kui lümfis.

Liigeseõontes, kõõlustuppedes ja limapaunades leiduv sünoovia on õlgkollane, mittekoaguleeruv, läbipaistev ja mutsiinisisalduse tõttu viskoosne vedelik, milles leidub väga vähe (1 mm³-s alla 100) rakkelemente.

Koevedelik

Kõik vedelikud peale vere ja lümfi, milles elavad organismisisesed rakud, kannavad koevedelikku de nimetust. Koevedelikkude hulka ei kuulu ekskretoorsete näärmete nõred ja need vedelikud, mis leiduvad seede-, hingamis-, kuse- ja suguorganites.

Koevedelikud ümbritsevad vahetult kõiki keharakke. Rakud hangivad vajalikud ained koevedelikust ja samuti suunavad nad ainevahetusproduktid mitte otseselt verre või lümfi, vaid samuti koevedelikku.

Eri organites ja kudedes on koevedelikul erinev keemiline koostis ja füüsikaline ilme. Koevedeliku konsistents võib sarnaneda kord vee konsistentsiga, teisel aga esinevad koevedelikud sültja massina või on hoopis kõhretaalise konsistentsiga. Üksikasjus sõltuvad koevedelikkude omadused vastava paikkonna verevarustusest, rakuliste elementide iseloomust ja talitlusest, kiuliste struktuuride omapärasest, mitmesuguste piirimembraanide iseloomust, organismi eest jne. Teatava organi piirides leiduva koevedeliku omapära tingib suurel määral vastavat organit (põrna, maksa, munandit, liigest jne.) ümbritsev kihn. Vere mõju koevedeliku iseloomule sõltub verevoolu intensiivsusest ja verekapillaaride seina permeaablusest vastavas organismis või piirkonnas. Avaskulaarsetes (veresoonteta) kudedes (epidermises, kõhrkoos, korneas) toimub koevedelikkude vahetumine aeglaselt. Kiulised elemendid võivad tiheda koondumise või membraanide moodustamise korral samuti tõkestada koevedeliku paigast teise liikumist. Samal ajal on nad suutelised adsorbeerima oma pinnal ümbritsevast koevedelikust mitmesuguseid aineid.

Iga rakuliik toimib koevedelikule erinevalt ja esitab viimasele ka omapoolselt erinevaid nõudeid.

Vereloome

Vere rakuliste elementide moodustumist nimetatakse vereloomeks ehk hem(at)opoesiks. Üksikute rakuliikide arengut arvestades kõneldakse punaliblede puhul erütropoesist, sõmerrakkude puhul granulopoesist, lümfotsüütide puhul lümfopoesist jne.

Vereloomepaigad ja teataval määral ka vereloome moodus muutuvad organismi individuaalses eas. Eristatakse rebupöie soonväljas, koorionis ja idulases endas toimuvat mesoblastilist ehk mesenhümaalset vereloomeperioodi (mis esineb inimesel 1.—3. embrüonaalkuul), teiseks hepatolienaalset perioodi (2.—6. embrüonaalkuul), mil vereloome on üle kandunud maksa ja hiljem ka põrna, ning kolmandaks müelolümfatilist perioodi, kus hematopoeetiliste organitena talitlevad erütrotsüüte ja granulotsüüte moodustav luu punaüdi ja lümfotsüüte ja monotsüüte produtseerivad lümfisõlmed koos põrna ja

tuumusega. Viimane periood kesta 5. embrüonaalkuust alates kuni indiviidi surmani. Tekkepaikade vahetus toimub siirdeperioodide kaudu.

Rebupõie seinas toimub hematopoees intravaskulaarselt; mak-sas, punaüdis ja lümfoidses koes aga ekstravaskulaarselt: verelib-led pääsevad veresoonestikku alles pärast lõplikku valmimist.

Mesoblastiline vereloome algab mesenhüümirakkude tihenened koondiste, veresaarekeste moodustumisega. Saarekeste rakkude vahele tekkiv vedelik surub perifeersed rakud väljapoole, neid samal ajal lamestades. Sel viisil kujunevad saarekeste keskel asetsevad vabad mesenhüümirakud vedelikus paiknevateks ürgseteks vererakkudeks, hemotsütoblastideks, perifeersed rakud aga esmasteks endoteelirakkudeks. Ürgsete vererakkude arv kas-vab peamiselt nende mitootilise jagunemise varal, osalt aga ka uute vererakkude diferentseerumise teel endoteelirakkudest. Samal ajal kasvab veresaarekeste arv ja nad kujunevad aegamööda lühi-kesteks korrapäratuteks torukesteks, mis anastomoseerudes moo-dustavad esialgse veresoonestiku. Teisel embrüonaalkuul lõpeb uute veresaarekeste moodustumine ja ürgsete vererakkude teke.

Osa hemotsütoblastidest areneb veresoonestikus hemoglobiini ilmumise teel tsitoplasmasse oksüfiilseteks, jagunemisvõimelis-teks, tuumades kängulist kromatiini sisaldavateks, primaarse-teks erütroblastideks; viimastest kujunevad üksikud rakud jagunemisvõimet kaotades võrdlemisi suurteks tuuma sisal-davateks primaarseteks erütrotsüütideks. Definitiiv-seid erütrotsüüte neist ei arene. Need esmased vere funktsiooni kandvad (hapnikku siduvad) rakud (mida nende suuruse tõttu nimetatakse ka megaloblastideks ehk megalotsüütideks) tekivad aga vaid lühikest aega ja kaovad 3. embrüonaalkuul. Hiljem asen-duvad nad hemotsütoblastidest tekkinud sekundaarsete erütroblastide ja tuumata sekundaarsete erütrot-süütidega, mis on primaarsetest väiksemad ja mis meenutavad täiskasvanu vastavaid vererakke. Degenererevaid vererakke kõr-valdavad rebupõie soonte endoteelirakkudest arenenud makrofaa-gid. Väike osa ürgsetest vererakkudest püsib soonestikus amöboid-sets basofiilsete hemotsütoblastidena. Ekstravaskulaarses mesen-hüümis leiduvatest hemotsütoblastidest tekivad ka vähesed neutro-fiilsed ja atsidofiilsed granulotsüüdid ja erütrotsüüdid, millest ena-mik degenerereerub. Hepatolienaalses vereloomeperioodis võivad hematotsütoblastid tekkida algul ka maksa ja põrna veresoonte endoteelirakkudest, kuid peamiseks hemotsütoblastide allikaks on ekstravaskulaarne mesenhüüm. Definitiivsete erütrotsüütide kõrval moodustuvad siin ka vähesed megakarüotsüüdid ja sõmerrakud.

Embrüonaalea lõpul kujunevad välja definitiivsed vereloome-paigad — luuüdi ja lümfoidsed organid. Nendes toimuvat vereloo-met vaatleme vere rakuliikide järgi eraldi.

Erütropoees. Luu punaüdis toimuvast punaliblede arengus eristatakse hemotsütoblaste, proerütroblaste, basofiilseid, polükro-

matofiilseid ja oksüfiilseid erütroblastide, normoblastide ja lõpuks tuumata erütrotsüüte (tahvel II).

Proerütroblasti tuumas esineb hemotsütoblastiga võrreldes jämedam kromatiinvõrk ja tsütoplasma on basofiilsem.

Erütroblastides toimub hemoglobiini moodustumine ja vastavalt hemoglobiini hulga kasvule erütroblasti tsütoplasmas asendub viimase basofiilsus (baasiliste värvidega värvuvus) aegamööda oksüfiilsusega. Tuum on erütroblastides kaotanud tuumakesed, kromatiin on siin osaliselt künkunud ja asetub sageli kodarjalt. Erütroblastid jagunevad korduvalt ja seejuures väheneb lõpuks ka nende suurus. Hemoglobiiniga küllastunud püknotilise tuumaga rakud, mille suurus võrdub erütrotsüütide suurusega, kannavad normoblastide nimetust. Normoblastidest kujunevad erütrotsüüdid tuuma lahustumise või väljatõukumise teel. Alles lõplikult valminuna lähevad punalibleid läbi kapillaaride seina verre. Loetletud arenguastmetest esinevad luuüdis kõige arvukamalt erütroblastid. Mitootiline jagunemine lõpeb normoblastide staadiumi eel.

Granulopoeesi eristatakse tüverakkudena hemotsütoblastide koos neist kujunevate müeloblastidega ja viimastest eri suundades arenevaid neutrofiilseid, eosinofiilseid ja basofiilseid promüelotsüüte ning müelotsüüte; müelotsüütidest tekivad vastavalt noored granulotsüüdid ja neist omakorda küpsened eosinofiilsed, basofiilsed ja neutrofiilsed leukotsüüdid. Müeloblastidel on hemotsütoblastidega võrreldes väiksem basofiilne tsütoplasma, milles vastandina promüelotsüütidele sõmerus veel puudub. Edasises arengus muutub tuum kompaktsemaks ja tema kuju ovaalseks või neerutaoliseks, tsütoplasma basofiilsus kaob ja sõmerate arv kasvab. Rakkude paljunemine granulopoeesi liinis lõpeb müelotsüütide perioodis ja siitpeale kujunevad müelotsüüdid noorteks granulotsüütideks.

Lümfotsüütide loome toimub lümfisõlmedes, põrna-kehakestes ja mujal lümfoidses koes. Rakkude areng algab siin lümfoblastidest, mis hemotsütoblastidest erinevad vähem korrapärase kromatiinvõrguga ja tsütoplasma heleda perinukleaarsetsooniga. Jagunedes muutuvad lümfoblastid peatselt suurteks lümfotsüütideks ja need keskmisteks lümfotsüütideks nimetatava vahevormi kaudu väikesteks lümfotsüütideks.

Monotsüüdid on heterogeense (histogeense ja hematogeense) tekkega. Nad arenevad niihästi luuüdis kui ka põrnas hemotsütoblastidest, retikulaarse koe rakkudest ja tõenäoliselt ka lümfotsüütidest. Nende noorimat vormi nimetatakse promonotsüüdiks.

Vereliistakuid moodustavad megakarüotsüüdid, luuüdis leiduvad rakud. Need arenevad samuti hemotsütoblastidest, kuid siin ei järgne raku amitootilisele või mitootilisele paljunemisele rakukeha jagunemist. Selle tulemusena tekivad suure ja keeruka tuumaga hiidrakud, mis peatselt lagunevad ja moodustavad sel teel vereliistakuid (nimetatud ka trombotsüütideks).

Vere tüvirakkude geneetilisi suhteid täiskasvanud organismis pole tänaseni suudetud lõplikult selgitada. Valitseb mitu seisukohta.

Nõndanimetatud *unitarise*, monistliku ehk *monofüleetilise* teooria järgi on kõikidel vere rakulistel elementidel ühine tüvirakk, hemotsütoblast. See on säilitanud võime areneda ükskõik missuguseks vererakuks, kui seda ei takista vaid vastav koeline keskkond. Hemotsütoblasti arengu suuna määrajaks on ümbritsev kude: müeloplastilises koes (punaüdis) areneb ta ühes suunas, lümfoblastilistes organites aga kujunevad tema diferentseerumisproduktid lümfotsüütideks. Selle teooria tõendina esitatakse andmeid, mille põhjal vereloome müeloidised ja lümfoidsed kolded võivad üksteiseks ümber kujuneda: lümfisõlmedes võivad teataval juhudel tekkida granulotsüüdid ja luuüdis areneda lümfotsüüdid.

Dualistliku vereloometeooria põhjal arenevad vererakud kahest erinevast tüvest (erütrotsüüdid koos granulotsüütidega müeloidsetest rakkudest ja lümfotsüüdid lümfoblastidest), mis ei suuda teineteist asendada ega teineteiseks ümber kujuneda.

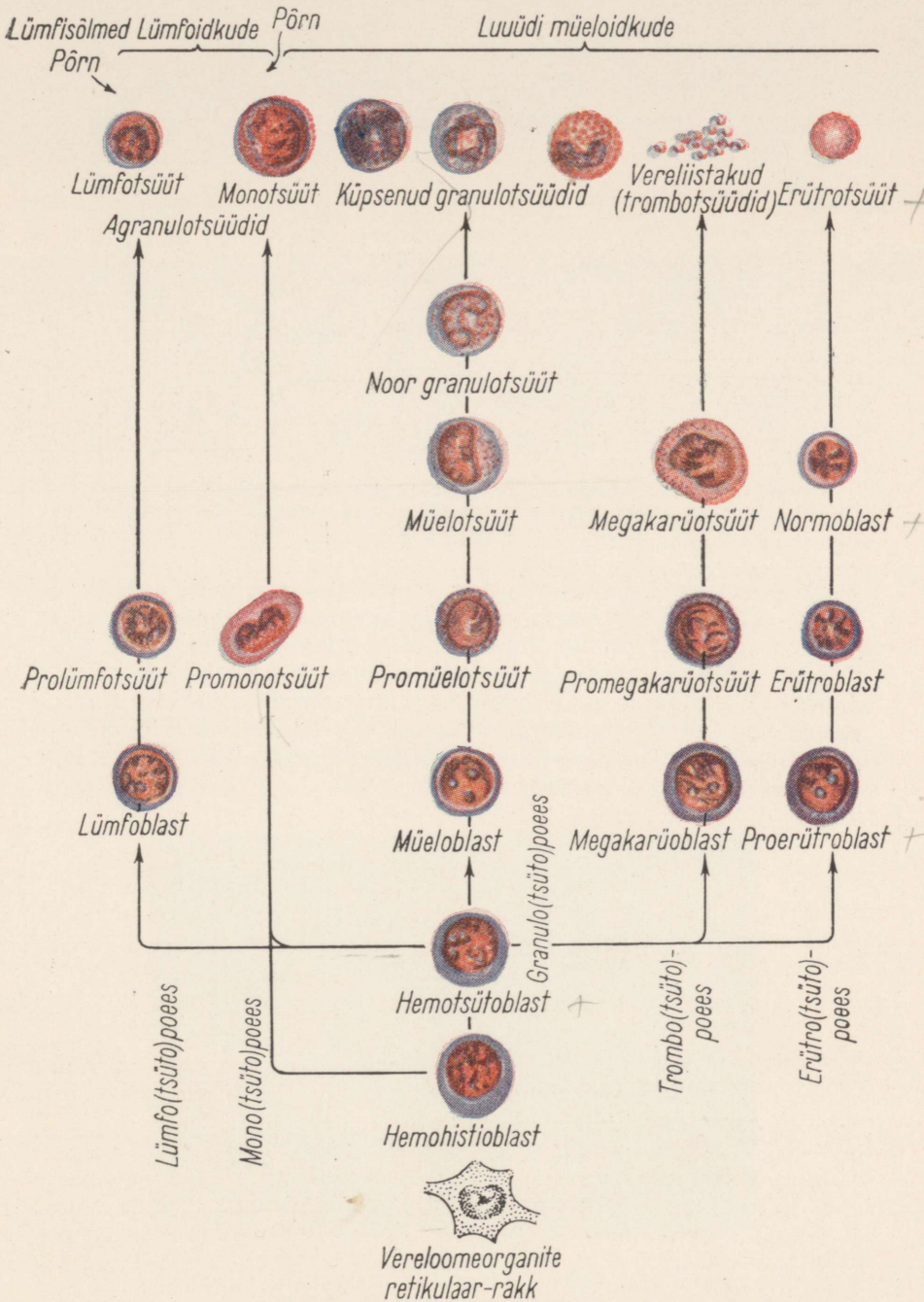
Trialistliku teooria põhjal tekivad erütrotsüüdid koos granulotsüütidega ühest algtüvest, lümfotsüüdid teisest ja monotsüüdid kolmandast iseseisvast tüvirakust.

Peetakse tõepäraseks, et erinevates tingimustes võivad kehtivad olla kõik loetletud seisukohad, kuna vereloome kambiaalsete rakkude determineeritus on labiilne. Vere tüvirakkude arengu suuna determineeritus avaldub terves organismis, kuid võib kaduda ulatuslike ärrituste tagajärjel, ning siis võib tüvirakk anda ka ühes ja samas paigas eriilmelisi produkte.

SIDEKUDE (kitsamas mõistes)

Sidekoe kiulised elemendid

Kollageensed ehk **valged kiud** koosnevad ühtlase jämedusega (diameetriga 0,3—0,5 mikronit) hargnemata fibrillidest (joonis 53), mis isekeskis seostuvad barüütvees, pikriinhappe kontsentreeritud lahuses jm. lahustuva kittainega. Fibrillide liitumisest tekkinud kiud ja viimaste koondised, kimbud, on väga erineva jämedusega (kuni üle 20 mikronit) ning ristlõike kujuga (ümar, ovaalne, nurgeline, plaatjas); sageli hargnevad ja liituvad kiud naabritega (joonis 54). Neist koosnevad moodustised (kõõlused, sidemed) või kude (päris- ja alusnahk, organite kihnud) on valge värvusega. Valged kiud koosnevad kollageeniks nimetatud mittetäisväärtuslikust valgust (amiinhapetest puuduvad siin trüptofaan ja türosiin). Keetmisel kiud liimistuvad (želatiniseeruvad)

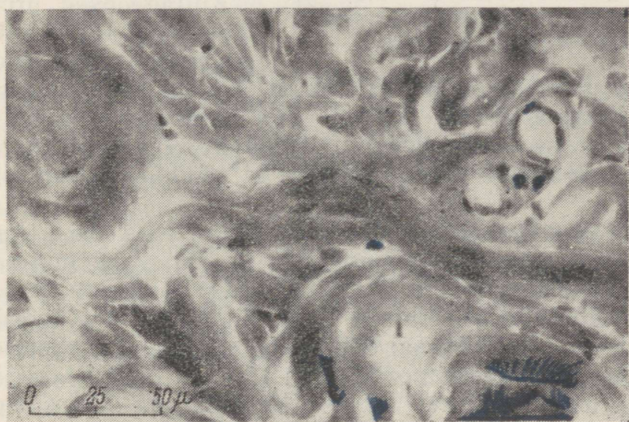


Täiskasvanu vereloome skeem. (V l a d o s e järgi lihtsustatult.)



Joonis 53. Kollageensete fibrillide koondised alusnahast. Nende vahel paiknevad looklevate moodustistena elastsed kiud. (Le Gros Clark'ist.)

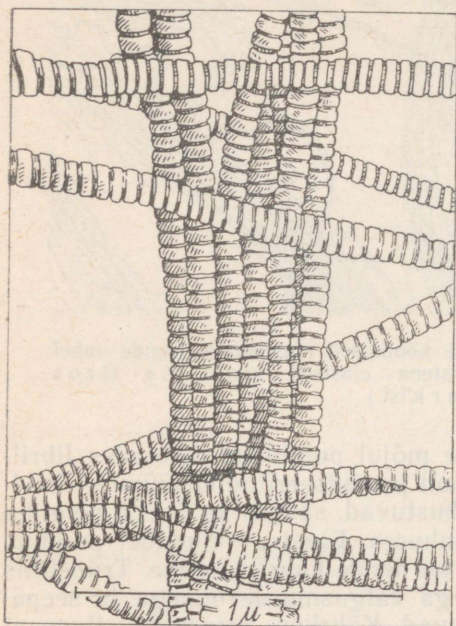
ja alkalite ning nõrkade hapete mõjul punduvad, kaotades fibrillaarsuse. Teatavate bakterite poolt produtseeritud ensüümi — kollagenasi — toimele nad lahustuvad, samuti ka ägeda põletiku kolletes ja happelises pepsiinilahuses. Elastsus kiududel puudub, samuti venivus. Pingutamata on nende kulg laineline. Trüpsiinis seeduvad nad raskesti. On nõrga valgusmurdevõimega ja seepärast värvimatult halvasti nähtavad. Kõhrkoos esinevat kollageeni nimetatakse kondriiniks, luukoos esinevat osseiiniks.



Joonis 54. Kollageensete kiudude kimbud naha retikulaarkihist. Mikrofoto. Suurendus 350 korda.

Kollageensed kiud värvuvad eosiiniga roosaks, hapufuksiiniga punaseks ja asaanmeetodiga siniseks.

Parkhapete, formaliini ja kroomisoolade toimel muutuvad kollageensed kiud lahustumatuks ja roiskumise suhtes resistentseks. Sel omadusel baseerub nahaparkimine.



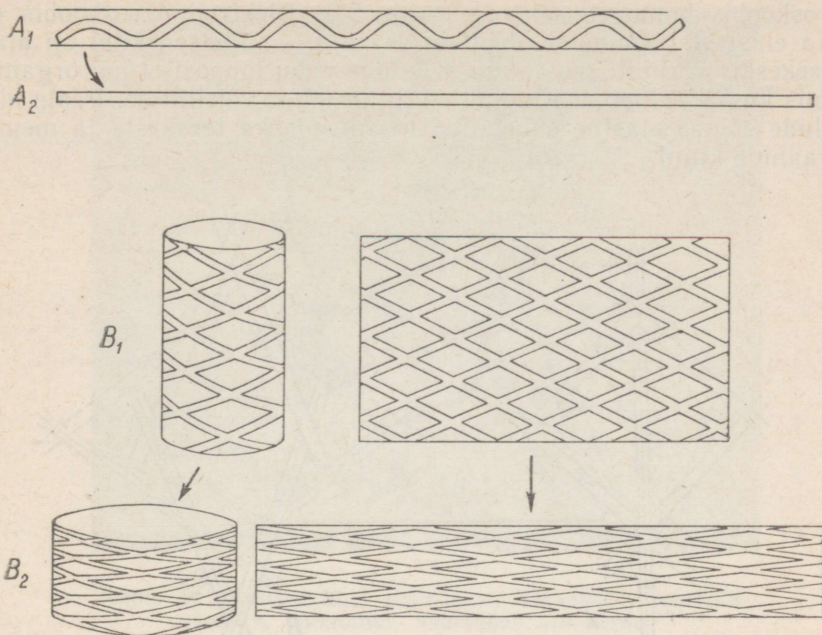
Joonis 55. Kollageenifibrillid valge roti nahast elektronmikroskoobi varal demonstreerituna. (Bourne'i järgi.) Suurendus 43 000 korda.

seostuvad üksteisega peavalentside kaudu sirgjoonelisteks ahelateks. Külvalentside kaudu aga seostuvad nad mitmesuguste ainetega, mis tekivad füsioloogilise või patoloogilise ainevahetuse puhul ja mis määravad kiudude adsorptsioonilised omadused.

Kollageensete kiudude ülesanne organismis on kehaosade ja organite omavaheline seostamine ja lihaskoest arendatud jõu ülekandmine eemalseisvatele struktuuridele. Selline talitus baseerub kollageensete kiudude suurel tõmbetugevusel, mis võrdub võrdse jämedusega terastraadi tõmbetugevusega. Paralleelsetest kollageensetest kiududest moodustuva kõõluse 1 mm² läbilõikega osa ei rebene isegi siis, kui tema otsa riputada üle 6 kg-ne raskus. Kollageenkiuliste struktuuride teatavamääraline venitatavus on tingitud kiudude lainelisusest (mis kiudude pingutamisel kaob) kui ka kiuliste elementide võrgukujulisest seostumisest. Viimasel

Kollageensed kiud koosnevad submikroskoopilistest mikrofibrillidest diameetriga 300—1500 Å ja viimastel on perioodiline ristvöödilisus (nagu müofibrillidelgi) segmentide pikkusega 640 Å (umbes 1/16 mikronit). Eri loomaliikidel on kollageensete mikrofibrillide perioodilisus väga ühetaoline ja konstantne (joonis 55). Nii esineb 10 000—15 000 aasta eest väljasurnud, kuid külmununa säilinud mammuti sidekoes samasugune perioodilisus nagu varsa kõõlustes. Mikrofibrillid tekivad fibroblastide ektoplasmas veelgi peenemate (diameeter 100—250 Å) profibrillidena, mis koos ümbritseva tsütoplasma rakust eralduvad ja siis isekeskis liitudes moodustavad mikrofibrille.

Kollageensed profibrillid moodustuvad rütmiliselt korduvatest amiinhapetest, mis



Joonis 56. Kollageenkiuliste struktuuride mõõtmete (pikkuse ja laiuse) ning kuju muutumise mehhanism. (Peamiselt Becheri ja Osterhage järgi.)

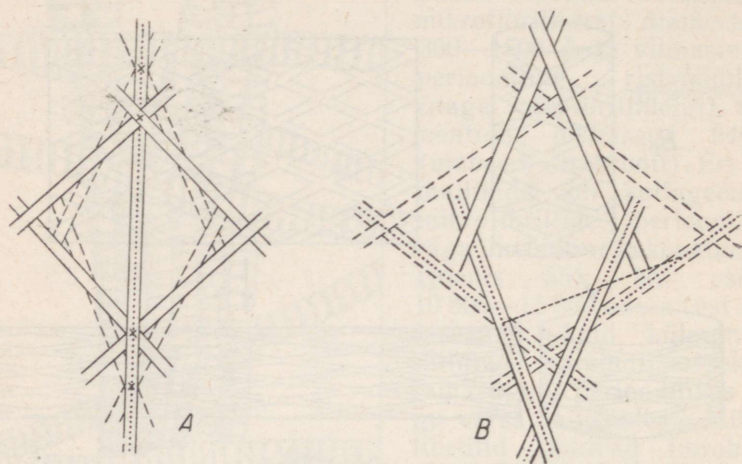
Väätjates kollageenkiulistest moodustistes (sidemetes, kõõlustes) toimub teatav pikenemine elastsete kiudude varal säilitatava lainelisuse väljavenimise teel (A_1 ja A_2), torujates organites (B_1 ja B_2) aga teostub sidekiulise seina väljavenimine koos organi vastava osa lühenemisega kollageense võrgu silmade muutumise teel (ilma et kollageensete kiudude pikkus seejuures muutuks).

juhul toimub sidekiuliste moodustiste väljavenitamisega (pikenemisega) paralleelselt nende jämenemine või paksenemine ja vastupidi (joonis 56). Oma endise asendi ja suuna taastavad kollageenkiulised struktuurid organismis tavaliselt elastsete kiudude vahendusel (joonis 57).

Kollageenkiud on organismis allutatud pidevatele loome- ja hävinguprotsessidele. Nad võivad hävida (kaduda) ühes paigas ja moodustuda teisel kogu eluaja kestel. Ulatuslikult võib nende hulk ja paigutus muutuda füüsilise pingutuse tagajärjel kui ka liigete pikemaajalise immobiliseerimise korral (kipssidemete varal). Viimasel juhul liigete liikuvus väheneb, kuid sportlik harjutus muudab kollageenkiulised sidemed ja liigesekihitud äärmiselt painduvaks, oletatavasti kimpude pikenemise ja nende ulatuslikuma lainelisuse tagajärjel.

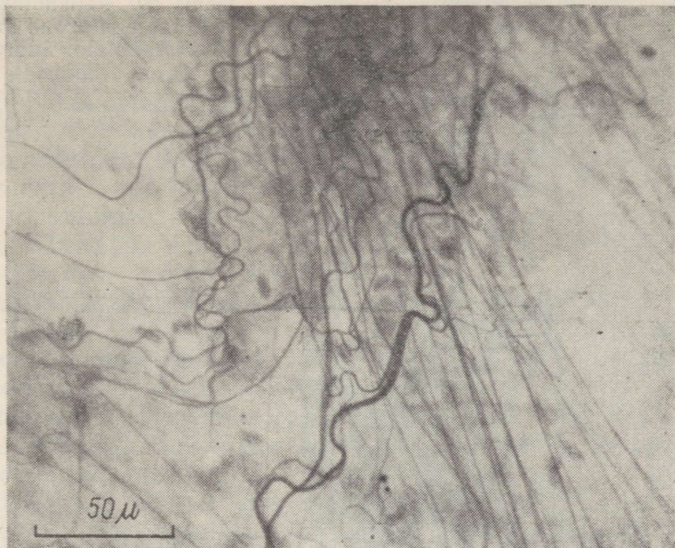
Elastsetel ehk kollastel kiududel on väga erinev jämedus (kuni 12 mikronit), kuid kimpe nad ei moodusta ja näivad valgusmik-

roskoobis homogeensetena (joonis 58). Elektronmikroskoobis on ka elastsetel kiududel fibrillaarne ehitus. Elastsed kiud on alati isekeskis võrkjalt seostunud. Kiudude vabu lõpposi ei näi organis-
 mis kuskil esinevat. Kiudude kuju on ümar või lintjas. Peale kiudude esineb elastne substants organismis ka terakeste ja membraanide kujul.



Joonis 57. Kollageense võrgu kuju taastavate kiudude toime-
 mehhanismi skeemid. (Becheri ja Osterhage järgi.)
 Elastsed kiud on kujutatud punktiirjoontega. A — diagonaalsete
 ja B — viltuste elastsete kiudude retraheeriv toime.

Elastsetest kiududest moodustatud struktuuridel (näiteks turjasidemel, loomade kõhu kollassidemel, elastsel kõhrel, elastsete arterite seinal) on kollane värvus. Nad koosnevad elastiiniks nimetatud valkainetest (moodustub 50% ulatuses amiinhappeist leutsiinist ja glütsiinist), mis keetmisel kui ka nõrkade aluste ja hapete mõjul ei lahustu. Ka elavas kehas ei allu nad lahustumisele ja resorptsioonile, või siis vaid erakordsetes patoloogilistes tingimustes. Nad säilivad isegi ägeda põletiku kolletes ning gangreeni ja mädase lagunemise puhul, kus kõik teised koe-elementid hävivad. Kiud venivad, s. o. nad pikenevad pingutuse korral, kuid pingutuse lõppedes lühenevad (retraheeruvad) uuesti. Neil on tugev valgusmurdevõime, mistõttu nad värvimata preparaadis ümbrusest läikivatena välja paistavad. Seeduvad pikamööda pepsiini mõjul happelises keskkonnas ja pankrease fermentide trüpsiini ja elastaasi mõjul alkaalses keskkonnas. Värvuvad pikrofuksiiniga kollakashalliks ja asaaniga punaseks. Spetsiifiliselt värvuvad nad resortsiinifuksiiniga (tumesiniseks) ja ortseiiniga (tumepruuniks). Hõbedasooladega nad ei impregneeru. Vana-

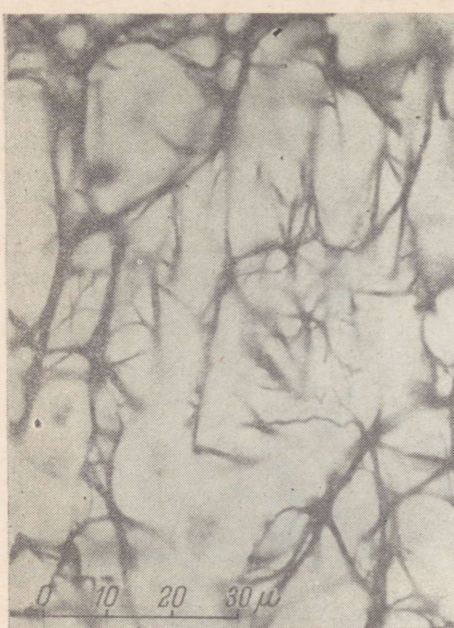


Joonis 58. Elastsed kiud alusnahast. Värvustus: resortsiin-fuksiin. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

nedes võib elastiin muutuda elastiiniks nimetatavaks elast-suset aineks.

Elastsed kiud esinevad organismis kõikjal, kus koed alluvad perioodilistele ümberpaigutustele, nihkumisele või liikumisele. Elastsete kiudude väljavenitamisel tekkiv pinge toob koeelemendid endisele paigale tagasi. Elastseid elemente on seda rohkem, mida intensiivsemalt koed alluvad perioodilistele ümberpaigutustele; nad puuduvad liikumatuis struktuurides (näiteks aju kõvakestas). Ülepingutuste ja rebenemise eest kaitsevad elastseid kiude kollageenkiulised moodustised (veresoontes näiteks adventitsiaalkest). Nad tekivad kollageensetest ja argürofiilsetest kiududest hiljem, põimudes kollageenkiulise võrgustikku. Esmasena nähtuvad nende kohal ridastunud sõmerad, mis hiljem liituvad isekeskis kiududeks. Elastsete kiudude ümberkujundumis- ja regeneratsioonivõime on väike või puudub peaaegu hoopis. Nad on kõikjal seostunud kollageensete kiudude ja lihaskoega.

Retikuliin- ehk **argürofiilsed kiud** koosnevad retikuliiniks nimetatud türosiinivabast valkainest, mis kollageenist erineb hapete, aluste ja seedefementide suhtes suurema resistentsusega. Nad seduvad pikkamisi pepsiini toimel happelises keskkonnas, mitte aga trüpsiinis. Erineva jämedusega (kollageensetest kiududest peenemad) retikuliinikiud ei koondunud kimpudeks, vaid põimuvad üksteisega võrekujuliselt või seostuvad osaliselt isekeskis (joo-



nis 59). Ulatuslikumaid koondisi või kihte nad kuskil ei moodusta. Nad esinevad sidekoes erinevas tiheduses kõikjal, eriti aga sidekoe ja epiteeli piiril (basaalmembraane moodustades) kui ka vöötlihaskiudude, rasvarakkude ja verekapillaaride naabruses. Retikulaarses sidekoes asetsevad nad osalt ka rakusiseselt. Paljudes paikades lähevad nad pidevalt üle kollageenseteks kiududeks. Nad ilmuvad sidekoesse kollageensetest kiududest varemini ja mõningate väidete põhjal muutuvadki hiljem ümber kollageenseteks kiududeks. Siit pärineb nende mõnikord kasutatav nimetus prekollageensed kiud. Teistest kiudude liikidest on retikuliinkiuud eristatavad vaid hõbedasooladega impregneerituna, mistõttu neid nimetataksegi hõbedalembelisteks ehk argürofiilseteks.

Elektronmikroskoopiliste uurimiste põhjal on selgunud, et retikuliinkiuud koosnevad tsementeerivast glükoproteiinainest ja 400 Å diameetriga spiraalsetest mikrofibrillidest perioodilisusega 640 Å. Noortes kiududes on perioodilisus ja mikrofibrillide diameeter väiksemad. Üldiselt sarnanevad siinsed mikrofibrillid oma vöödilisuselt ja jämeduselt kollageensete kiudude mikrofibrillidega.

Sidekoe amorfne põhiaine

Sidekoe amorfne põhiaine ümbritseb kollageenseid kiude ja seob neid kimpudeks. Rikkalikult esineb teda embrüonaalses sidekoes (mesenhüümis), noores granulatsioonkoos, nabaväadis

(Whartoni süldina), kuke harjas jne. Diferentseerunud sidekoes leidub amorfset põhiainet vähe ja ta hulk väheneb raugaeas. Keemiliselt koosneb amorfne põhiaine kõrgemolekulaarsetest happe-listest mukopolüsahhariididest (teiste hulgas hüaluroonhapest ja kondroitiinvävelhapest) koos lähemalt tundmata valguliigiga.

Mukopolüsahhariidid on (valguga seostunud) heksoosamiini ja glukoroonhapet sisaldavad polüsahhariidid, mis peale sidekoe amorfse põhiaine esinevad veel kõhrkoes, sünoviaalvedelikus, silma klaaskehas ja vesivedelikus, samuti nuumrakkudes ja teatavates bakterites. Sünoviaalvedeliku, silma vesivedeliku ja klaaskeha mukopolüsahhariidid moodustuvad peamiselt hüaluroonhapest.

Mukopolüsahhariidid värvuvad toluidiinsinise nõrga lahusega metakromaatilisel — kromatofoorne aine omandab värvilahusest erineva värvuse (toluidiinsinise korral punaka värvuse). Mukopolüsahhariidide täpsema histokeemilise diferentseerimise puhul kasutatakse perjodaat-Schiffi-reaktsiooni.

Sidekoe amorfset põhiainet peetakse fibroblastide ja nuumrakude sekretsiooni produktiks. Oletatavasti on nuumrakud ka hüaluroonhappe moodustajaiks.

Amorfne põhiaine ümbritseb rakke ja sisaldab oma pilujates ruumides koevedelikku (tahvel III).

Sidekoe ehitust mõjustavad tegurid

Sidekoe struktuuri ja talitluse iseloom sõltub reast tegureist, nagu närvisüsteemi funktsionaalsest seisundist, organismi toitumusest ja eriti teatavatest ensüümidest, vitamiinidest ja hormoonidest.

Vaegtoitumise ja nälguse korral langeb sidekoe immuunsus, tema vastuvõtmatuse nakkustele, nõrgeneb haavade paranemise võime jne.

Ensüümidest on olulise tähtsusega mutsinaasid, eriti hüaluronidaas ja kondromutsinaas. Hüaluronidaas esineb kogu organismis, eriti munandites. Teda moodustavad ka mitmed patogeensed bakterid.

Mutsinaaside, eriti hüaluronidaasi toimel mukopolüsahhariidid depolümeriseeruvad; seejuures kaotab põhiaine oma normaalse geelstruktuuri ja metakromaasia. Samuti muutub ta hõlpsamini difundeeritavaks, mille tagajärjel sidekoe barjääriefekt väheneb. Öeldut tõendab asjaolu, et kui süstitavale värvilahusele lisatakse teatavas koguses hüaluronidaasi, siis difundeerub värvilahus suuremale alale kui hüaluronidaasi lisamiseta. Bakterite poolt produtseeritud hüaluronidaas soodustab nende levikut organismis sidekoe barjääriefekti nõrgenemise tõttu. Samal ajal võib bakterite selline omadus ka kasuks tulla organismile bakterivastase kaitsereakt-

siooni väljatöötamises, sest sel teel kasutatakse ulatuslikumalt ära lokaalsed (sidekoes leiduvad) kaitsevahendid.

Hormoonidest toimivad sidekoesse kõige ilmekamalt hüpofüüsi eessagara ja suprarenaalnäärme koore hormoonid. Hüpofüüsi eessagara basofiilsete rakkude poolt produtseeritud adrenokortikotroopsel hormoonil on võrdne toime suprarenaalnäärme koore kortisooni ja hüdrokortisooniga, kuna adrenokortikotropiin tingib suprarenaalnäärmete kortikaalhormoonide moodustamist. Mainitud hormoonid toimivad sidekoe kõikidesse komponentidesse (rakukudesse, fibrillidesse ja amorfesse põhiainesse). Nende hormoonide mõjul fibrotsüüdid kortsuvad ja nende arv väheneb. Nuumrakud (amorfse põhiaine mukopolüsahhariidide moodustajad) vähenevad samuti arvuliselt ja kaotavad osaliselt oma sõmeruse, mistõttu väheneb ka sidekoe põhiaine oluliste komponentide (mukopolüsahhariidide) moodustamine. Praktilisest seisukohast on tähtis, et kortisooni toimel sidekoe põhiaine vesilahustuvus väheneb, želatiniseerumisaste kasvab ja seega suureneb barjääriefekt infektsiooni suhtes. Teisest küljest aeglustab kortisoon haava paranemist ja granulatsioonkoe moodustamist. Viimati mainitud asjaoluga seletub tema rakendamine pleuriidi ja peritoniidi puhul serooskestadevaheliste adhesioonide (liidete) vältimise otstarbel.

Suguhormoonid östroon ja testosteroon mõjutavad sidekoe kasvu ja struktuuri teatavates kehaosades (häbeme turse indlevatel ja rasedatel loomadel, kukkribude harja kasv testosterooni süstimise tagajärjel, vaagnaliiduse lõtvumine kollaskeha hormooni relaksiini toimel jne.).

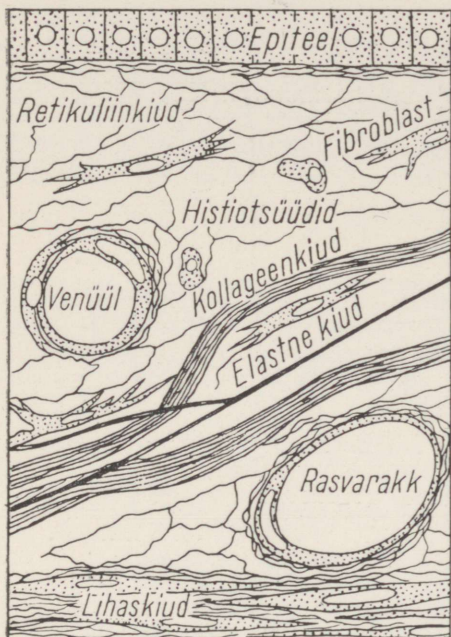
Vitamiinidest on sidekoe normaalse struktuuri ja funktsiooni säilitamise seisukohalt oluline tähtsus C-vitamiinil. Selle puudumise korral (skorbuudihaigetel loomadel) ei teki kollageenseid fibrille, kuigi fibroblastide arv on tõusnud. Rakud moodustavad sel puhul nõrga barjääriefektiga metakromaasiata ainet.

Niihästi kortisoon kui ka C-vitamiin on vältimatult vajalikud sidekoe normaalseks struktuuriks ja talitluseks.

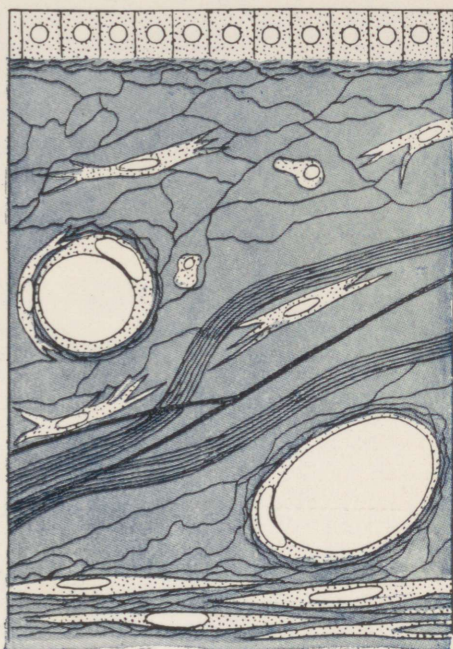
Koheva sidekoe rakulised elemendid

Fibrotsüüdid

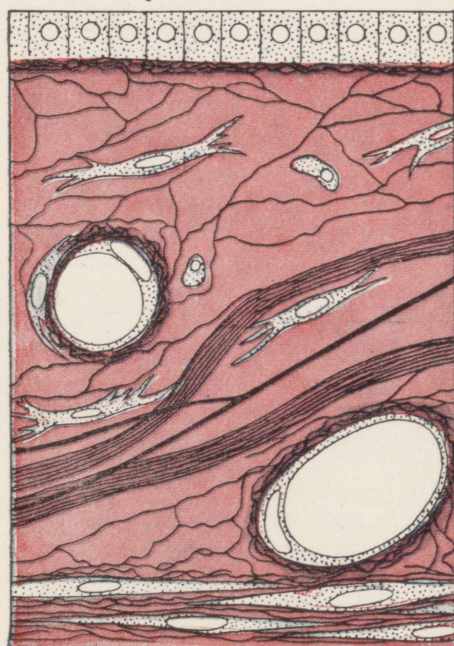
Koheva sidekoe peamisteks rakkudeks on mesenhüümirakkude otsesed järglased — fibrotsüüdid ehk fibroblastid (sageli nimetatud sidekoerakkudeks). Fibrotsüüdi suhteliselt suur rakukeha on pealt vaadatuna tsütoplastmast väljuvate laiade ning hargnevate jätkete tõttu lame ja tähekujuline (joonis 60). Harud on niivõrd õhukesed, et nende piirjooned pole selgesti nähtavad. Profiilis on rakk käävjas. Tsütoplastmas eristatakse perinukleaarset sõmerjat endoplasmat ja perifeerset homogeenset ektoplasmat. Viimane on tihedalt seotud sidekoe põhiainega. Omavahel ühinedes moodustavad rakud harude kaudu



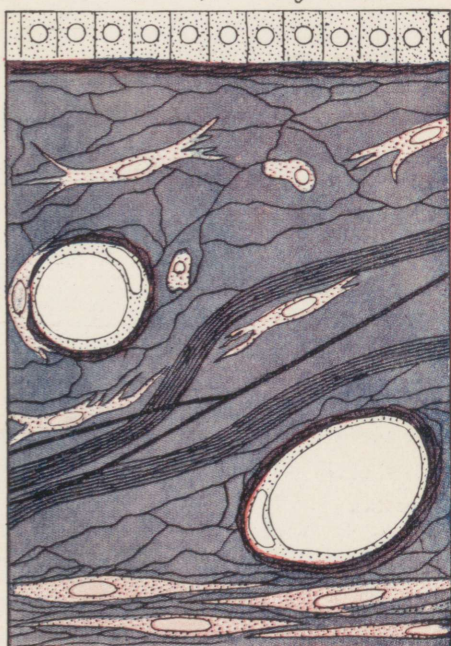
Rakud ja rakkudevahelised kiud



Koevedelik (sinine), rakud ja kiud

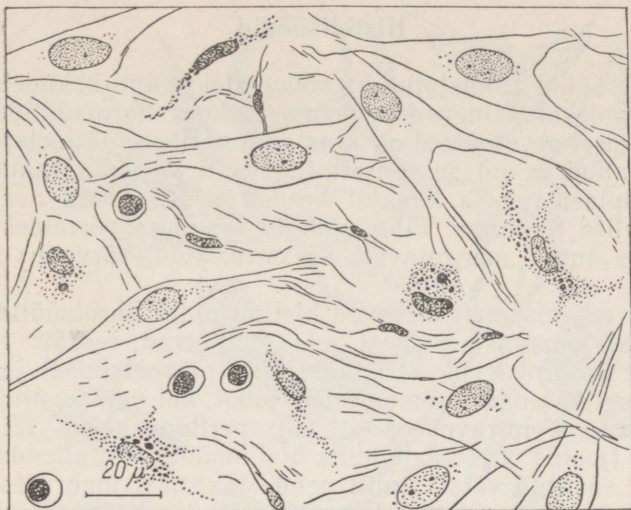


Põhiaine (roosa) basaalmembraan (punane), rakud ja kiud



Põhiaine ja koevedelik (helelilla), basaalmembraan (tumelilla), rakud ja kiud

Rakkude, koevedeliku, amorfse põhiaine ja kiudude ruumiline vahakord sidekoos. (Gerschi järgi.)



Joonis 60. Histiotsüüdid (rikkaliku sõmerusega täitunud rakud) ja fibrotsüüdid (vähest sõmerust sisaldavad suuretuumalised harulised rakud) trüpaansinisega süstitud roti rasvikud. Vasakul all näha ka üksikud lümfootsüüdid. (Le Gros Clark'ist.)

süntsüütiumi, kuid tavalisemalt esinevad rakud eraldunult. Fibrotsüüdid asetsevad liibuvalt kollageensetel kiududel või nende vahel. Inklusioonid fibrotsüütides tavaliselt puuduvad, kaasa arvatuna harva esinevaid rasvatilgakesi ja üksikuid vakuole. Tolmjat kromatiini sisaldav tuum on ovaalne või mõnikord ühelt küljelt sisse sopistunud (neerukujuline), hele ja sisaldab ühte või mitut tuumakest. Fibrotsüüdid on statsionaarsed ehk kinnisrakud, nad ei ole amööboidselt liikuvad ja paljunevad mitootiliselt, kusjuures raku harud lühenevad enne jagunemist või rakk ümardub täiesti.

Fibrotsüütide ülesandeks sidekoes on produtseerida amorfset põhiainet ja kollageenseid kiude või kaudselt mõjustada nende tekimist. Sidekoe regenereerumisel on fibrotsüüdid eriti olulise tähtsusega; vohamisel moodustavad nad esiteks noore, ilma vahekiudude granulatsioonkoe, mis täidab koe defekti ja mis hiljem muundub tihedakiuliseks sidekoeks (a r m k o e k s). Võrdlemisi kõrgesti diferentseerunud rakkudena peitub neis siiski veel võime tarbe korral moodustada kõhr- ja luukude ning oletatavasti areneda ka silelihaskiududeks.

Fibrotsüütide tsütoplasma sisaldab vohamise ajal vähest hulka glükogeeni. Amiinhapetevabas keskkonnas fibrotsüütide mitootiline aktiivsus langeb 80—90% võrra, kuid üksikute amiinhapete (arginiini, histidiini, lüsiini, glutamiinhappe, aspargiinhappe, metioniini ja trüptofaani) lisamine kunstlikule söötmele stimuleerib fibrotsüütide (f i b r o b l a s t i d e) jagunemist.

Histiotsüüdid

Histiotsüüdid (nimetatud ka soikuvateks rändrakkudeks ja koe makrofaagideks) esinevad kohevas sidekoes fibrotsüütidega ligikaudu võrdsel arvul. Need on (vastandina fibrotsüütidele) selgesti kontureerunud rakud suhteliselt tugevasti värvuva vakuoliseerunud tsütoplasmaga ja känkjat kromatiini sisaldava ovaalse või neerukujulise tuumaga. Fibrotsüütide tuumaga võrreldes on histiotsüütide tuum märgatavalt väiksem, kuid värvuvus seevastu tugevam.

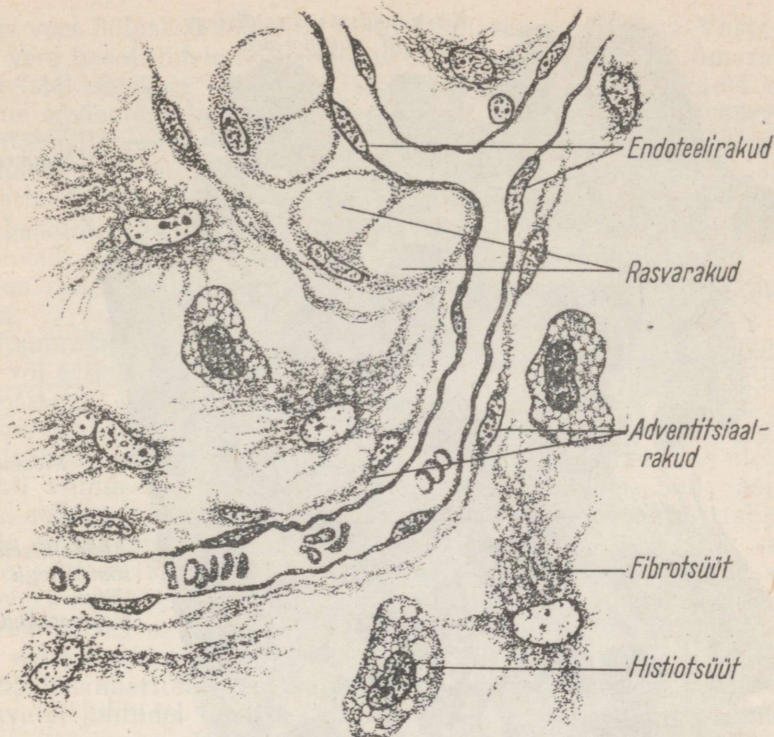
Veelgi reljeefsemalt erinevad histiotsüüdid fibrotsüütidest oma bioloogiliste omaduste poolest, mis avalduvad eeskätt teatavate happeliste aniliinvärvide (trüpaansinise, pürroolsinise) ja liitiumkarmiini salvestamises sõmeratena (juhul, kui neid süstitakse nõrkade lahustena intravenoosselt, intraperitoneaalselt või subkutaanselt) (joonis 60). Vastandina histiotsüütidele tallendavad fibrotsüüdid süstitud värvi ainult nende lähemast ümbrusest. Intravenoosse või intraperitoneaalse värvisüste järel fibrotsüüdid värvi ei salvesta. Samuti puudub fibroblastilise rea rakkudel ka fagotsütoosivõime.

Rakurusude, bakterite, tuši- ja nõepartiklite fagotsüteerimine võib toimuda ka paiksete (soikuvate) histiotsüütide poolt, kuid eriti aktiivselt fagotsüteerivaks muutuvad histiotsüüdid põletikuliste protsesside piirkonnas. Siin omandavad nad suuremaks kasvades aktiivse liikumisvõime ja teostavad makrofaagidena ehk polüblastidena organismi (tsellulaarset) kaitset. Sellises aktiivses staadiumis on võimatu histiotsüüte eristada analoogilistest polüblastidest, mis on tekkinud hoopis teistest rakuliikidest (monotsüütidest, lümfotsüütidest ja retiikulumirakkudest).

Kambiaalsed elemendid +

Sidekoe kambiaalseteks elementideks nimetatakse väikesi vereooni ja -kapillaare ümbritsevas kohevas sidekoes leiduvaid vähe diferentseerunud rakke, mis mitmeti sarnanevad mesenhüümirakkudega ja millest võivad kujuneda sidekoe kõik teised rakuvormid (joonis 61). Osad neist (tavaliselt adventitsiaalrakkudeks nimetatud) on peente jätketega varustatud sõmerjas või känguline rakukeha, millel peaaegu puudub ektoplasmaalne väliskihht. Sellistena meenutavad nad noori fibroblaste, kuid nende tuumad on fibroblastide omadest tavaliselt väiksemad ja tugevasti värvuvad.

Osa kambiaalsetest elementidest meenutab retikulaarse sidekoe rakke. Nad on isekeskis jätkete kaudu seostunud ning nende pinnal ja sees esineb argürofiilsete kiudude võrk. Ärrituse korral vabanevad need fagotsütoosivõimelised rakud naabritest, muutudes liikuvateks makrofaagideks.



Joonis 61. Rakulised elemendid kohevast sidekoest. (Jasvoini ja Maksimovi järgi.)

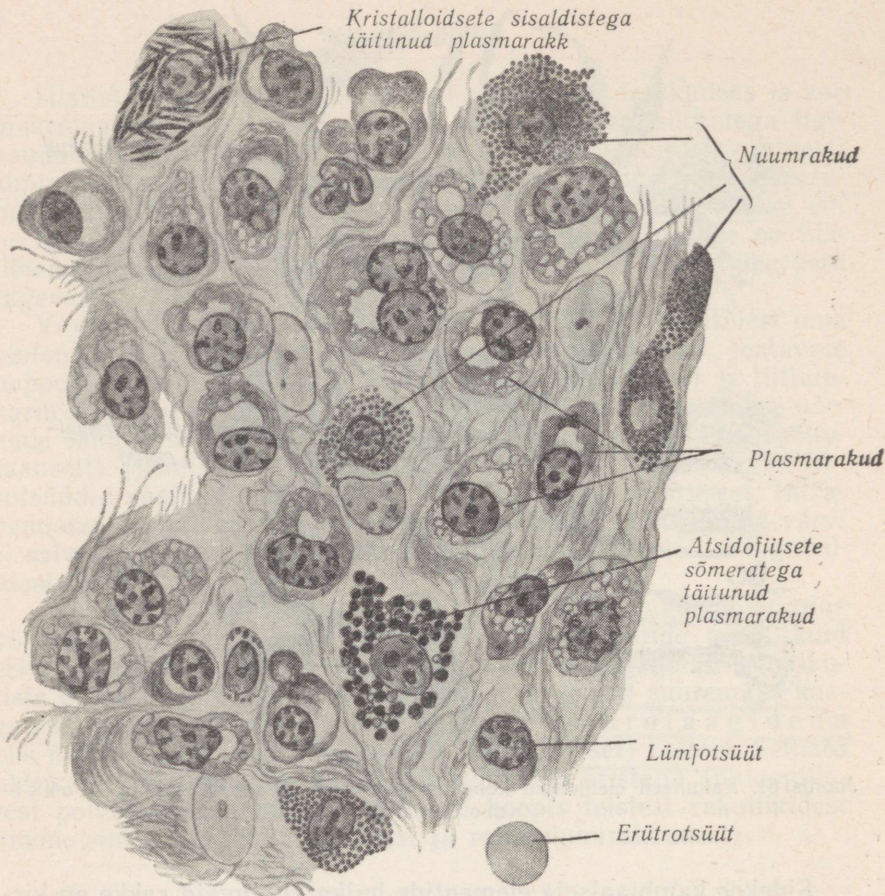
Sidekoe kambiaalsete elementide hulka kuuluvaid rakke on kirjeldatud ka peritsüütide, periteeli, Rouget' rakkude jt. nimetuste all.

Kambiaalsete elementide ümberkujunemist uuteks rakutüüpideks täheldatakse koekultuurides, põletikuprotsesside puhul jne.

Kõik järgnevalt iseloomustatavad sidekoerakud on kas fibroblastide, histiotsüütide või kambiaalsete rakkude edasise diferentseerumise produktid või verest väljarännanud rakulised elemendid.

Plasmarakud

Plasmarakke leidub kohevast sidekoest harva. Ja kui leidub, siis lümfotsüütide või monotsüütide naabruses, millest nad (eriti krooniliste põletikuliste protsesside puhul) arenevad ja millega neid seovad hulgalised üleminekuvormid (joonis 62). Nende kangulist (mõnikord kodarjalt asetsevat) kromatiini sisaldav tuum paikneb rakus ekstsentriliselt ja ta naabruses leidub sageli poolkuujas hele (nõrgalt värvuv), rakutsentrit sisaldav vakuoolitaoline tsüto-



Joonis 62. Plasmarakud ja nuumarakud tonsillist. (Maksimovi järgi.)

plasma-ala. Raku tsütoplasma basofiilsus nõrgeneb raku vananemisel ja temasse ilmuvad atsidofüülset tingeeruvad nõeljad kristallid. Plasmarakudel puudub edasine diferentseerumis- ja paljunemisvõime. Eriti rikkalikult leidub neid kunagise põletiku piirkonnas. Plasmarakud salvestavad antikehi.

Nuumarakud

Vere basofiilsete granulotsüütidega üldjoontes sarnanevate (kuid tekkelt ehk päritolult neist imetajate puhul erinevate) nuumrakkude tüüpiliseks tunnuseks on nende baasiliste värvidega (metüleensinisega ja daaliavioletiga) metakromaatilist tingee-

ruv ja vees hõlpsasti lahustuv tsütoplasmasisene sõmerus. Vastandina vere basofiilidele on nende tuum suhteliselt väike ja ümaram kui teistel sidekoes leiduvatel sõmerrakkudel. Nuumrakkudel on vähene amöboidne liikuvus ja jagunemist täheldatakse neis harva. Oletatavasti arenevad nad sidekoes leiduvatest diferentseerumata rakkudest. Nuumrakkude arv, kuju ja värvuvus võivad tunduvalt erineda keha eri osades ja liigiti. Arvuliselt on neil teatav seos vere basofiilidega. Loomadel (näiteks rottidel), kel basofiilid veres puuduvad, leidub sidekoes palju nuumrakke. Küülikul aga, kelle veri on rikas basofiilide poolest, leidub nuumrakke sidekoes väga harva.

Nuumrakkudele on omistatud kolmesugust talitlust: ① hepariini või selle eelastme valmistamist, ② hüaluroonhappe eelastme valmistamist ja ③ histamiini varumist.

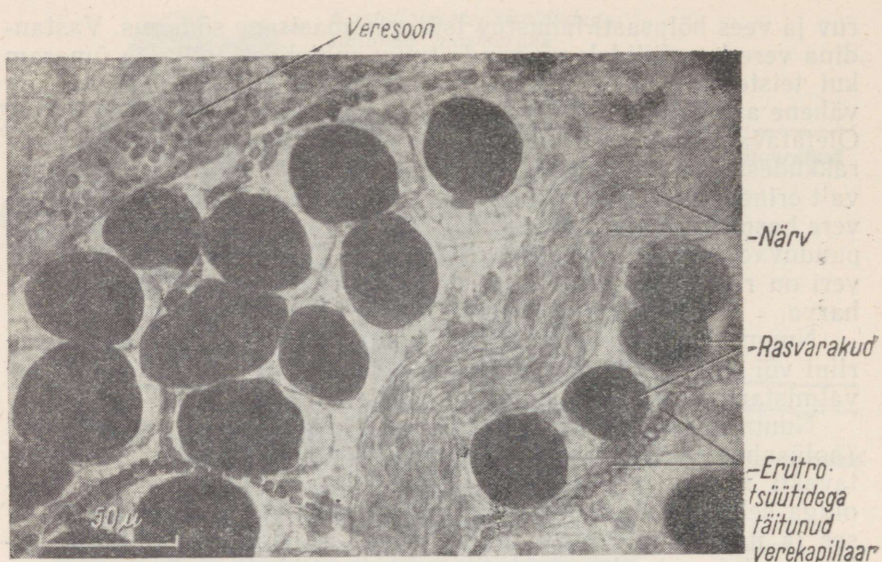
Nuumrakkude sõmerus sisaldab hepariiniks nimetatavat (polüsahhariididele omase keemilise iseloomuga) ainet, mis oletatavasti väldib vere koaguleerumist veresoonestikus. Selle asjaoluga seletub nuumrakkude esinemine eeskätt veresoonte naabruses ja nende nimetamine heparinotsüütideks. Lisaks sellele produtseerivad nad fibrillidevahelist (hüaluroonhappega sarnanevat) mukoidset metakromaatilist värvuvat ainet. Varajases embrüonaalses eas moodustavad sellist ainet mesenhüümirakud, kuid sidekoerakkude spetsialiseerumise järel esinevad basofiilsed mukopolüsahhariidid veel vaid nuumrakkude sõmerais, kust nad teatavatel juhtudel (eriti ägeda turselise põletiku puhul) väljutatakse põhiainesse. Happelised mukopolüsahhariidid on nuumrakkude sõmerais hepariini sünteesi vaheastmeiks. Teiselt poolt peetakse põhiaine valmistamist nuumrakkude poolt vähe tõepäraseks põhjusel, et nende sõmerate metakromaatilisuus ei kao hüaluronidaasi toimel ja et nuumrakkude arv ei ole alati põhiaine hulgaga kindlas vahekorras.

Nuumrakkude arv on tihedas seoses koe histamiinisaldusega. Seejuures pole aga nuumrakud ainsateks histamiiniallikateks, histamiin võib tekkida ka vererakkudes. Selgroogsete kõrval leidub nuumrakke ka mitmetel selgrootutel.

Rasvarakud

Rasvarakkudeks nimetatakse kohevas sidekoes (veresoonte naabruses) üksikult või väikeste rühmadena leiduvaid (või tihedasti koondunult rasvkude moodustavaid) ümaraid rakke, mis mammalidel sisaldavad endas vaid ainsa rasvatilga (monovakuolaarsed rasvarakud); nende diameeter ulatub 30 mikronist kuni 120 mikronini ja väljast piirab neid õhuke lamestunud tuuma ja tavalisi rakuorganoide sisaldav tsütoplasmaikiht (joonis 63).

Rasvatilk rakus koosneb neutraalarasvade — trioleiini, tripalmitiini ja tristeariini segust, millest trioleiinil on kõige madalam,



Joonis 63. Rasvarakud sudaan III-ga värvitud. Vrd. rasvarakkude suurust erütrotsüütide suurusega. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

tristeariinil kõige kõrgem sulamistäpp. Osmiumhappega (osmium-tetroksüüdiga) annab raku rasv karakterse reaktsiooni, redutseerides selle metalliliseks osmiumiks; osmiumi sadestumise tagajärjel esineb rasvatilk rakus musta läbipaistmatu kehana. Rasvainetes lahustuvate värvidega — sarlakpunasega ja sudaan III-ga — on rasv ka spetsiifiliselt värvitav.

Rasvarakud arenevad embrüonaalses eas mesenhüümirakkudest. Raku plasmasse ilmuvad rasvatilgakesed, mis järk-järgult liitudes moodustavad lõpuks ühe suure rasvatilga. Samaaegselt tõmbuvad mesenhüümiraku tsütoplasmaalsed harud sisse ja rakk ümardub. Rasvarakkude juurdekasv toimub ka pärast sündi, kuid mitte olemasolevatest rasvarakkudest, vaid kohevas sidekoes (eriti veresoonte naabruses) alati leiduvatest indiferentsetest mesenhüümäalse iseloomuga retikulaarsetest või kambiaalsetest rakkudest ning histiotsüütidest, s. o. rakkudest, mis võtavad aktiivselt osa ainevahetusest.

Rasvarakkude arv koes võib kahaneda nii normaalse rasvatarvituse korral kui ka nälgimise või kurnavate haiguste tagajärjel. Selgitamata viisil väljub rasv sel puhul järk-järgult rakust, kusjuures rasvatilk hakkab jagunema väiksemateks tilgakesteks. Samaaegselt saadab rakukeha välja jätkeid ja rasvatilga lõpliku kadumisega taastub raku endine kuju. Vastavalt sellele osutub rasvarakk mitte iseseisvaks rakuliigiks, vaid sidekoe diferentseerumata rakkude teatavaks funktsionaalseks seisundiks.

Sidekoe- ja vererakkude ümberkujunemise potentsid

Sidekoe- ja vererakkude ümberkujunemise ja edasiarenemise käiku on kõige tagajärjekamalt uuritud põletikuprotsesside varal, mida kutsutakse esile mehaanilise vigastuse (löike) või võõrkehade sisseviimise teel kohevasse sidekoesse. Elusorganism vastab sellele ärritusele karakterse reaktsiooniga (põletikuga), mille ülesandeks on vigastava või ärritava agensi kõrvaldamine (või tema eraldamine ümbritsevatest kudetest) ja temast põhjustatud vigastuste reparaerimine. Ärrituse piirkonnas laienevad esmalt verekapillaarid, nendes voolav veri rikastub leuko- ja lümfotsüütidega ning sellele järgneb neutrofiilsete (spetsiaalsete) leukotsüütide hulgaline väljaränne vigastuse piirkonda ning leukotsütaarse valli moodustamine ümber vigastuskolde. Mainitud protsessi bioloogiline tähtsus seisneb mikroobide hävitamises fagotsütoosi ja antitoksiliste ainetega kui ka vigastatud koe-elementide lahustamises. Peatselt hävivate leukotsüütide asemele ilmuvad paari päeva järel pärast põletiku algust vere agranulotsüütidest (lümfotsüütidest ja monotsüütidest) arenenud fagotsüteerivad elemendid, hematogeensed makrofaagid. Nendele lisanduvad samas paikse päritoluga histogeensed makrofaagid, mis arenevad histiotsüütidest, retikulaarrakkudest ja kambiaalistest elementidest. Erineva päritoluga makrofaagideks arenevad mononukleaarsed rakud, mis vastavalt oma arenguastmele üksteisest põletikukoldes mõnevõrra erinevad, kandes polüblastide nime. Hematogeense päritoluga polüblastid on histogeensetest polüblastidest eristatavad väiksema suuruse järgi üksnes põletiku paaril esimesel päeval; hiljem sarnanevad nad üksteisega niihästi talitluslikult kui ka morfoloogiliselt. Makrofaagide poolt kõrvaldatakse põletikukoldes tekkinud koelaguproduktid. Hiljem kujunevad makrofaagid ümber soikuvateks rändrakkudeks ehk histiotsüütideks, osalt aga fibroblastide rea rakkudeks.

Kuigi edasisest koe taastamise protsessist võtavad osa ka makrofaagid, on peamisteks reparatiivsete protsesside kandjaks (armkoe või võõrkeha ümbritseva kihnu moodustajaks) fibroblastide rea rakud, mis tekivad adventitsiaal- ja retikulaarrakkudest, vähe diferentseerunud fibroblastidest ning võimalikult ka kapillaaride endoteelirakkudest. Tähendatud rakud punduvad, nende tsütoplasma muutub basofiilseks ja nad hakkavad intensiivselt jagunema. Amorfne põhiaine ja kiud tekivad neist samuti nagu sidekoe tavalise histogeneesi puhulgi.

Lümfotsüütide ja monotsüütide kujunemist makrofaagideks täheldatakse samuti koekultuurides. Samas täheldatakse hiljem makrofaagide muutumist tüüpilist sidekude moodustavateks fibroblastideks.

Fagotsütaarseks retikuloendoteliaalsüsteemiks (RES) nimetakse selliste mesenhümaalse päritoluga rakkude kogumikke organismis, mis on suutelised endasse haarama mitmesuguseid baktereid ja kolloidseid partikleid ja neid hävitama (fagotsüteerima) või säilitama oma protoplasmas karaktersete terakeste näol. Siia kuuluvad: 1) põrna ja lümfotsütaarseste organite retikulaarsed rakud ja endoteelirakud, 2) maksa sinusoidides paiknevad täht- ehk Kupfferi rakud, 3) suprarenaalnäärmete koore, hüpofüüsi, tüümuse ja pankreasesaarte sinusoidide endoteelirakud ja 4) koheva sidekoe histiotsüüdid (joonis 64). Üldiselt võib ütelda, et retikuloendoteliaalsüsteemi moodustavad hemopoetiliste organite, maksa, suprarenaalnäärmete koore ja koheva sidekoe paigalised ja vabad makrofaagid.

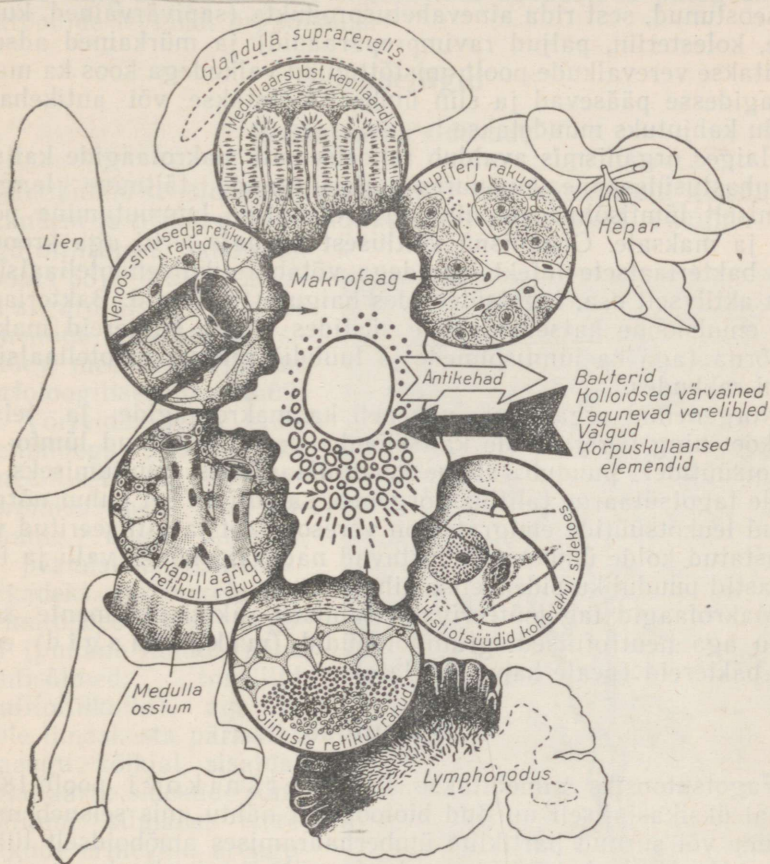
Retikuloendoteliaalsüsteemi rakkudele on karakterne nende paiknemine retikulaarse süntsüütiumi näol, mis on seotud retikuliinikiududega ja mis äranõordumise teel annab vabu rändrakke. Kohevas sidekoes on histiotsüütidevaheline seos kaotsi läinud. Sellesse süsteemi kuuluvate rakkude demonstreerimiseks süstitakse katseloomadele liitiumkarmini, trüpaansinist, pürroolsinist või tušši.

Vabad makrofaagid ehk polüblastid tekivad mitmekesiste ärrituste puhul väga erinevatest allikatest, paigalistest makrofaagidest, diferentseerumata sidekoerakkudest ja veresoonestikust väljunud lümfotsüütidest ja monotsüütidest. Et makrofaagid ei teki üksnes retikulaar- ja endoteelirakkudest, vaid lisaks sellele veel teistest rakulistest elementidest, siis peetakse mõnelt poolt otstarbekaks retikuloendoteliaalsüsteemi asemel kõnelda **m a k r o f a a g i d e s ü s t e e m i s t**.

Rakkude kuuluvuse määramisel retikuloendoteliaalsüsteemi on oluline nende mesenhümaalne päritolu. Sellest nõudest lähtudes ei paigutata siia neerutorukeste ja ajuvatsakeste soonpõimiku epiteeli, vaatamata sellele et ka siin ladestuvad intensiivselt kolloidseid värvid. Samas tuleb lisada, et väikeste partiklite ja kolloidsete värvainete haaramine endasse pole omane mitte üksnes retikuloendoteliaalsüsteemi rakkudele ja mainitud neerutorukeste ning soonpõimikute epiteelile, vaid vähemal määral on sellise võimega ka teised rakud. Viimati mainitud asjaolu avaldub eriti juhtudel, kui enamik makrofaage on juba värviga küllastunud. Makrofaagide talitluslikku väljalülitamist tuši, kolloidaalsete värvide või organismis tekkinud laguproduktide kaudu nimetatakse **m a k r o f a a g i d e e h k r e t i k u l o e n d o t e l i a a l s ü s t e e m i b l o k a a d i k s**. Eksperimentaalset blokaadi rakendatakse retikuloendoteliaalsüsteemi osatähtsuse selgitamiseks infektsioonihaiguste puhul ja immuunsusnähtude korral. Tavaliselt ühe ainega täielikku blokaadi tekitada ei saa. Blokeerimine hõbedapreparaatidega nähtavasti suurendab retikuloendoteliaalsüsteemi fagotsütoosivõimet

teiste ainete suhtes. Sellega seletub kolloidaalsete metallpreparaatide terapeutiline efekt.

Makrofaagide süsteemi ülesanne on terves ja haiges organismis teatavamääraliselt erinev. Terves organismis on siia kuuluvad rakud tihedalt seotud valkude ja oletatavasti ka rasvade intermediaarse ainevahetusega. Valgud, mis veres leiduvad fibrinogeeni,



Joonis 64. Retikuloendoteliaelementide skeem.

albumiinide näol, sobivad rakkude toiduks üksnes pärast vastavat lihtsustamist. Veresoontest väljaimendunud valgud lammutatakse proteolüütiliste ensüümide mõjul makrofaagide segregatsiooniparaadis (neutraalpunase abil demonstreeritavas vakuoolide ja terakeste kogumis). Seega seletubki asjaolu, et makrofaagide-rikkast organist (põrnast) väljavoolav veri on suhteliselt rikas lihtsamate valgühendite poolest. Sellelt seisukohalt osutuvad makrofaagid teiste kudede toitmiseks kohanenud elementideks.

Veelgi energilisemalt haaratakse makrofaagide poolt võõrvalgud ja valmistatakse nende mõjul nn. *antikehad* — baktereid ja nende mürke hävitavad fermentatiivsed ained (antitoksiinid, bakteriolüsiinid, aglutiniinid, pretsipitiinid jt.). Antikehade peamiseks tekkimispaigaks peetakse *lümfisõlmi*, *põrna* ja *üdi*.

Tavaliselt on makrofaagide *troofiline* ja *kaitseülesanne* isekeskis seostunud, sest rida ainevahetusprodukte (sapivärvained, kusihape, kolesteriin, paljud ravimpreparaadid) ja mürkained adsorbeeritakse verevalkude poolt, mistõttu nad valkudega koos ka makrofaagidesse pääsevad ja siin ümber töötatakse või antikehade kaudu kahjutuks muudetakse.

Haiges organismis avaldub reljeefsemalt makrofaagide *kaitseja puhastusülesanne*, kusjuures kaitseülesande täitmine langeb peamiselt *lümfisõlmedele* ning erütrotsüütide lammutamine *põrnale* ja maksale. Organismi võitlusest ägedate, eriti aga krooniliste bakteriaalsete infektsioonidega võtab *retikuloendoteliaalsüsteem* aktiivselt osa, fagotsüteerides haiguse tekitajaid. Bakteriaalseid emulsioone katseloomadele süstides leidub baktereid maksa ja põrna (aga ka lümfisõlmede ja luuüdi) retikuloendoteliaalsüsteemi rakkudes.

Nõrgenenud organismis väheneb ka makrofaagide ja teiste sidekoe- ning vererakkude kaitsejõud: verest väljunud *lümf-* ja *monotsüütidel* puudub võime makrofaagideks muutumiseks ja nende fagotsütaarne talitlus nõrgeneb, samuti on sel puhul nõrgenenud leukotsüütide emigratsioon veresoontest ja infitseeritud või vigastatud kolde ümber moodustavad nad vaid nõrga valli ja fibroblastid puuduliku sidekoelise kihnu.

Makrofaagid fagotsüteerivad peamiselt rakulisi elemente, seevastu aga neutrofiilsed granuloetsüüdid (*mikrofaagid*) eeskätt baktereid (peale happekindlate).

Fagotsütoos

Fagotsütoosiks nimetatakse I. I. Metšnikovi poolt 1883. aastal üksikasjaliselt uuritud bioloogilist nähtu, mis seisneb mikroobide või surnud partiklite *ümberhaaramises* amöboidselt liikuvate rakkude (leukotsüütide, makrofaagide jt.) poolt ning seejärel nende allutamises raku seedermentidele. Fagotsütoos on organismi üks kaitsereaktsiooni vorme; sellel baseerub organismi *tsellulaarne immuunsus*. Fagotsütoosinähu uurimistest on välja kasvanud *immuunsusõpetus* — õpetus organismi reaktsioonidest, mis on suunatud nakkuste ehk infektsioonide vältimiseks.

Fagotsütoosiprotsessis eristatakse kolme faasi. Esimeses ehk *kokkupuutefaasis* kleepub leukotsüüdi tsütoplasma elava või surnud võõrkeha välispinnale. Järgnevas *sulundusfaasis* toimub fagotsüüdi tsütoplasma pindpinevuse muutuste tagajärjel fagotsüüdi pinnale kleepunud võõrkeha *ümberhaaramine*.

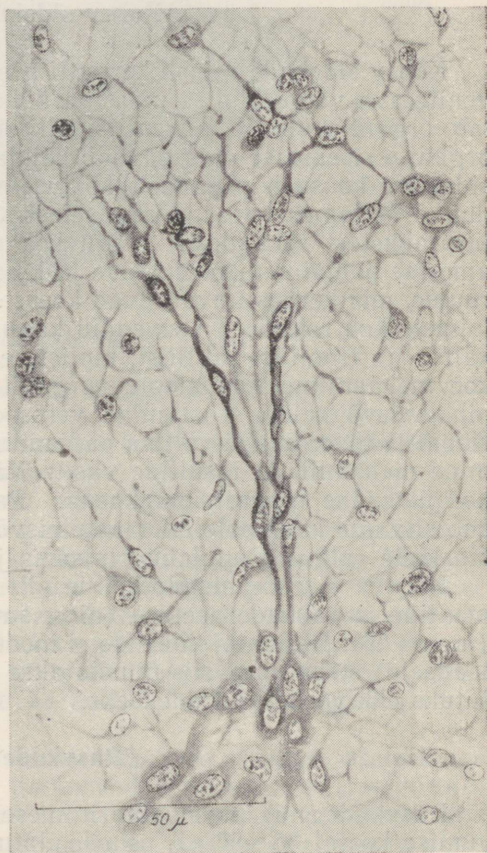
Viimasel, seedefasil tekib sulundunud partikli või mikroobi ümber seedermente sisaldav sedevakuool, milles enamik mikroobe seeditakse. Rikkalikult fagotsüüti kogunenud mikroobid võivad toksiini produtseerimist jätkates surmata fagotsüüdi. Üksikudel puhkudel jäävad mikroobid leukotsüüdi seedermentidest kahjustamata ning sel puhul võib fagotsütoos soodustada patogeensete mikroobide levimist organismis.

Sidekoeliigid

Retikulaarne sidekude

Retikulaarne sidekude moodustub süntsütiaalselt seostunud rakkudest ja nende pinnal (kui ka sees) esinevatest retikuliin- ehk argürofiilsetest kiududest (joonis 65). Välja arvatud argürofiilsete kiudude esinemine retikulaarses sidekoes, meenutab viimane morfoloogiliselt mesenhüümi. Võrreldes teiste sidekoeliikidega seisab ta ka geneetiliselt ehk diferentseerumisastmelt mesenhüümile kõige lähemal. Ta peamisteks esinimispaikadeks on vereloome- (hematopoetilised) organid (punane luuüdi, põrn, lümfisõlmed, tonsillid, lümfifolliikulid), aga ka soole limaskesta pärisiht. Peaaegu kõikjal sisaldab retikulaarne sidekude süntsüütiumi silmades vererakkude erinevaid arengustmeid ja ka valminud vererakke. Amorfne põhiaine siin puudub ning süntsüütiumiseseid ja (vere) rakkudevahelisi ruume täidab koevedelik. Vananevas organismis retikulaarkoe hulk väheneb tema asendumise teel kiulise sidekoega.

Retikulaarkoerakkudel on fagotsütoosivõime; nad deponeerivad oma tsü-



Joonis 65. Retikulaarne sidekude põrna punasest pulbist.

toplasmas mitmesuguseid korptskulaarseid elemente ja mürgituid värvaineid. Teatavate ärritavate agensite toimel võivad üksikud rakud süntsütiaalsest seosest vabaneda ja muutuda aktiivselt liikuvateks ning fagotsüteerivateks rakkudeks, makrofaagideks.

Tihe bioloogiline sarnasus on retikulaarkoega ka teatavatel sinusoidsete kapillaaride endoteelirakkudel (vereloomeorganites, maksas, suprarenaalnäärmetes jm.). Endoteelirakud on siin samuti tihedas seoses retikuliinikiududega, rakud on isekeskis seotud süntsütiaalselt ja nad võivad vabaneda oma aluselt ja naabritest, muutudes makrofaagideks. Vereloomeorganites on võimalik jälgida retikulaarrakkude pidevat üleminekut sinusoidsete kapillaaride endoteeliks; eriti on seda demonstreeritud põrnas kapillaar-endoteeli ja punase pulbi retiikulimirakkude siirdealadel.

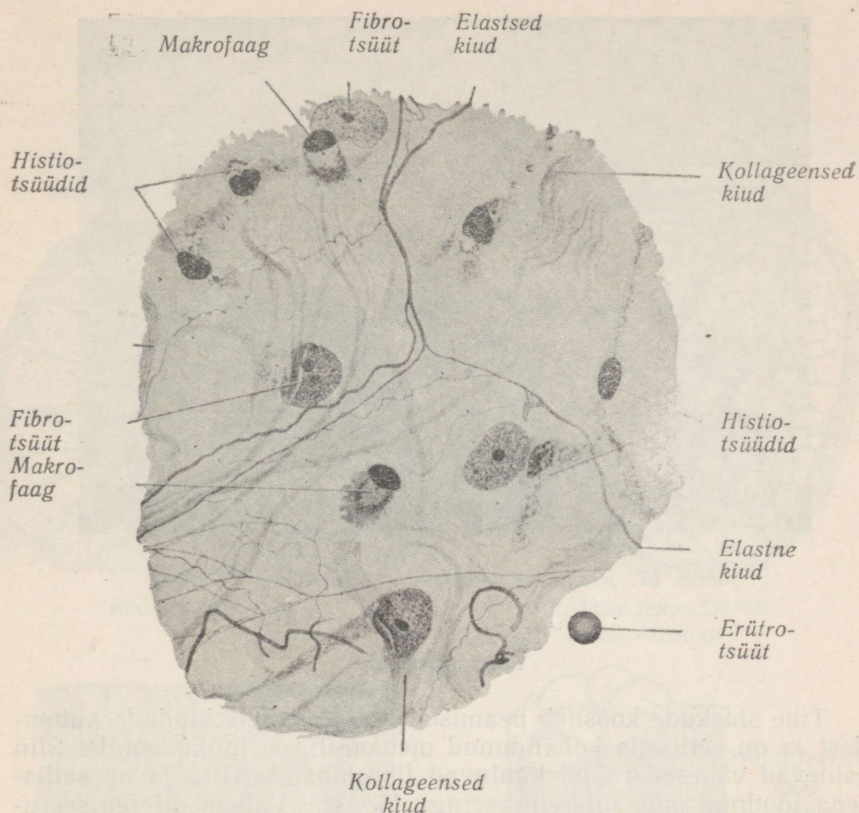
Kohev sidekude

Kohev sidekude esineb kergesti nihutatava ja eri suundades venitatava valge kiulise massina kõikjal organismis. Ta moodustab organiteväliseid adventitsiaalkesti, tungib interstitsiaalkoena organite sisemusse ning saadab kõikjal veresooni ja närve. Kohev sidekude koosneb peamiselt koetuseta põhiainest, sellesse sulundunud kollageensetest ja elastsetest kiududest ning arvukatest ja liigirohketest rakkudest. Nagu kokkulangenud käsn sisaldab ta amorfse põhiaine membraanide ja kiudude poolt piiratud arvukaid ruume, mis kergesti avarduvad koesse süstitud vedeliku (või õhu) toimel. Koe rakulised elemendid kannavad organismi mitmekesist kaitse- ja troofilist talitlust; kiuliste elementide varal aga teostub koe mehaaniline funktsioon: organite ja nende osade isekeskne nihkumisvõimeline seostumine, veresoontele ja närvidele kompressiooni ja niverdumist vältiva padjandi loomine ning rakkude kaitsmine mehaaniliste insultide vastu. Väga oluline on koheva sidekoe ülesanne reparatsioonikoena. Paikades, kus vigastunud või kaotsiläänud kude pole ise taastumisvõimeline, asendab teda kohev sidekude (algul granulatsioonikoena ja hiljem armkoena).

Koheva sidekoe histoloogiline pilt karakteriseerub kiuliste elementide ja rakkude asetuse (ning suuna) näiva korrapäratusega (joonis 66). Et kohev sidekude ei moodusta kindlakujulisi (organilaadseid) struktuure, siis nimetatakse teda sageli ka kohevaks, kujuktuks ehk vormituks sidekooks.

Rasvkude

Rasvkude, mis moodustab inimese kehakaalust 10—20% (rasvumise korral 35—50%), esineb ulatuslikumalt rasva ladestumisaikades, milleks on alusnahk (sisaldab inimesel üle poole kogu rasvkoest), rasvik, mesenteer, sub- ja retroperitoneaalne sidekude (eriti neerude piirkonnas), perikardiaalne ja retrobulbaarne ruum,

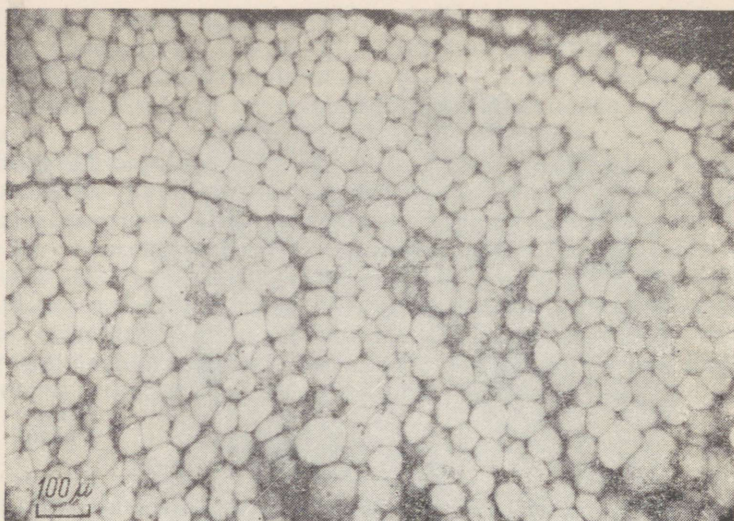


Joonis 66. Kohev sidekude. (Maksimovi järgi.)

liigete ümbrus jt. Liigse rasvumise korral võib rasvkude tekkida kõikjal koheva sidekoe asukohtades.

Rasvkude, milles ei toimu mitte üksnes rasva salvestumine, vaid ka moodustumine, on organismis olulisemaks energiavaruks; samal ajal teostub rasvkoe kaudu organite mehaaniline kaitse ja pidurdub nahakaudne termolüüs. Glükogeenivarude lõppemisel suunatakse rasv rasvkoest (närvisüsteemi ja hormoonide vahendusel) maksa ja muudetakse siin kergesti oksüdeeritavateks ketoonkehadeks. Rasva kalorsus (1 g oksüdeerimisel vabaneb umbes 9 kilokalorit soojust) ületab karbohüdraatide ja valgu kalorsuse rohkem kui kahekordselt.

Rasvkude moodustub tihedasti üksteise vastas asetsevatest rasvarakkudest, mille vahel paiknevad verekapillaarid, argürofiilsed kiud ja üksikud närvikiud (joonis 67). Kollageenkiulisest sidekoest moodustunud vaheseinte kaudu on rasvkude jagatud s a g a r i k k u d e k s nimetatavateks üksikosadeks. Sagarikkudes esinevad kollageensed kiud harva koos fibrotsüütide ja rändrakkudega. Samuti näivad siin puuduvat lümfikapillaarid.



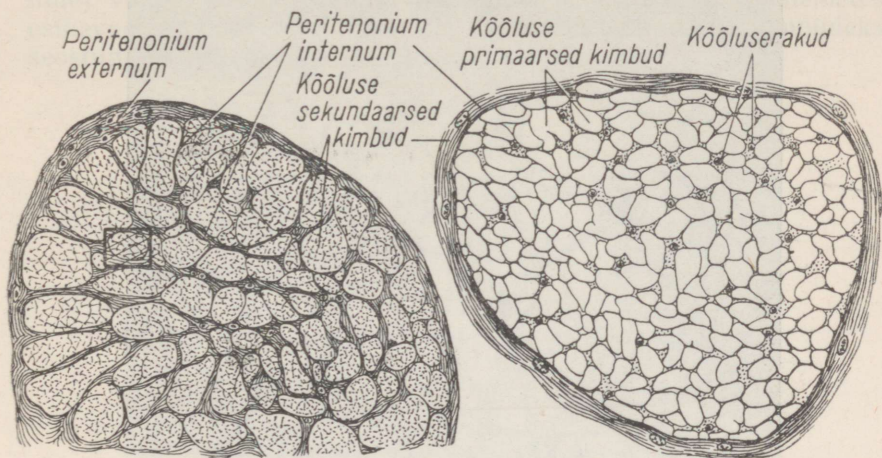
Joonis 67. Rasvkude. Mikrofoto. Suurendus 75 korda.

Tihe sidekude

Tihe sidekude koosneb peamiselt kollageensete kiudude kimpudest ja on sellisena kohandunud mehaanilisele funktsioonile. Siin esinevad vähesed rakud kuuluvad fibroblastide ritta ja on sellisena jõudnud oma diferentseeringu lõpule. Vähem diferentseerunud kambiaalsed rakud on koondunud veresoonte lähedusse.

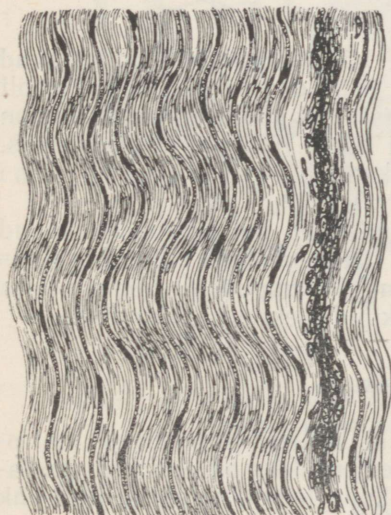
See koelik esineb kas kindlakujuliste kestadena (pärisnaha retikulaarkihina, silma fibrooskestana, fastsiatena jne.) või on koondunud väätjateks struktuurideks, kõõlusteks ja sidemeteks. Kestmoodustistes toimivad kollageensetesse kiududesse väga erineva suunaga tungid ja vastavalt sellele on kollageensed kimbud siin orienteerunud ruumi eri suundades (peamiselt paralleelselt kesta pinnaga, nahas aga ka sügavuti). Üksikasjus erineb selliste kestade pilt kimpude tugevuse ja nende omavahelise seostumise osas väga oluliselt. Kollageensete kimpude vahel asetsevad elastsed kiud, mis taastavad kiudude võrgu lähte-(soike-)asendi. Amorfne põhiaine on siin nagu kõõlusteski koondunud kittainena peamiselt kollageensetesse kimpudesse. Rakud esinevad kimpude vahel hajutatuna (joonis 54).

Kõõlustesse toimivad tungid on ühesuunalised (kõõluse pikiteljega paralleelsed) ja sellele vastavalt on kollageensete fibrillide mitmekujulised (silinderjad, prismalised, korrapäratu ristlõikega) kimbud rühmitunud piki organit. Kimpude vahele jäävad analoogiliselt rühmitunud fibrotsüüdid ehk kõõluserakud (joonised 68 ja 69), mis oma naabritega seostuvad süntsütiaalselt tiiva-

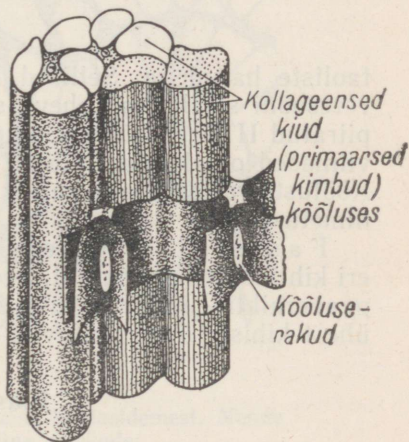


Kõõluse ristlõige

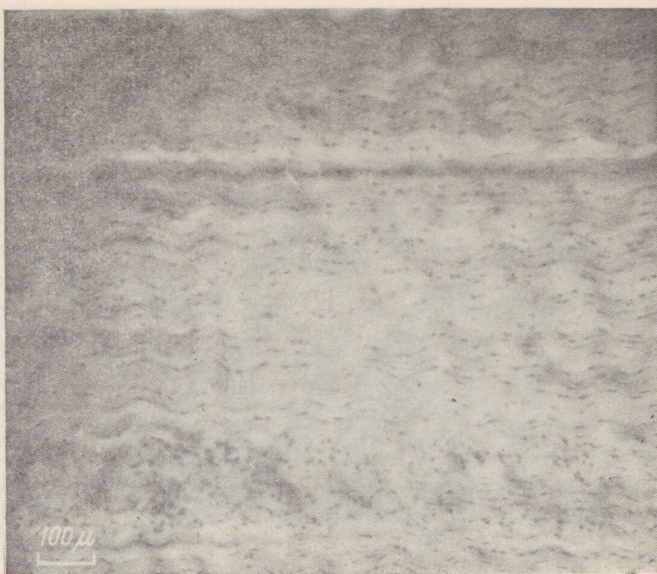
Kõõluse sekundaarse kimbu ristlõige



Kõõluse pikilõige



Kõõluse primaarsed kimbud ja kõõluserakud ruumiliselt



Joonis 69. Kõõluse pikilõik. Mikrofoto. Suurendus 75 korda.

taoliste harudega. Sellised I järgu kõõlusekimbud moodustavad veresooni sisaldava koheva sidekoe (endoteenooniumi) poolt piiratud II järgu kõõlusekimpe ja vastavalt kõõluse jämedusele on viimased omakorda liitunud III või isegi IV järgu kimpudeks. Kõõlust väljastpoolt kattev kest kannab peritenooniumi nimetust.

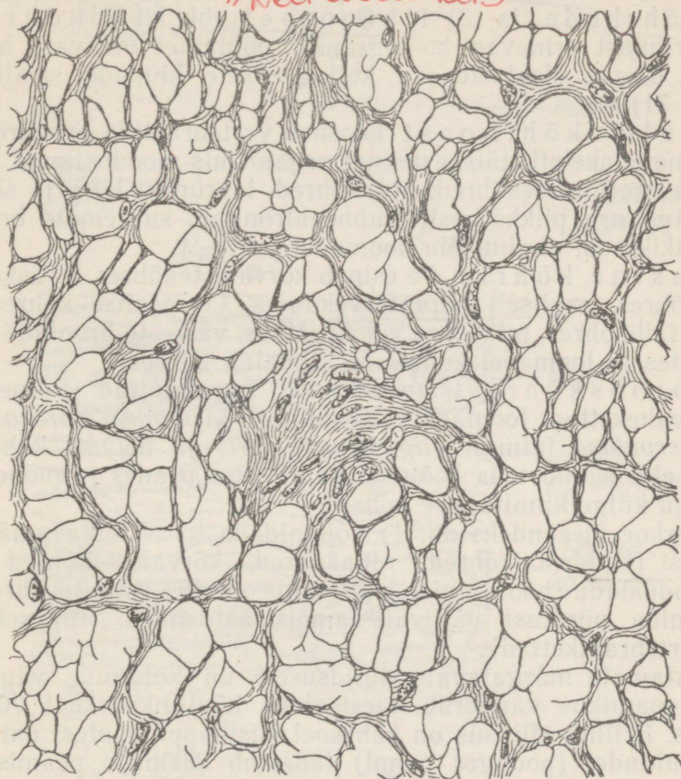
Fastsiates esinevad ühesuunalised kollageensed kimbud eri kihtidesse koondunult. Seejuures ristub kiudude kulg ühes kihis naaberkihtide kiudude kuluga. Mõningate kimpude ülemineku tõttu ühest kihist teise muutuvad fastsiakihid isekeskis liitunuiks.

Elastne sidekude

Elastseks nimetatakse sidekoeliiki, milles peamisteks morfoloogilisteks ja funktsionaalseteks elementideks on elastsed (kollased) kiud või membraanid. Sellist kude leidub struktuurides ehk moodustistes, mis alluvad perioodilisele või rütmilisele väljavenimisele. Elastse moodustise väljavenimist tingiv jõud tallendub pingutuse momendil potentsiaalsena elastsesse koesse, kust ta hiljem (aktiivse pingutuse lõppedes) elastsete struktuuride kuju ja asendi ennistamiseks kineetiliseks uuesti vabaneb. Elastsest koest moodustuvad üksikud (kollased) sidemed, elastsete arterite seina membraanid, pikakaelaliste loomade (veiste, hobuste) pead kan-

dev kuklaside, kõhu mahtu toidu hulgale kohandada aitav kõhu kollaside taimtoidulistel loomadel jt. Mainitud struktuuride vähest tõmbetugevust kompenseerib elastsete osade (kiudude, membraanide) vaheline kollageenkiuline sidekude. Elastsetes sidemetes esinevad elastsed kiud üksteisega paralleelselt, kuid kimpudeks seostumata (joonis 70).

//Deerukarikas//



0 10 20 μ

Joonis 70. Elastsed kiud (valged) veise kuklasidemest. Nende vahel asetseb kohevakiuline sidekude.

KÖHRKUDE

Kõhrkoest üldiselt

Kõhrkude esineb lõikekonsistenti omava avaskulaarse (soon-tevaba) toestamisfunktsiooniga mesenhümaalse koe liigina kõh-redeks nimetatud organites, olles neis (välja arvatud liigese-

kõhred) pinnal kaetud fibrooselastse kestaga — perikondri ehk kõhreümbrisega. Kõhrkude koosneb intertsellulaarsubstantsist ehk põhjainest ja selles asetsevatest kondrotsüütidest ehk kõhrerakkudest. Nagu tugikoos tavaliselt, nii on ka siin koe lähema ilme määrajaks intertsellulaarsubstants; selle ehituse alusel eristatakse kõhrkoe kolme alaliiki: 1) hüaliinset ehk klaaskõhrkude, 2) elastset kõhrkude ja 3) fibrooset ehk kiudkõhrkude. Kaks viimast erinevad homogeenset põhjainet omavast hüaliinkõhrest üksnes elastsete või kollageensete kiudude sisaldusega (joonis 71).

Hüaliinkõhrkoost koosneb vertebraatide primordiaalne ehk esmane skelett; täiskasvanud organismis moodustuvad temast liigesekõhred, roidekõhred, ninakõhred, laarünksi kilp- ja sõrmuskõhr ning osa pilkkõhrest, trahheaalrõngad, suuremate bronhide kõhretükikesed, abaluukõhr loomadel jm.

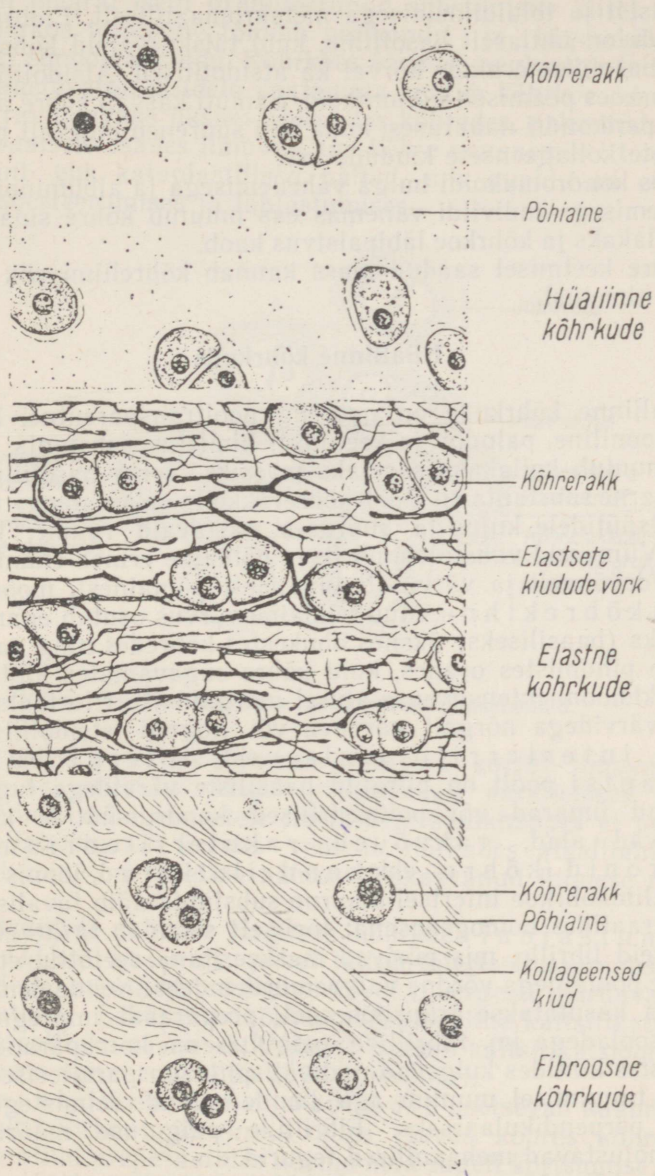
Elastne kõhrkude esineb kõrvalestakõhres, väliskuulmekäigukõhres, osaliselt kõrvatõrvekõhres, kõripealise kõhres, sarvik- ja talbkõhres, pilkkõhre vokaaljätkes, väikeste bronhide kõhretükikestes ja loomadel kolmanda silmalau kõhres.

Fibrooskõhrest moodustuvad liigesekettad ja -meniskid, lülide vahekettad, loomade vaagnaliidus ja *lamina fibrocartilaginea interpubica* inimesel, *lig. teres femoris* ja hobuse kabjakõhr. Peale selle leidub teda kõõluste kõhrelistes osades ja mõnes kõõluste luu külge kinnitumise kohas.

Kõhrkoe ülesandeks on: 1) võimaldada toese teatavamääralist liikuvust (trahheaalkõhred, ninakõhred, kõrvalestakõhred jne.), 2) moodustada hõõrdumist vältivaid pindu (liigesekõhred) ja 3) toimida põrutust vältivate amortisaatoritena (liigesekõhred, intervertebraalkettad).

Vaatamata märgatavale rigiidsusele on kõhrkude väga veerikas; enamikus varieerub veesisaldus hüaliinkõhrkoos 70—80% piirides. Eriline afiinsus on kõhrkoel kusihaape suhtes; patoloogilistel juhtudel (podagra puhul) ladestub kusihaape peamiselt liigesekõhredes ja isegi *in vitro* absorbeerib kõhrkude kusihaapelahusest olulisi hulki. Naatriumisoolasid leidub kõhres rohkem kui kuskil mujal organismis; nad moodustavad kõhre tuhas umbes 95%.

Kõhrkoe intertsellulaarses substantsis leidub peamiselt kolme liiki orgaanilist ainet: kondromukoidi, kondroitiinvävelhapet ja albuminoidi. Kondromukoid lahustub alkoholis ja sadestub siit hapete toimel. Kondroitiinvävelhape esineb oletatavasti seoses valguga. Kondroitiinvävelhape on koondunud vanemas kõhrkoos, eriti rakurühmade ümber; embrüonaalses kõhrkoos aga esineb ta põhjainest ühtlaselt levinuna. Albuminoid on elastiini- ja keratiinitaoline aine, mis on rikas väevli pooldest. Puududes lootelises kõhrkoos suureneb ta hulk kõhre vananedes. Albuminoid on koondunud peamiselt rakurühmade (rakuterritoo-



Joonis 71. Kõhrkoe liigid. (V o s s i järgi.)

riumide) vahele. Kondroitiinväävelhappe ja albuminoid moodustavad vanema kõhrkoe põhiaine peamise osa.

Kondroitiinväävelhappesisalduse tõttu värvub kõhre põhiaine basofiilselt ja toluidiinsinisega metakromaatilisel. Embrüonaalne kõhrkude on ühtlaselt basofiilne, kuid täiskasvanud kõhrkoes esinevad basofiilsete alade kõrval ka atsidofiilsed. Atsidofiilsust tingib kõhrkoes peamiselt albuminoid. Samuti kasvab kõhre atsidofiilsus ka perikondri naabruses, kuna siin suureneb pidevalt põhiaines esinevate kollageensete kiudude arv.

Koos kondromukoidi hulga vähenemisega ja albuminoidi hulga suurenemisega indiviidi vanemas eas muutub kõhre sinakas värvus kollakaks ja kõhrkoe läbipaistvus kaob.

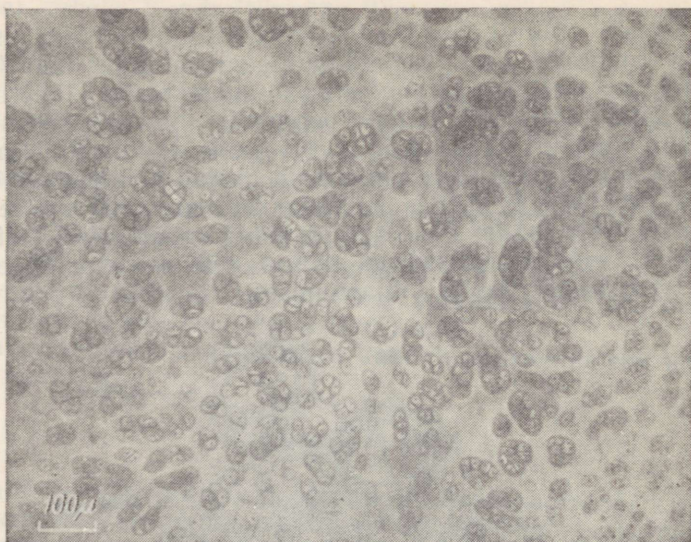
Kõhre keetmisel saadud mass kannab kõhrelimi ehk kondriini nimetust.

Hüaliinne kõhrkude

Hüaliinne kõhrkude on noorena pooltransparentne, klaasjas, sinakatooniline, painduv ja keetmisel liimistuv substants, mis kuivades muutub kollakaks sarvjaks massiks. Tema basofiilne intertsellulaarne substants sisaldab kõhrerakkude «elamutena» umbsiid, kondrotsüütidele kujus ja suuruses vastavaid ruume, kõhreõõsi. Viimaseid vahetult ümbritsev põhiaine erineb enamasti valgusmurdevõimelt ja värvuselt tavalisest põhiainest, moodustades õhukesi kōhrrekihne. Muu põhiaine värvus osutub enam-vähem ühtlaseks (baasiliseks) üksnes õhukestes kõhredes ning paksemate kõhrede pindmistes osades, kuid kõhre sügavamates kihtides esineb tinktsiooni intensiivsuse alusel märgatav territoriaalsus; baasiliste värvidega nõrgalt värvuva või koguni atsidofiilse põhiaine — interterritoriaalse ehk interglobulaarse substantsi poolt on piiratud baasiliste värvidega tugevamalt värvuvad ümarad või polüeedrilised kondrotsüütide kogumeid sisaldavad alad, rakuõued, rakuterritooriumid ehk kondronid (kõhre- ehk kondriinikerad, joonis 72).

Hüaliinkõhrkoe intertsellulaarne substants näib tavalistes mikropreparaatides homogeenena; tõeliselt sisaldab ta arvukalt kollageenseid fibrille, mis püsivad maskeerituna seetõttu, et neil on amorfse põhiainega võrdne valgusmurdeindeks. Nende demonstreerimiseks kasutatakse trüpsiinseedet, preparaadi impregneerimist hõbedasooladega jm. Fibrillide paigutus on korrapärane: kõhre pindmistes kihtides kulgevad nad välispinnaga paralleelselt, sügavamale tungimisel muutub aga nende suund eelmistega enam-vähem perpendikulaarseks. Fibrillide paigutuse määrajaks on kõhre mõjustavad mehaanilised tegurid.

Peale kõhreõõnte moodustab kõhrkude soliitse massi, milles puuduvad mitte üksnes vere- ja lümfikapillaarid, vaid ka muud koevedeliku voolu võimaldavad preformeeritud kanalid. Kõhre toimumine toimub seega üksnes osmoosi teel, muutudes kord-korralt



Joonis 73. Isogeensed rakurühmad hüaliinses kõhrkoos. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

dest asetseb väikestes ümarates (pärgjates) või pikergustes gruppides, lamestunud külgedega lähestikku. Selliseid, ainsa raku kor-duva jagunemise teel tekkinud koondisi nimetatakse kondrotsüütide isogeenseteks gruppideks (joonis 73); nende piklikud vormid asetsevad enamasti risti kõhre välispinnaga.

Kondrotsüütidel on üks, harva kaks ümarat või ovaalset 1—2 tuumakesega varustatud tuuma ning tsütotsentrumit, Golgi aparaati ja niiditaolisi mitokondreid sisaldav tsütoplasma; peale loetletud organoidide esinevad tsütoplasmas sekreedivakuoolid, rasvatilgakesed ja glükogeeniterakesed. Perikondri naabruses toimub kondrotsüütide pidev üleminek tavalisteks sidekoerakkudeks, fibroblastideks. Teisi rakulisi elemente peale kondrotsüütide normaalses kõhrkoos ei esine.

Kõhrerakkude paljunemine toimub üksnes kasvavas kõhrkoos. Kõhrkoe tekke algul suureneb nende (kondroblastide) arv mitootilise jagunemise kaudu, ent hiljem jätkub see mõnda aega veel üksnes amitoosi teel. Kasvu lõpetanud kõhredes ei uuendu kondrotsüüdid enam, vaid püsivad kõhreõntesse sulundatuna kuni oma surmani. Kõhre tsentraalseis osades on kondrotsüütide iga suhteliselt lühike, õhukestes kõhredes või paksemate kõhrede perifeerseis osades kestab nende iga aga indiviidi surmani.

Elastne kõhrkude

Elastne kõhrkude on kollaka värvusega, väga painduv ja vetruv, läbipaistmatu ning erineb struktuurilt hüaliinkõhrest üksnes hüaliinses intertsellulaarsubstantsis leiduva elastiini poolest, mis esineb enamasti anastomoseeruvate kiudude (joonis 74), harvemini ka terakeste näol. Elastsete kiudude jämeduse, paigutuse ja hulga järgi võib elastse kõhrkoe ilme mitmeti varieeruda; üldiselt paksendavad kiud ja tiheneb nende võrk kõhre sügavamais osades, kuna kõhre pindmine osa meenutab õrnade ja väheste kiudude sisaldumisel hüaliinset kõhrkude. Elastsete kiudude võrk paikneb peamiselt interterritoriaalses substantsis, tihenedes rakuõuede piiril. Elastne kõhrkude areneb hüaliinsest kõhrkoest.



Fibroosne kõhrkude

Fibroosne ehk kiudkõhrkude on kõhr- ja sidekoe vaheline üleminekuvorm, milles tihedalt paiknevate kollageensete kimpude vahel leidub homogeenset (hüaliinset) kõhresubstantsi üksnes eraldunud saarekete või võõtidena. Makroskoopiliselt on tal kõõlusjas ilme ja valge värvus.

Joonis 74. Elastne kõhrkude kõrvalestast. Mikrofoto. Suurendus 350 korda.

Kollageensed kiud esinevad fibroosses kõhrkoos kas paralleelselt, viltjalt läbipõimununa või ka segunenult elastsete kiududega.

Kõhrkoe histogenees ja regeneratsioon

Kõhrkude areneb mesenhüümist, intervertebraaldiskide fibrooskõhr selle kõrval osaliselt ka seljakeelikust. Arenemise käigus esineb kõhrkude esmalt rakulise ürgkõhrkoena. Siin rakkudevaheline põhiaine veel puudub ja koesisest pinget ehk turgorit kannavad intensiivse paljunemise tõttu üksteisele lähenedud ja isekesis sümplastiks liitunud rakud ise. Järgnevas p r o t o k o n d r a l-

ses staadiumis ilmub rakkude vahele nende ektoplastmast tekkinud intertsellulaarne, kollageenseid kiude sisaldav oksüfiilne substants. Põhiaine moodustamise ajal jätkub rakkude paljune mine veel mõnda aega esmalt mitootilisel ja hiljem amitootilisel teel. Veelgi kauem kestab aga intertsellulaarse aine moodustamine, mille tagajärjel kõhrerakud aeg-ajalt üksteisest kaugenevad. Üksnes kõige hiljem jagunenud rakud jäävad üksteisele suhteliselt lähedale, kondrotsüütide isogeenseid rühmi moodustades. Koos kondroitiinvävelhappe ilmumisega põhiainesse asendub selle esialgne oksüfiilsus basofiilsusega ning prokondraalne kude läheb aegamööda üle nooreks vähe diferentseerunud kõhrkoeks. Kõhrkoe kirjeldatud interstitsiaalsele kasvule lisandub peatselt ka kasv apositsiooni ehk pealustumise teel (apositsionaalne kasv). Kõhre pinnale tekkiva sidekoelise kesta, perikondri all asetsevad rakud jätkavad uute kondrotsüütide ja viimaste kaudu uue kõhrkoe moodustamist.

Paksudes ja alatisele liikumisele allutatud kõhredes (eeskätt roidekõhredes) jätkub kõhrkoe areng selles suunas, et kõhre tsentraalses osas paljud rakud hoopis hävivad või muutuvad jäägitult põhiaineks ja et rakurühmadest eemal seisev põhiaine muutub kondroitiinvävelhappe sisaldamatuse tõttu oksüfiilseks, moodustades nn. interterritoriaalse substantsi, mis eraldab üksteisest basofiilseid kõhrekerasid ehk territooriume.

Kõhrkoe regeneratsioon toimub väga aeglaselt. Substantsi kao korral tekkinud õõnsus täitub algul perikondrist või naabruses asetsevast koest pärineva sidekoega, mis erineval määral ja erineva aja jooksul võib muutuda kõhrkoeks.

LUUKUDE

Luukoest üldiselt

Luukude on luude kompaktset ja spongioosset substantsi moodustav tugikoeliik, mis karakteriseerub sadestunud lubjasoolade sisalduse ja tüüpilise (järgnevas kirjeldatava) ehitusega. Keemiliselt koosneb veetu luusubstants keskmiselt ühest kolmandikust (30—40% kaalust) orgaanilisest ja kahest kolmandikust (60—70% kaalust) anorgaanilisest ainest ehk luutuhast.

Lapse ja noorlooma luudes leidub mineraalainet peaaegu kaks korda vähem orgaanilisest; täiskasvanuil muutub nende vahetult ülalesitatuks, ent rauga luudes moodustab luutuhk kuni $\frac{7}{8}$ (veetu) luu kaalust. Selles osas võivad teatava piirini esineda ka liigi erinevused ja isegi erinevused üksikluude piirides. Raseduse kui ka mõnede haiguste (rahhiidi, osteomalaatsia) puhul väheneb luudes mineraalne hulk.

Luud nõrgas happelahuses mineraalainest vabastades (luudekaltsineerides) saame luu kuju ja peenehitumust säili-

tava, painduva ning lõigatava (mikrotomeeritava) ja keetmisel liimistuva luukõhrek s nimetatud massi, mis koosneb fibrillidena esinevast kollageenist ja amorfselt fibrillidevahelisest mineraalsoolasid siduvast kittainest. Oletatavasti koosneb viimane valgutaolisest aineist, osseoalbumiinist, ja limajast osseomukoidist.

Orgaanilise aine kõrvaldamine toimub luu põletamise (kaltsineerimise) teel. Kaltsineeritud luu (luutihk) koosneb maamadalidel peamiselt kaltsiumfosfaadist ($\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$; umbes 85%) ja -karbonaadist (CaCO_3 ; umbes 10%), vähemal määral kaltsium- ja naatriumkloriidist (kokku umbes 3%), magneesiumfosfaadist (1,5%) ja kaltsiumfluoriidist (0,3%).

Nagu loomkatsed näitavad, sõltub luu keemiline koostis väga olulisel määral kasutatud toidust. Nii on kutsikate luud piimtoidu tarvitamise tagajärjel umbes 2 korda mineraalainerikkamad kui taimse toiduga toidetud kutsikate luud (vastavalt 55% ja 28%).

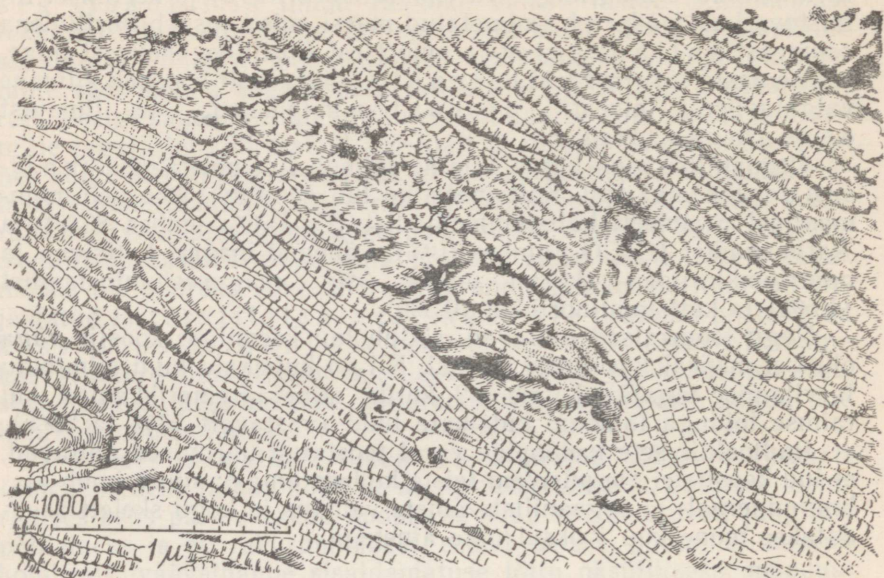
Radioaktiivsete isotoopide varal teostatud uurimised näitavad, et luu koostis ei ole püsivam teiste kudede omast: siin toimub alaline mineraal- ja orgaaniliste ainete vahetus ja kogu skelett asendatakse mõne kuu jooksul uute ainetega.

Luukoe ehitus

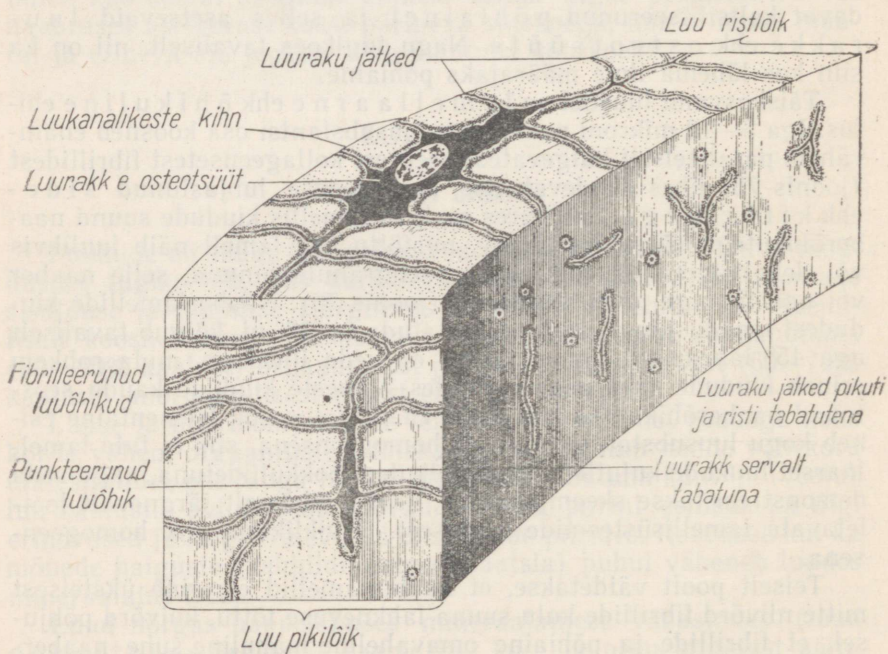
Histoloogiliselt eristatakse luukoes kollageenseid fibrille sisaldavat kaltsifitseerunud põhiainet ja selles asetsevaid luurakke ehk osteotsüüte. Nagu tugikoos tavaliselt, nii on ka siin koe lähema ilme määrajaks põhiaine.

Täiskasvanu luukoel on lamellaarne ehk õhikuline ehitus. Iga 3—10 mikroni paksusega luusubstantsi osa koosneb enamvähem paralleelselt kulgevatest peentest kollageensetest fibrillidest (joonis 75) ühes nendevahelise homogeense lubjastunud side- ehk kittainega. Seejuures on igas lamellis kiudude suund naaberõhikutega võrreldes erinev, mistõttu üks lamell näib luulihvis või dekaltsineeritud luu lõikes peengranuleerununa, selle naaber või naabrid aga peenekiulistena (joonis 76). Naaberlamellide kiududest moodustunud nurk võib ulatuda 0—90°-ni, kõigub tavaliselt aga 45° läheduses. Lamellaarsus on seda ilmekam, mida rohkem erineb kiudude kulg naaberkihtides. Väheste kiudude kaudu seostuvad naaberõhikud ka isekeskis. Et põhiaine ehk tsementaine esineb kogu luusubstantsi ulatuses homogeensena, siis ei tule lamellaarset luukude kujutleda üksikõhikutest kokkuliidetuna, nagu seda demonstreeritakse skeemjoonistel, vaid (vähemalt järgnevalt loetlevate lamellisüsteemide ulatuses) terviklikuna ehk homogeensena.

Teiselt poolt väidetakse, et naaberlamellid ei erine üksteisest mitte niivõrd fibrillide kulu suuna lahknevuse tõttu, kuivõrd põhjusel, et fibrillide ja põhiaine omavaheline mahuline suhe naaber-

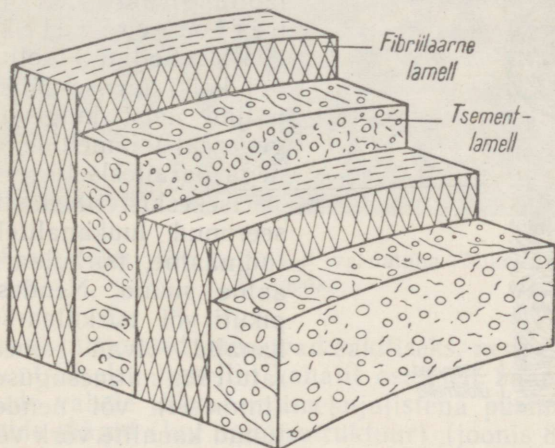


Joonis 75. Luulamelli kollageenifibrillidest moodustuv toos elektronmikroskoobi abil demonstreerituna. (B o u r n e'i järgi.) Suurendus 48 600 korda.



Joonis 76. Luuõhikud ja luurakk skemaatiliselt. (N e m i l o v i järgi.)

õhikutes on erinev. Nõndanimetatud fibrillaarlamellid on kollageensete fibrillide poolest rikkamad kui nende kõrval ja vahel paiknevad tsementlamellid, mis sisaldavad rohkem põhiainet. Fibrillaarlamellid on anisotroopsed, tsementlamellid aga isotroopsed. Fibrillaarlamellis esinevad fibrillid paiknevad võrtaoliselt, kusjuures pindmised fibrillid tungivad läbi tsementlamellide ja lähevad siis üle naaber-fibrillaarlamellidesse. Sel teel tekib kogu osteoni fibrillaarne terviklikkus. Vastavalt esitatud seisukohale ei ole punktikesed tsementlamellis mitte fibrillide ristlõiked (mida tavaliselt väidetakse), vaid kaltsifitseerunud põhiaine sõmerad (joonis 77).

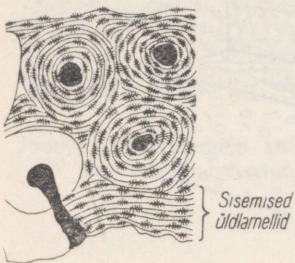
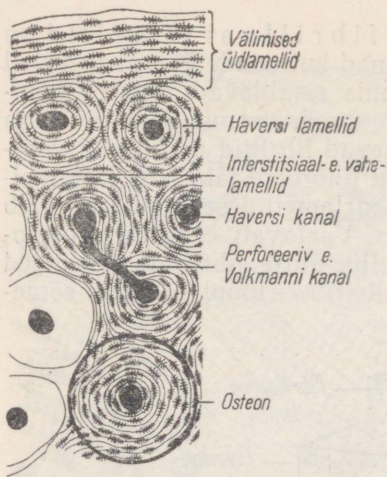


Joonis 77. Luulamellide ehituse skeem. (Rouiller' jt. järgi.)

Lamellide ehituse sellise heterogeensusega on seletatav erinevus nende konsistentsis ja värvuvuses.

Lamellid on luu kompaktses aines enamasti kontsentrilise paigutusega, haarates seejuures kogu luu või ümbritsedes luusiseseid (Haversi) kanaleid. Kogu luu suhtes kontsentriliselt paiknevatest lamellidest nimetatakse luu pinnal leiduvaid välimisteks ja luuüdi vastas seisvaid sisemisteks üld-, generaal- ehk tsirkumferentslamellideks. Luusiseseid kanaleid ümbritsevaid õhikuid nimetatakse Haversi ehk spetsiaallamellideks ja viimaste (keskmiselt 4—15 lamellist koosnevat) gruppi ainsa kanali ümber Haversi süsteemiks ehk osteoniks. Osteonidevahelised õhikud kannavad vahe- ehk interstitsiaallamellide nimetust (joonis 78). Haversi süsteemi piiravad inimesel ja mõnedel loomadel fibrillidevabast basofiilsest sideainest moodustunud kittjooned ehk lamellid. Hobusel ja sõralistel koduloomadel näivad nad puuduvat.

Kompaktses luus ja vähemal määral ka spongioosse luu pörka-



Joonis 78. Toruluu ehitus ristlõikes.

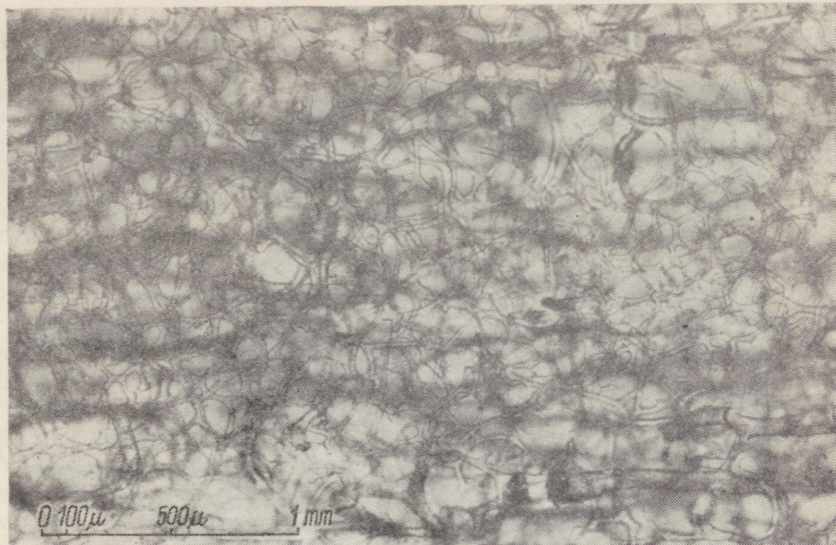
des leiduvad mikrokoopilised (diameeter 20—100 mikronit) õõnekäigud, mis mahutavad endas luud toitvaid veresooni ja viimaseid innerveerivaid (vasomotoorseid) närvikiude, kannavad luu- ehk soonkanalite nimetust (joonis 79). Neist osteonisiseseid nimetatakse Haversi kanaliteks ja kontsentrilisi lamelle mitteomavaid ehk lamellidest risti läbitungivaid Volkmanni ehk perfoneerivateks kanaliteks. Selline jaotus ei haara aga kõiki luusiseseid kanaleid, sest paljud neist kulgevad (üld- ehk generaal-) lamellide vahel, nendega paralleelselt.

Isekeskis tihedasti anastomoseerunud luukanalitel on longitudinaalne, tsirkulaarne või radiaalne suund. Nendest toruluuga pikuti või tsirkulaarselt kulgevad kanalid võivad esineda korrapäratult luu mitmesuguses sügavuses (inimesel) või nendest moodustunud kanalite võrk võib olla väga korrapärase kontsentrilise paigutusega, nagu see esineb ungulaatidel. Hobuse reieluus leiame näiteks selliseid kanalivõrkude kihte,

mis isekeskis seostuvad radiaalkanalite kaudu, üle 50. Kanalite kontsentrilised võrgud piiravad siin puu aastaringide taolisi luusubstantsitsoone.

Osteonidena esineva ja kanalite ümber grupeerumata luusubstantsi mahuline vahekord on liigiti väga erinev. Nii domineerib inimese toruluudes osteonstruktuur, kodu-ungulaatidel esineb aga enamik luusubstantsist luukanalite ümber kontsentrilisi lamelle moodustamata, olles koondunud peamiselt kogu luud haaravateks (*in toto* kontsentrilistest lamellidest koosnevateks) tsoonideks. Enamik kanalivõrgust on siin järelikult osteonkatteta.

Osteonid pole püsivad struktuurid. Kord tekkinud, hävib neid moodustav luusubstants osteoklastideks nimetatud suurte hulktuumaliste rakkude resorbeerival toimel osaliselt või täielikult ja selle tagajärjel tekkinud ruumi täidavad osteoblastid uuesti kontsentriliste lamellidega. Korduva lammutuse ja taastekke mõjul kaotavad osteonid sageli korrapäraselt ümara või ovaalse



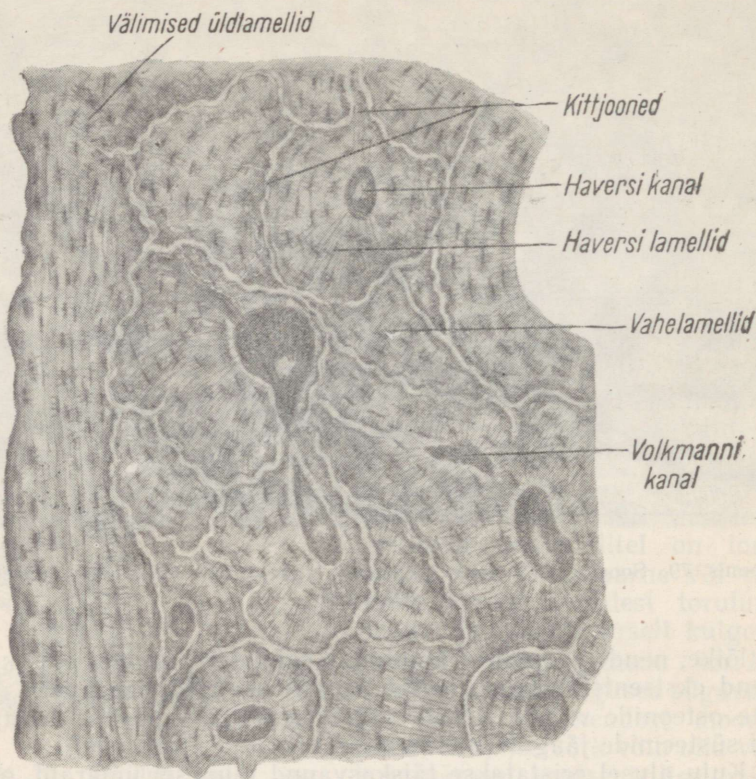
Joonis 79. Soonkanalite võrk luupinnalt vaadatuna. Mikrofoto. Suurendus 33 korda.

ristlõike; nende piirjooned muutuvad sakiliseks, nendesisesse kanali asend ekstsentriliseks, lamellid kanalit osaliselt haaravaks. Selliste osteonide vahele jäävad mitmekujulistena püsima lammutatud süsteemide jäägid (luu bretšiastruktuur) (joonis 80).

Kuju alusel eristatakse täiskasvanud inimesel ümaraid, ovaalseid, asümmeetrilisi, soomusjaid, lakunaarseid, poolkuukujulisi jt. osteone. Väiksemad osteonid on koondunud rohkem luu perifeersesse tsooni, jämedamad aga luu tsentraalsesse ossa.

Osteonid tekivad tugevasti töötavate lihaste kinnituskohdade naabruses; vastupidi, vastavate lihasrühmade atroofia korral asenduvad nende kinnituskohdade piirkonnas osteonid üldlamellidega.

Inter- või intralamellaarselt paiknevaid ruume, milles asetsevad luurakud, nimetatakse luuõõnteks ehk -lakuunideks (joonis 81). Nende, kujult kurgiseemet meenutavate õõnte pikitelg (15—50 mikronit) asetseb enamasti paralleelselt Haversi kanaliga ja teistest telgedest üks tsirkulaarselt (6—15 mikronit) ning teine lamellidega risti (3—9 mikronit). Nende paksus ületab üldiselt lamellide paksuse (keskmiselt 5 mikronit 3,5 mikroni vastu), mistõttu neid ei saa lugeda ainult teatavaile õhikuile kuuluvaiks. Väikeste mulkude kaudu seostuvad lakuunid arvukate lukanalikestega (*canaliculi ossium*; diameeter 1—1,8 mikronit) ning nende kaudu niihästi naaberlakuunidega kui ka lukanalitega. Osteoni piiril pöörduvad kanalikesed tavaliselt tagasi, naaberosteoni kanalikestega anastomoseerumata. Lakuune ja kanalikesi vahetult piirav fibrillidevaba põhiaine (piiritupp ehk



Joonis 80. Inimese metakarpaal-luu ristlihv. (Schafferi järgi.)

Rouget-Neumanni luukiinn) erineb ümbritsevast substantsist värvuselt, keemiliselt (on happeline) ja füüsikaliselt ning on sellest isoleeritav hapete, alkalite või trüpsiini abil.

Luulakuunidele kujult vastavad ja neid üleni täitvad luurakud ehk osteotsüüdid seostuvad noorel loomal isekeskis luukanalikestes paiknevate tsütoplasmaliste jätketega; hiljem selline seos oletatavasti kaob. Osteotsüüdid on tavaliselt ainsa, harukordselt kahe kromatiinirikka tuumaga varustatud rakud, mille nõrkbasofiilne tsütoplasma on perifeerses osas ebamääraselt sõmerjas ja perinuklearselt nõrgalt värvuv. Tavaliste rakuorganoidide kõrval sisaldavad nad sageli rasvatilgakesi. Osteotsüütide suurus, kuju ja tihedus muutuvad teataval määral. Täiskasvanud inimesel leidub 1 mm² luu pinnal neid 600—1120. Luusse sulundult on nad paljunemisvõimeta.

Kirjeldatud lamellaarse luukoekõrval esineb veel sama koeliigi põimikuline ehk jämedakuline vorm.

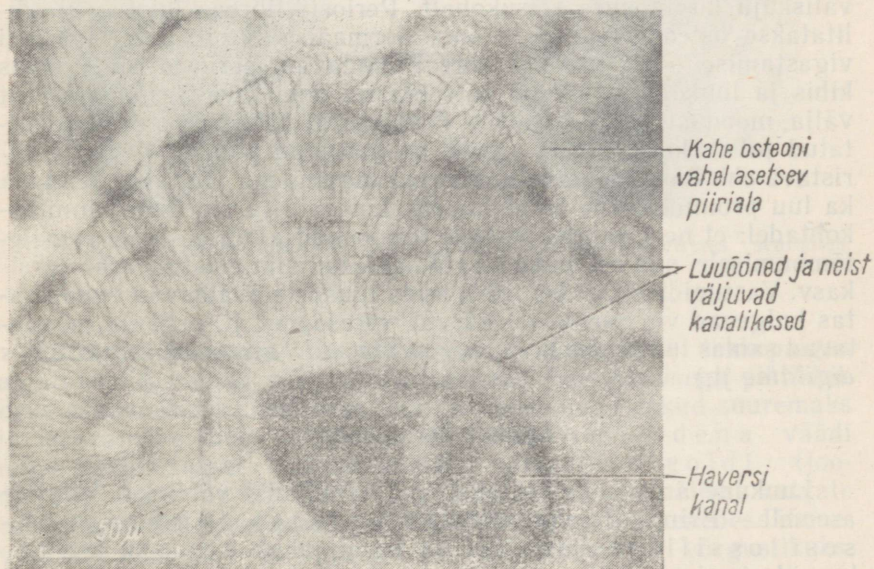
Põimikluukoes puudub lamellaarsus, suhteliselt suurtel ja vä-

hسته jätketega varustatud luurakkudel on siin mitmekesine (ümar, ovaalne, korrapäratult nurgeline) kuju ja tihe paigutus; luu põhiaine esinevad kollageensed kiud on põmikluukoos enamikus tugevamateks (kuni 30-mikronise diameetriga) kimpudeks koondunud. Viimased moodustavad luukoosiseste ruumide ümber korrapäratuid põmikuid. Põmikluukoost koosneb noorte loodete skelett; hiljem asendub see lamellaarse luukoega. Täiskasvanuil leidub põmikluukude (tavaliselt segamini lamellaarse luukoega) veel vaid tugevamate fastsiate, kõõluste ja sidemete kinnituskohadel, koljuluude õmbluste ja hambasompude naabruses ja luulises kõrvalabürindis.

Luukoe eri vormina esineb *dentiin* (hambaluu). Skeleti luukoost erineb ta lamellaarsuse ja luulakuunide puudumisega. Dentiini moodustavad rakud (odontoblastid) paiknevad dentiini hambaõõnepoolsel pinnal, ulatudes peente jätkete kaudu radiaalselt kulgevatesse dentiinikanalikesse. Mõnevõrra erineb luukoost ka *hambatsement*; Haversi süsteemid, veresooned ja kanalikesed siin tavaliselt puuduvad. Tsemendi õhukestes kihtides puuduvad ka luurakud.

Lubjastunud kõhrkoos esinevad kaltsiumisoolad jämedate sõmeratena (luukoos valgusmikroskoobis vaadatuna amorfsena). Samuti on rakud siin (vastandina osteotsüütidele) jätketeta.

Luu kattub väljast fibrotsellulaarse kestaga, *periosti* ehk luuümbriseega. Periost seostub luuga tugevasti epifüüsi osas ja kõõluste ning lihaste kinnituspaikades; hõlpsamini on ta eralda-



Joonis 81. Luukehakesed ja luukanalikesed matsereeritud luu ristlõigis. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

tav otse naha all asetsevalt luupinnalt. Periostis eristatakse välimist fibroosset ja sügavamalt kambiaalset kihti.

Fibrooskiht koosneb peamiselt longitudinaalse suunaga kollageensetest kiududest. Lihaste ja kõõluste kinnituskohthadel tungivad periosti kimbud perforerivate ehk Sharpey' kiududega sügavale luuainesse, kinnitades sel teel luu külge lihaseid, kõõluseid ja sidemeid ning liites samal ajal ka üldlamelle. Periosti fibrooskesta kaudu seostuvad isekeskis ka luud, kuna periost luuotstel läheb 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 osteogeenne potentsi säilitavate rakkude arv.

Talitluse osas erinevad periosti mainitud kihid teataval määral teineteisest.

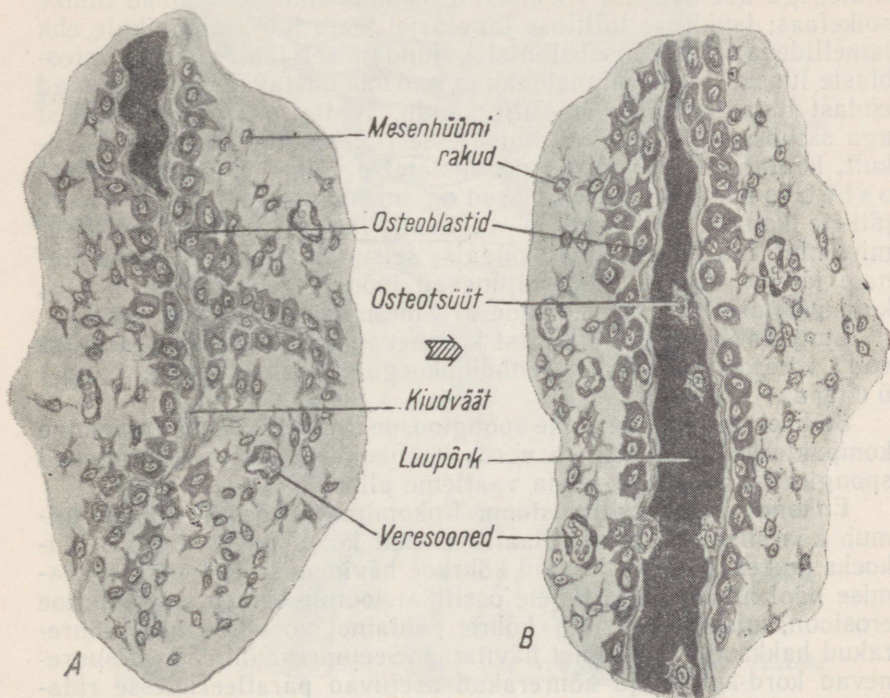
Osteogeense funktsiooni kandjaks on periosti sisemine (kambiaalne) kiht. Periosti osteogeenne funktsioon järeldeb asjaolust, et subperiostaalse luu resektsiooni korral luu kaks otsa pikemaajaks uuesti kokku kasvavad, periosti samaaegse kõrvaldamise puhul aga luu kasvu ei järgne. Pliipaberitükikese asetamisel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

Ka periosti välis-(fibroos-)kihil on lihaste kinnitamise ja luukoe toitmise kõrval oluline ülesanne luu kasvu, reparatsiooni ja väliskuju kujunemise seisukohalt. Periosti fibrooskihi kaudu säilitatakse osteogeenne kude oma normaalsetes piirides. Periosti vigastamise (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 piiristava ehk luukoe kasvu limiteeriva ülesandega püütakse seletada ka luu prominentside teket lihaste, kõõluste ja sidemete kinnituskohthadel: et neis paigus periosti fibrooskiht allub kestvale eemaltõmbumisele, siis on luukoele võimaldatud siin esialgu vaba järelkasv. Vastupidiselt, pidev rõhk, mida luukoele avaldavad tema vastas kulgevad või asetsevad närvid, veresooned jt. organid, nõrgustavad samas luu pinda (*sulci nervorum, sulci vasorum, impressiones digitatae* jt.).

Luukoe histogenees

Luukude areneb kas otseselt mesenhüümist või tekib kõhrkoe asemele. Esimesel juhul kõneldakse intramembranoosest ossifikatsioonist ja teisel juhul endo- ehk endokondraalsest ossifikatsioonist. Luud, mis tekivad üksnes intramembranoosel teel (koljulaeluud ja enamik näoluid), kannavad katteluude nimetust. Esmase ehk primordi-

aalse (kõhrelise) skeleti kohale (asemele) tekkivad luud on a s e n d u s l u u d; viimastes leiab aga enkondraalse luutekke kõrval aset ka intramembranoosne (perikondraalne) ossifikatsioon. Mainitud jaotus arvestab erinevusi ainult arengus, mitte aga väljakujunenud lüüde histoloogilises ehituses. Tõepoolest on ka luukoe areng mõlemal juhul printsiihis sarnane ja enkondraalne ossifikatsioon erineb intramembranoosest peamiselt vaid sellega, et siin toimub ossifikatsiooni eel kõhrkoe karakterne häving.



Joonis 82. Katteluu põrkade moodustumine 130-millimeetrisel sealootes. (Patteni järgi.)

Intramembranoosne ossifikatsioon. Katteluude tekkepaigas algab ossifikatsioon mesenhüümirakkude koondumisega piklikkudeks rakuväätideks. Sellistes väätidest muutuvad rakud suuremaks ja ümaramaks ning moodustavad osteoblastidena väädi teljes fibrillaarset rakkudevahelist ainet osteoidi (joonis 82). Algul on fibrillaarsed väädid koos neid väljast katvate rakkudega üksteisest eraldatud, kuid kord-korralt pikenedes lähenevad nad naabritele ja liituvad lõpuks viimastega võrgustikuks. Fibrillaarseid vääte piiravad osteoblastid hakkavad peatselt eritama mineraalaineid (peamiselt kaltsiumfosfaati ja -karbonaati), mis impregneerivad varem moodustunud osteoidi. Osteoblastid

hangivad lahustatuna esinevad libisoolad verest ja deponeerivad need lahustumatute ühenditena arenevatesse luupõrkadesse; see on protsess, mis normaalselt toimub vaid D-vitamiini piisaval manusel. Kaltsifikatsioon algab alati väädi tsentraalsest osast, kusjuures valminud luukoe ja osteoblastide kihi vahele jääb õhuke osteoidi- (luu orgaanilise aine) kiht. Viimane on eristatav erineva värvuvuse tõttu ka dekaltsineeritud luukoes.

Osteoblastide osteogeenne (luud moodustav) talitlus on tsükline; iga uue osteoidi või luukihi moodustamisele järgneb lühike soikefaas; tsükli talitluse tagajärjel tekib luu aine õhikute ehk lamellidena. Uue luusubstantsi kujundamisel jääb enamik osteoblaste luusubstantsi pinnale, kuna nad moodustavad või väljutavad endast luuainet vaid ühe külje kaudu. Teatav osa osteoblastidest aga satub samas tekkinud luuainesse ja, sulundunud selles täielikult, kaotab edasise luu moodustamise võime ja muutub seega osteotsüütideks. Viimased on omasugustega pikkade peente jätkete kaudu seostunud ja tagavad luukoe normaalse toitumise ning normaalse funktsionaalse seisundi. Areneva luukoe pinnale jäävad osteoblastid paljunevad mõnevõrra mitootilisel teel, kuid peamiselt suureneb nende arv mesenhüümirakkude arvel.

Luuplaatidest ja -põrkadest koosnevad võrgustiku silmad täituvad veresoonte rikka mesenhüümkoega, primaarse (luu-) üdiga.

Sellisel kujuneb esmane spongioosne luukude. Tema arenemine kompaktses luuks toimub võrdselt enkondraalsel teel kujunenud spongioosse luukoega, mida vaatleme allpool.

Enkondraalne ossifikatsioon. Enkondraalne ossifikatsioon toimub kõhrelise ehk primordiaalse skeleti kohal mitte kõhrede luukoeks ümberkujunemise, vaid kõhrkoe hävinemise ja tema asendamise näol luukoega. Tõelisele ossifikatsioonile eelneb siin kõhrkoe erosioon, mis puhul varem kõhre põhiainet moodustanud kõhrerakud hakkavad seda ainet hävitama. Seejuures kõhreõoned suurenevad kord-korralt ja kõhrerakud asetuvad paralleelsetesse ridadesse (joonis 83). Selline kõhrkoe häving kestab, kuni kõhr on muutunud kärgjaks moodustiseks. Vahepeal algab erosiooni kohal paikneva perikondri proliferatsioon ja siit tungib noor veresoonte rikkas kude (periostaal pung) kärjestunud kõhresse. Veresoonte sissetung kõhrkoosse lõpetab kõhre hävingu ja samaaegselt algab ka luukoe moodustumine.

Nõndanimetatud perikondraal- või periostaalpunga koosseisus erodeerunud kõhrkoosse tunginud mesenhüümirakud diferentseeruvad püsijäänud kõhrkoepõrkade naabruses osteoblastideks ja siin algab luukoe ladestumine samal viisil nagu membranoosse ossifikatsiooni puhulgi. Ainuke erinevus on selles, et ühel juhul on luupõrga teljeks hävineva kõhre väädid, teisel juhul aga algab luukoe ladestumine fibrillaarse väädi ümber.

Nagu tähendatud, esineb asendusluude tekkel enkondraalse ossifikatsiooniga paralleelselt ka perikondraalne ossifikatsioon, mis

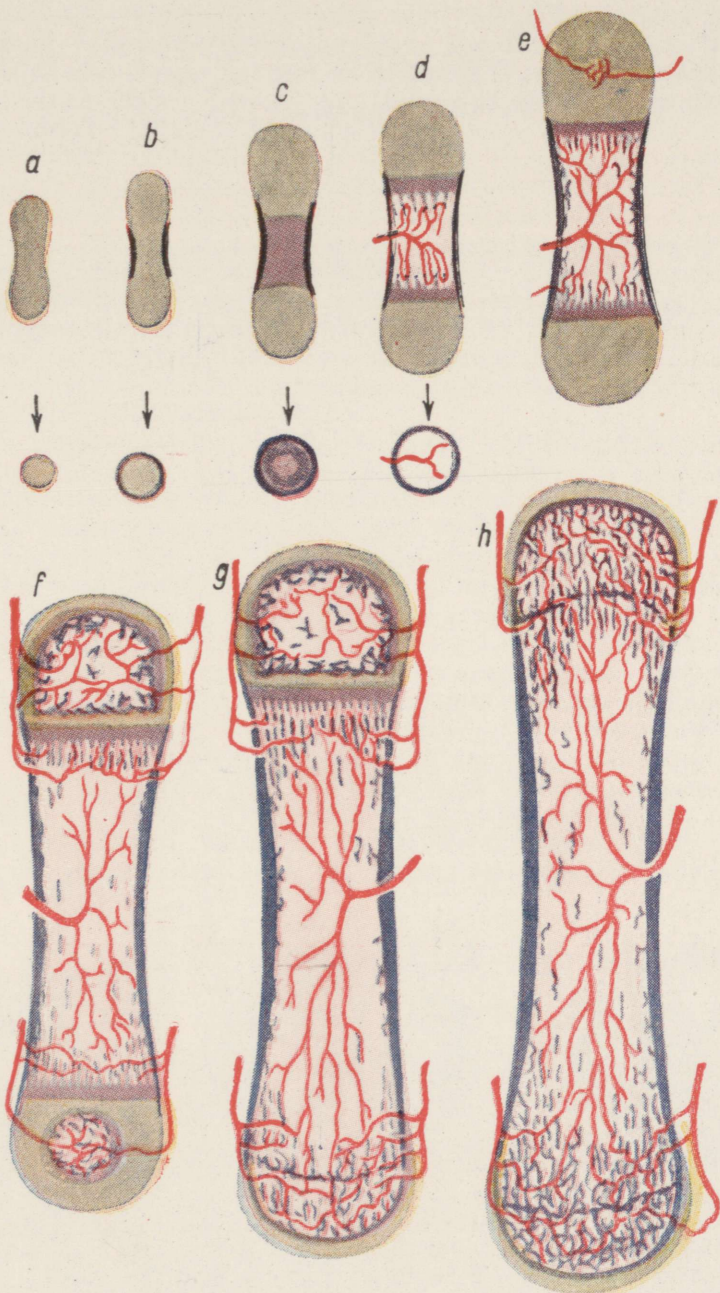
moodustumine; selle tagajärjel muutuvad üdiruumid kord-korralt peenemaks ja lõpuks kujunevad ümber mesenhüümkoje asemel üksnes veresooni ja närve sisaldavateks soon- (Haversi) kanaliteks.

Luu areng

Lamedate luude kohal algab (intramembranoosne) ossifikatsioon luude tulevase asupaiga keskosas. Siit kasvavad luupõrgad perifeeria suunas. Pärast seda, kui primaarne spongioosluukude on omandanud ligikaudu definitiivse luu kuju, ümbritseb tema sise- ja välispinda tihenened mesenhüümi kiht, mis kujuneb periostiks ja mis sellisena moodustab lamedaid koljuluid väljast piirava kompakse (välispinnaga paralleelsetest lamellidest koosneva) luukihi.

Pikkade toruluude puhul algab ossifikatsioon harilikult mitmest ossifikatsioonitsentrist. Esmasena esineb ossifikatsioonitsenter kõhre diafüüsis. Luustumistsentri kohale ilmub siin esmalt intramembranoosselt tekkiv ja kõhre väljast vahetult ümbritsev luumansett (tahvel IV), mis vastava skeletiosa mehaanilised funktsioonid kõhrkoje hävimise ajaks aegsasti üle võtab. Sellele järgneb samas paigas algav kõhrkoje erosioon ning siis tungib läbi luumanseti erodeerunud kõhrkojese periostist väljakasvanud veresoonte- ja rakkuderikas periostaal pung, mille rakud jätkavad kõhrerakkude vahele jäänud põhiline lammutamist ning mis samal ajal toimivad ka osteoblastidena. Enkondraalne ja periostaalne ossifikatsioon jätkuvad kõhrmodeli otste suunas, jättes luu otsad (epifüüsid) pikaks ajaks kõhrelisteks. Looetea lõpul või varsti pärast sündi (inimesel) ilmuvad ossifikatsioonitsentrid ka epifüüsidesse. Nüüd jäävad luustunud diafüüsi ja epifüüside vahele pikaks ajaks luu pikkuse kasvu võimaldavad kõhrelised epifüüsiplaadid. Plaadi keskmistes kihtides toimub kõhre kasv lakamatult, aga nii plaadi epifüüsi- kui diafüüsi poolsel küljel teostub samal määral erosioon ja enkondraalne luustumine.

Luukoe jäikus ei võimalda tema interstitsiaalset kasvu. Luud kasvavad vaid *apositionaalselt* (pealistumise teel), kusjuures, nagu tähendatud, pikkuse kasv toimub epifüüsiplaatide kohal, kasv jämeduses aga periosti kaudu (periostaalselt). Epifüüsiplaadid püsivad kogu postnataalse kasvuperioodi kestel ja koos nende kaoga (luustumisega) lõpeb ka organismi pikkuse (loomadel kõrguse) kasv. Epifüüsiplaadid on kasvavate luuosade plastilisteks ühenduspaikadeks. Nende osatähtsust luu kasvupaikadena on muuhulgas demonstreeritud epifüüsi ja diafüüsi eri osadesse kinnitatud hõbetikukeste omavahelise kauguse muutumise teel kasvavas luus. Sel puhul eemaldub diafüüsi tikukestest vaid epifüüsi kinnitatud tikuke; diafüüsi tikukeste omavaheline kaugus aga püsib muutumata. Luu periostaalset kasvu jälgitakse värvi-punapuu- ehk krapilehtede söötmisega katseloomale või maini-



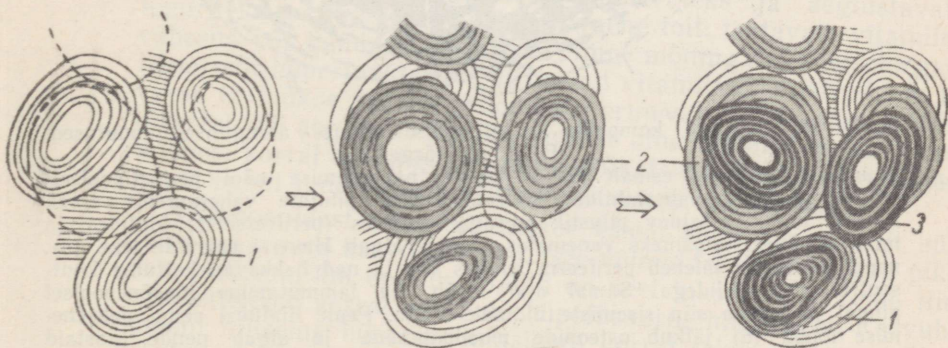
Toruluu arengu skeem. (Maksimovi ja Bloomi järgi.)

Roheline — kõhr; lilla — lubjastunud kõhr; sinine — luu; punane — arterid. *a* — luu kõhrmudel; *b* — periostaalne luumanseti ilmumine; *c* — kõhre keskosa lubjastumine; *d* — soontirikas mesenhüüm on tunginud lubjastunud kõhresse ja moodustanud siin kaks ossifikatsioonitsentri; — *e* veresooned ja mesenhüüm on tunginud ülemisse epifüüsikõhresse; *f* — ossifikatsioonitsentrid on tekkinud mõlemas epifüüsis; *g* — epifüüsiplaat on kadunud alumises epifüüsis; *h* — epifüüsiplaadid on kadunud luu mõlemas otsas, millega seoses on lõppenud luu kasv pikkuses.

tud puu lehtedest ekstraheeritud alisariinvärvainete süstimise teel. Mainitud värvainete süstimise ajal värvub kasvav luu punaseks, kuid väljaspool süstimisperioode moodustuv luu on uuesti normaalse värvusega. Sel teel on võimalik tõestada, et uued luukihid tekivad üksnes periosti all, mitte aga varem moodustunud luukoe keskel või luu üdiõõnepoolsel küljel.

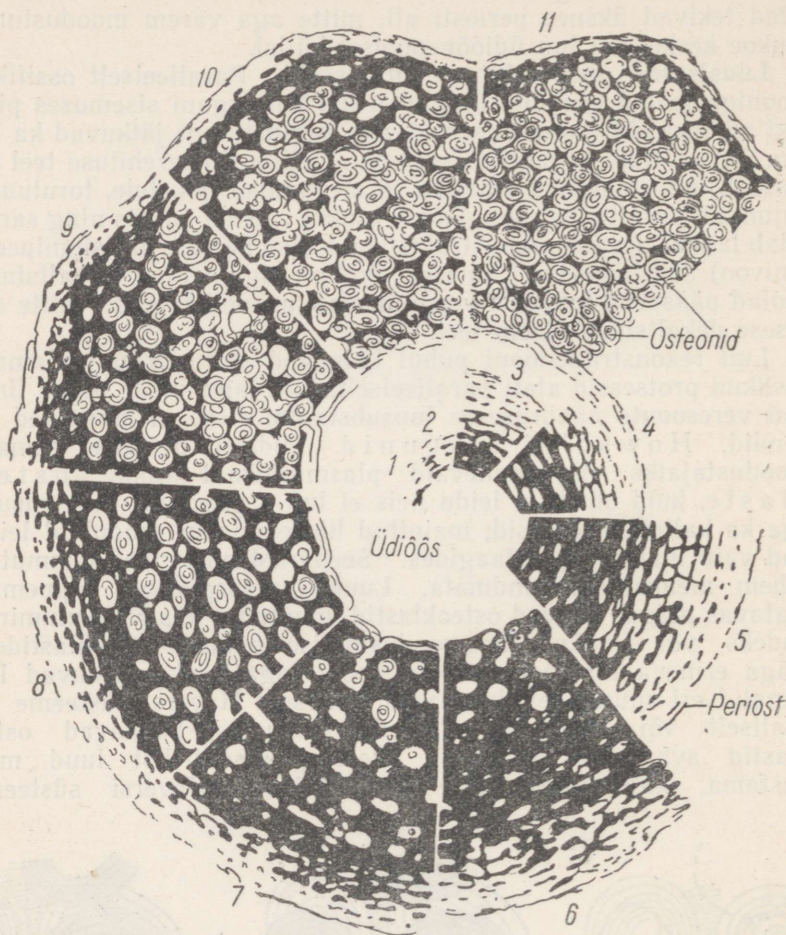
Luusisesed ümberehituse protsessid. Paralleelselt ossifikatsiooniga ja luu kasvuga toimuvad luu kui organi sisemuses pidevad rekonstruktsiooniprotsessid, mis aeglustunult jätkuvad ka hiljem, kestes kuni organismi surmani. Sellise ümberehituse teel kohandub luu muutunud staatika ja mehaanika nõuetele, toruluudes kujundub primitiivse spongioosse luukoe asemel üdiõõs ning samas aitab luukoe alatine rekonstruktsioon kaasa ka vere kaltsiumipeegli (-nivoo) säilitamisele. Viimasel juhul on lugu selline, et kaltsiumisoolad pääsevad luukoest verre üksnes luukoe hävimise, mitte aga otsese dekaltsifikatsiooni teel.

Luu rekonstruktsiooni puhul kulgevad ehituslikud ja lammutuslikud protsessid alati paralleelselt. Luu lammutuse puhul ilmuvad veresoonte naabrusesse luusubstantsi sisse nišikujulised süvendid, Howshipi lakuunid. Üldiselt peetakse viimaste moodustajaiks siin esinevaid plasmarikkaid rakke, osteoklaste, kuid ometi ei leidu neis ei luu orgaanilise aine rususid ega ka kaltsiumisoolasid; mainitud luu erosiooni produktid leiduvad vaid luuüdi makrofaagides. Seepärast on luukoe lammutuse lähem mehhanism tundmata. Luukoe resorptsiooni lõppemisel teatavas paigas kaovad osteoklastid, muutudes kas retiikulimirakudeks või (luukoe taasmoodustumise puhul) osteoblastideks. Väga erineva ulatusega resorptsiooni tagajärjel avarduvad luukanalid eri suundades, hävitades esmaseid Haversi süsteeme kas osaliselt või täielikult. Taasaktiveerudes hakkavad osteoblastid avardunud käikudes uuesti kontsentrist luud moodustama, kujundades teise generatsiooni Haversi süsteeme.



Joonis 84. Osteonide uute põlvkondade moodustumise skeem.

1 — esimese, 2 — teise ja 3 — kolmanda generatsiooni osteonid.



Joonis 85. Toruluu kompakta histoloogilise ehituse arengulised muutused. (Bouin'i järgi.)

Muutused toimuvad esmalt (1—5) luukihi paksenemise näol periostipoolselt küljelt ja sügavamate kihtide tihenemise varal pilujate vaheruumide arvel. Esmast luuüdi sisaldav pilustik on avar noortes (perifeersetes) kihtides ja muutub järjest kitsamaks vanemates. Hiljem algab Haversi ruumide teke (6), nende levikuala laieneb perifeeria suunas (7) ja nad hakkavad kattuma kesktriliste lamellidega. Samal ajal lõpeb luu lammutamine luuõõnepoolsel pinnal ja kattub siin sisemiste üldlamellidega. Peale diafüüsi seina paksenemise lõppu (8) jätkub osteonide moodustumine ja algab nende (aastaid kestev) ümberkujunemine. Tekivad välised üldlamellid (10, 11).

Rekonstruktsiooni kordudes võivad teise põlvkonna süsteemid omakorda osaliselt või täielikult asenduda kolmanda generatsiooni osteonidega jne. (joonis 84). Piire üksikute osteonide generatsioonide vahel tähistavad inimese puhul kittjooned. Osaliselt püsima jäänud varasemate generatsioonide osteonide jäägid moodustavad interstitsiaallamelle. Analoogilisele rekonstruktsioonile alluvad ka sisemised ja välimised üldlamellid, kusjuures kogu luud ümberhaaravate paralleelsete õhikute kõrvale ilmuvad erineval määral ka osteonid. Kasvava luu järkjärgulist ümberkujunemist näitab joonis 85.

Luukoe regeneratsioon

Luukoe reparatiivse regeneratsiooni kandjaiks on periostirakud, luumurdude ehk fraktuuride puhul ka luuüdi stroomarakud. Vigastatud ala naabruses paikneva periosti kambiaalkihi rakud täidavad tekkinud defekti, paljunedes ja kiulist intertsellulaarset ainet moodustades. Esialgne kiuline reparatsiooni- (arm-) kude kannab p r o k a l l u s e nimetust.

Väikesed luuvigastused paranevad prokalluse (armkoe) intramembranoosse ossifikatsiooni teel, kuid ulatuslikumate vigastuste (näiteks fraktuuride) korral toimub ossifikatsioon mõnikord kiudkõhrelise vaheastme (kiudkõhrelise k a l l u s e) kaudu encondraalselt. Aegamööda luune kallus reorganiseerub osteoklastide ja osteoblastide vahendusel vastavalt luule toimivatele staatilistele ja kineetilistele tungidele.

Lindude ja imetajate puhul suudab periost taastada isegi kogu luu, kui viimane periosti säilitades (subperiostaalselt) operatiivselt kõrvaldatakse.

Luu regeneratsiooniprotsessi häirivateks ja aeglustavateks teguriteks on kaltsiumi- ja fosforivaene toit, teatavate vitamiinide vähesus või puudumine toidus ning mõningate inkreetorganite hüpo- või hüperfunktsioon. Erinevad vitamiinid toimivad luu kasvusse ja luukoe regeneratsioonis erinevalt. C-vitamiini vähesus tõkestab või aeglustab luu orgaanilise aine moodustumist, D-avita-minoosi korral on langenud luu ossifikatsioonivõime ja A-avita-minoosi puhul luud deformeeruvad või nende kasv lakkab.

Hormoonidest mõjustab luukoe kasvu kõige ilmekamalt hüpo-füüsi eessagara kasvuhormoon. See võimaldab luude kasvu pikkuses senikaua, kui epifüüsplaadid on veel luustumata. Tema liigse produktsiooni korral tekib nn. hüpofüsaarne hiigelkasv. Kasvuhormooni hilisema hüperproduktsiooni korral tekib akromegaalia — skeleti distaalsete osade ja lõualuude ebanormaalne kasv.

Loomade varajase kastratsiooni korral hilistub luustumine epifüüsplaatides, mistõttu toruluude kasv pikkuses jätkub ning loom muutub kõrgejalgseks.

Follikuliini ja kollaskeha poolt produtseeritud relaxiini toimet
lõtvuvad vaagnasidemed ja samal ajal resorbeeritakse sünnitus-
eelselt ka osa vaagnaliiduse naabruses asetsevast luukoest.

Ektoopiline ossifikatsioon

Luukoe tavaliseks esinemispaigaks on luune skelett. Teatavatel tingimustel võib aga luukude areneda ka väljaspool toest. Nii on ektoopilist ossifikatsiooni täheldatud neeruvaagna, kusepõie ja arterite seinas, silmas, lihastes ja kõõlustes. Eksperimentaalselt on luukude moodustada võidud neeru veresoonte ligeerimisega, kusepõie katte-epiteeli transplanteerimise ja alkoholi või luukoe alkoholise ekstrakti süstimisega lihastesse. Siit nähtub, et sidekoerakud säilitavad osteogeense potentsi teatavate (lähemalt selgitamata iseloomuga) indutseerivate ainete toimet. Kõige ilmekam on selline osteogeenne võime periostil ja luukoel enesel ning seepärast kasutataksegi periosti või külmununa säilitatud luütükkide transplanteerimist paikadesse, kus tahetakse esile kutsuda uue luu moodustumist. Värskel, aga teataval määral ka fikseerituna alalhoitud luukoel on ümbritseva sidekoe suhtes tugev osteogeneesi aktiveeriv toime.

LIHASKOED

LIHASKUDEDE ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Lihaskoed esinevad vertebraatidel (selgroogsetel) kolme morfoloogilise ja talitlusliku alaliigi — sile-, vööt- ja südame-lihaskoe näol. Mainitud lihaskoeliikidele on ühiseks tunnuseks ainult nende ehituslikkude elementide — lihaskiudude — kontraktiilsus, s. o. kiudude aktiivne lühenemine koos samaaegse jämenemisega nende juurde kanduva närviimpulsi või kunstliku (termilise, keemilise, elektrilise) ärrituse toimel. Van Giesoni järgi värvituna eristuvad kõik lihaskoeliikide kiud ümbritsevast sidekoest kollaka värvusega. Lihaskoed on liikumisvõimeliste orgaanite aktiivseteks ehituslikkudeks komponentideks. Koos sidekoe, vere- ja lümfisoonte ning närvidega moodustavad nad siseorganite seintes esinevaid ja siseorganite mootorikat ning toonust ehk pinget kandvaid (tavaliselt silelihaskiududest koosnevaid) lihaskesti (*tunicae musculares*) või lihaskihte (*laminae musculares*), otseselt või kaudselt skeletiga seostuvaid, keha üksikosade kui ka kogu organismi liigutusi kandvaid (vöötlihaskiududest moodustuvaid) skeletilihasi (*musculi*) ning vere ringimiseks vajalikku jõudu arendava südame keskmist kesta — müokardi (*myocardium*).

Kontraktsiooni kandvad füüsikalise-keemilised protsessid kulgevad kõikidele lihaskoeliikidele omastes lihaskiududesisestes kiududes — müofibrillides. Üksikasjalisema kiudude ehituse, suuruse, omavahelise seostuse, väliskatte, talitluse, värvainesisalduse jne. osas erinevad mainitud lihaskoeliigid tunduvalt (tabel lk. 182). Samuti on mitmekesine nende histogenees. Vööt- ehk somaatiline lihaskude areneb peamiselt somiitide müotoomideks nimetatavaist algmeist (mesodermne päritolu) ning südamelihaskude tsöloomi epiteelist (samuti mesodermse päritoluga), silelihaskoe elemendid aga peamiselt mesenhüümist, vähemal määral ka närvikoega ühisest algmest ja epidermisest.

SILELIHASKUDE

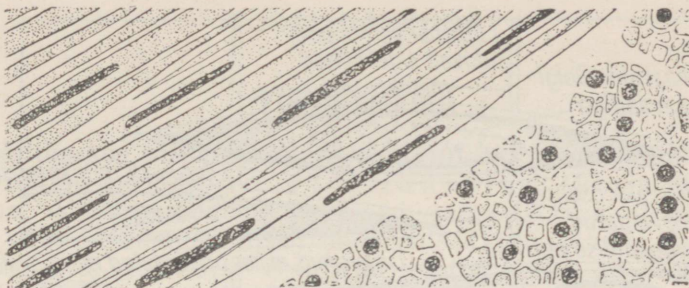
Müoglobiini puudumise ja nõrga verevarustuse tõttu moodustub halli või nõrkroosa värvusega silelihaskude enamasti kääv-

Lihaskiuliikide erinevusi

Võrdluse alused	Silelihaskiud	Südamelihaskiud	Skeetilihaskiud
1. Ehituslikud elemendid	Käävjad rakud	Võrgustunud kiududeks liitunud rakud (süntsüütium)	Lihaskiud (sümplast)
2. Kiu jämedus	5—10 mikronit	10—20 mikronit	10—100 mikronit
3. Hargnemine	+	++	Harva
4. Kiudude rühmitumine	Üksikult või kimpudena	Anastomoseerunud	Kimpudena
5. Tuumade			
a) arv kiududes	Üks	Üks kuni mitu. Tavaliselt pole üksiku kiu eraldamatuse tõttu tuumade arv neis määratav	Sajad
b) paigutus	Tsentraalne	Tsentraalne	Pindmine (sarkolemmi all)
6. Ristvöödilisus	—	+	++
7. Sarkolemm	—	+	++
8. Koe värvus	Hall	Punane	Punane
9. Esinemispaigad	Lihaskihid ja -kestad siseorganites	Südame lihaskest (müokard)	Lihased
10. Funktsionaalne innervatsioon	Vegetatiivne, reguleeriv	Vegetatiivne, reguleeriv	Somaatiline (motoorne), käivitav
11. Talitluse sõltuvus organismi suvast	Tahtele mittealluv	Tahtele mittealluv	Tahtest sõltuv
12. Histogeneetiline päritolu	Mesenhümaalne, epidermaalne, neuralne	Tsölodermaalne	Peamiselt somiitidest arenev; osalt ka mesenhümaalne

jatest ainsat tuuma sisaldavatest elementidest — silelihas-kiududest ehk silelihasrakkudest (joonis 86). Nende pikkus ulatub 15—20 mikronist alates (väikeste veresoonte lihaskiud) kuni 250 mikronini (soole lihaskesta lihaskiud). Veelgi suurem on kiudude pikkus emaka lihaskestas ehk müomeetriumis raseduse ajal, millal ta võib ulatuda üle 0,5 mm. Ulatuslikult (2- kuni 3-kordselt) muutub silelihaskiudude pikkus kontraktsiooni ehk erineva pingeseisundi (toonuse) puhul. Üldiselt on silelihaskiud mitmekordselt lühemad vöotlihaskiududest. Silelihaskiudude diameeter ulatub tuuma nivool (kiu kõige jämedamas osas) enamikul juhtudel 4—10 mikronini.

Silelihaskiu ristlõike pilt sõltub kiudude omavahelise paigutuse tihedusest ja kontraktsiooniastmest: hulgalise sidekoega naabritest eraldatud üksikkiud on ümarad, kiudude tiheda paigutuse korral aga on nende ristlõiked kandilised (joonis 87). Anaaloogiline on lugu ka vöotlihaskiudude puhul. Öönsate organite

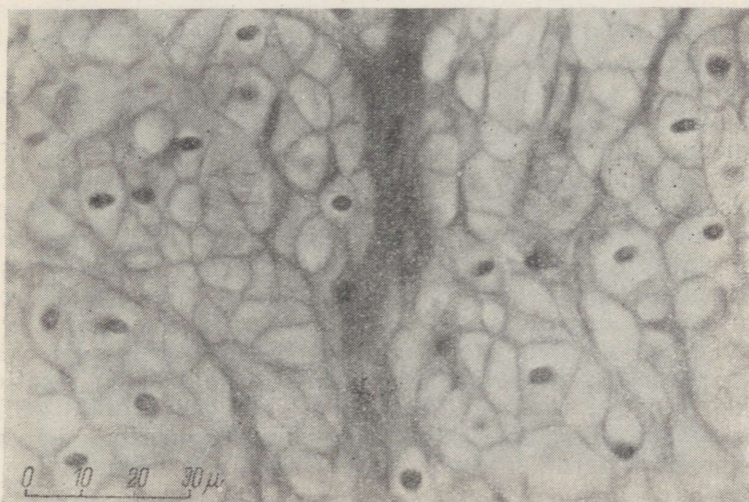


Joonis 86. Silelihaskiud piki (vasakul), risti (paremal), isoleeritud (all). (Vossi järgi.)

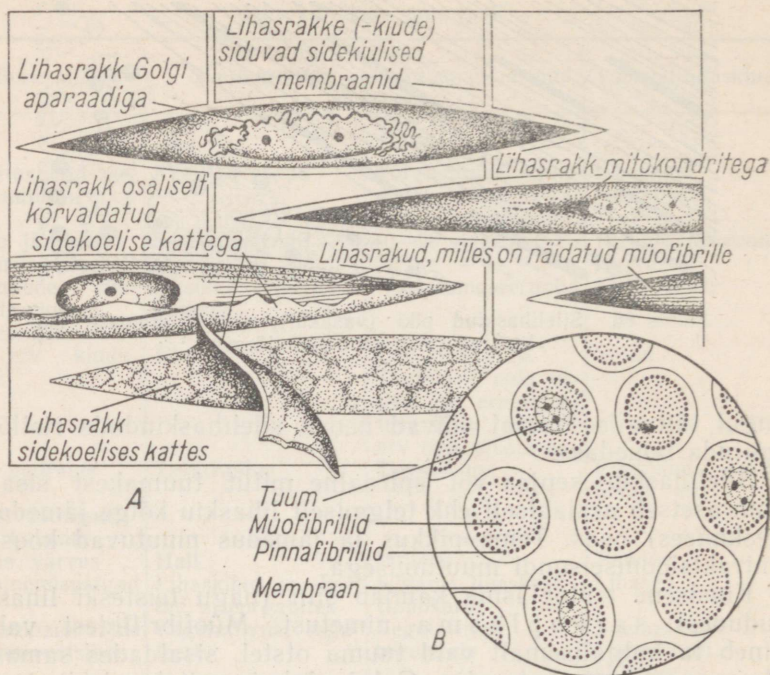
pingul täitumise korral võivad nende silelihaskiudude ristlõiked muutuda lamedaks.

Silelihaskiu kepjas või spiraalne mitut tuumakest sisaldav tuum asetseb aksiaalselt ehk telgmiselt lihaskiu kõige jämedamas (keskmises) osas. Tema pikkus ja jämedus muutuvad koos kiu kontraktsiooniseisundi muutumisega.

Kiusisene tsütoplasma kannab siin (nagu teisteski lihaskoe-kiududes) sarkoplasma nimetust. Müofibrillidest vabana esineb ta hulgalisemalt vaid tuuma otstel, sisaldades samas ka rakuorganoide (rakutsenter, Golgi võrk ja mitokondrid) ja glükogeeniterakesi (joonis 88). Struktuuritud, niitjad 0,3-mikronise diameetriga müofibrillid paiknevad tihedasti üksteise kõrval, kulgedes kiu ühest otsast teise homogeenses sarkoplasmas. Kiu



Joonis 87. Silelihaskiud ristlõikes. Mikrofoto. Suurendus 715 korda.



Joonis 88. Silelihaskoe ehituse skeem (I. F. Ivanovi järgi): A — silelihaskiud (-rakud) pikilõikes ja B — ristlõikes.

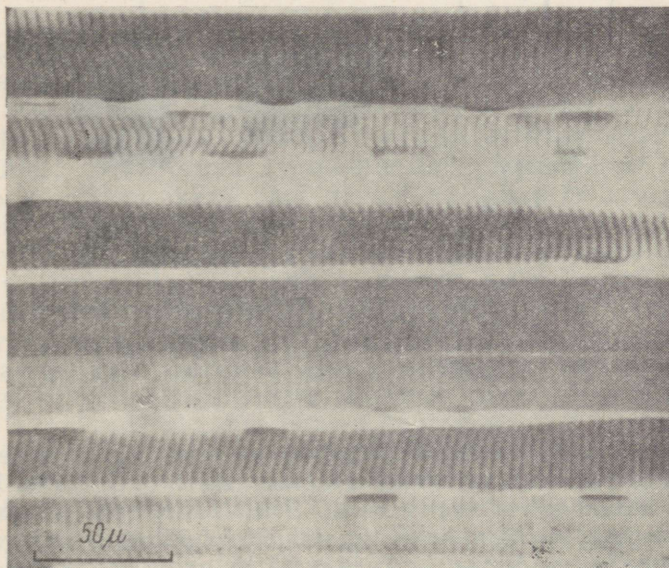
välispinna vahetus naabruses leiduvad vähesed märgatavalt jämedamad fibrillid, mida mõnelt poolt peetakse kiusisesteks toetuselementideks.

Paljudes paikades (endokardis, sooles jm.) on silelihaskiud (vastavalt nende päritolule süntsütiaalsest mesenhüümkoest) oma hargnenud tippude kaudu isekeskis liitunud. Üksteise kõrval asetsevad kiud on aga alati eraldatud naabreist erineva hulga intertsellulaarse sidekoe varal. Lihaskiudude tiheda paigutuse korral (näiteks seedekanali lihaskestas) puuduvad lihaskiudude vahel sidekoerakud (joonis 87). Ometi on aga ka siin lihaskiud ümbritsetud kollageensetest membraanidest, mida kiud mesenhüümse päritoluga rakkudena on ise moodustanud ja mille sees esinevad lihaskiudude rõngasjalt ümberhaaravad argürofiilsed kiud. Viimased seovad koos kollageensete kiudude ja plaatidega üksikkiud nende tuppude kaudu lihaskimpudeks või lihaskihiks. Lihaskiudude hõredama paigutuse puhul ulatub kiudude vahele tavaline fibrillaarne sidekude koos sidekoeliste rakkudega.

Vöötlihaskiud

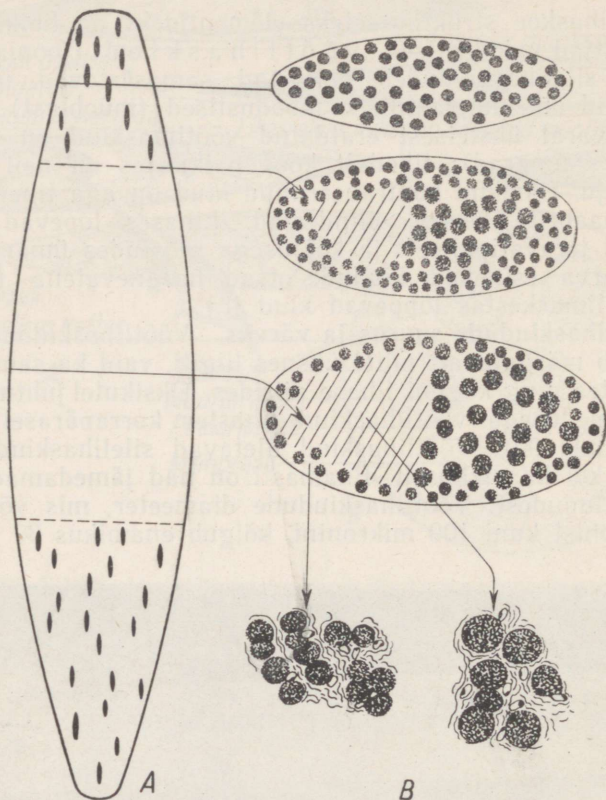
Vöötlihaskoe struktuurseteks elementideks on hulktuumalised pikad niitjad moodustised, vöötlihaskiud (joonis 89). Vastandina silelihaskiududele pole nad samastatavad üksikrakudega, vaid on sümplastilised moodustised (müoplast). Rikkaliku sidekoe varal üksteisest eraldatud vöötlihaskiud on silinderjad (ristlõikes ümarad); tihedalt koos paiknedes on neil aga prismade kuju. Üksikud kontraheerunud kiud on aga tihedalt paigutunud naabrite keskel silinderjad. Lihases lõpevad lihaskiud enamasti teravatipuliselt ja kõõlusega seostudes ümardunud otstega. Harva esinevad kiudude otsad hargnevatena (miimilised lihased, limaskestas lõppevad kiud jt.).

Vöötlihaskiudude suurus ja värvus. Vöötlihaskiudude suurus varieerub märgatavalt mitte üksnes liigiti, vaid ka sama indiviidi eri lihastes ning koguni lihase piirides. Üksikutel juhtudel on erineva jämedusega vöötlihaskiud lihastes korrapäraselt rühmitunud (joonis 90). Vöötlihaskiud ületavad silelihaskiude nii diameetriilt kui ka pikkuselt. Enamasti on nad jämedamad ka südamelihaskiududest. Vöötlihaskiudude diameeter, mis võib ulatuda 10 mikronist kuni 100 mikronini, kõigub enamikus 30 ja 60 mik-



Joonis 89. Vöötlihaskiud pikuti. Mikrofoto. Suurendus 370 korda. Kiudude tuumad on nähtavad ovaalsete moodustistena kiudude pinnal.

roni vahel. Kiudude pikkus ulatub mõnestsajast mikronist kuni mitme (maksimaalselt kuni 12) sentimeetrini. Lühikestes lihastes ulatuvad lihaskiud mõnikord lihase algusest lõpuni. Kiu jämedus ei näi sõltuvat kiu pikkusest ega ka lihase suurusest; lihase



Joonis 90. Erineva jämedusega lihaskiudude paigutus inimese silma alumises sirglihases. (Vossi järgi.) Jämedamad kiud asetsevad telgmiselt ehk aksiaalselt ja lihase otstes neid ei leidu.

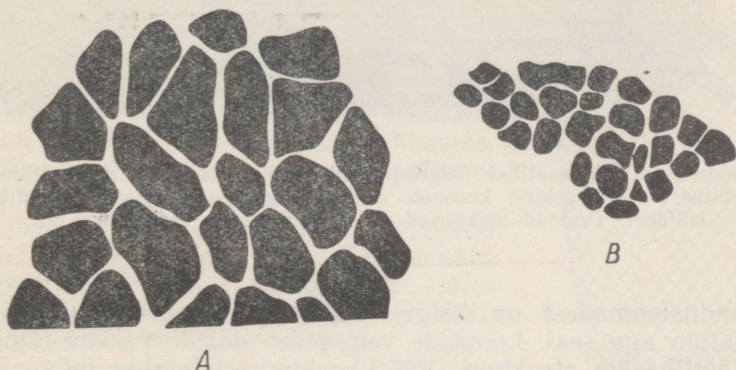
A — lihase skeem; käävjad täpid selle otstes tähistavad lihaskäävide paigutust ja arvu; B — lihase ristlõiked.

läbimõõdu tingib tavaliselt kiudude arv, mitte aga kiudude jämedus. Lihaste süstemaatilise harjutamise (treeningu) puhul kasvab kiudude läbimõõt teataval määral. Samuti suureneb lihaskiu diameeter loomade nuumamise tagajärjel ja väheneb märgatavalt vaegtoitumise, nälgimise ja kurnavate haiguste tagajärjel.

Inimese jäsemelihaste 1 mm² ristlõikes leiduvate lihaskiudude arv kõigub 840 (*m. adductor magnus*) ja 2790 (*m. lumbricalis manus II*) vahel (joonis 91). Üle 50% inimese jäsemete lihastest

omab kiude, millest 1 mm² pinnale langeb 1000—1500 tk., ja ligi 25% lihastest omavad kiude 1 mm² lõikepinnal 1500—2000 tk. Üldiselt on inimesel jalalihaste kiud veidi jämedamad käelihaste kiududest. Kõige peenemad vöötlihaskiud leiduvad inimese ja loomade silmamunalihastes.

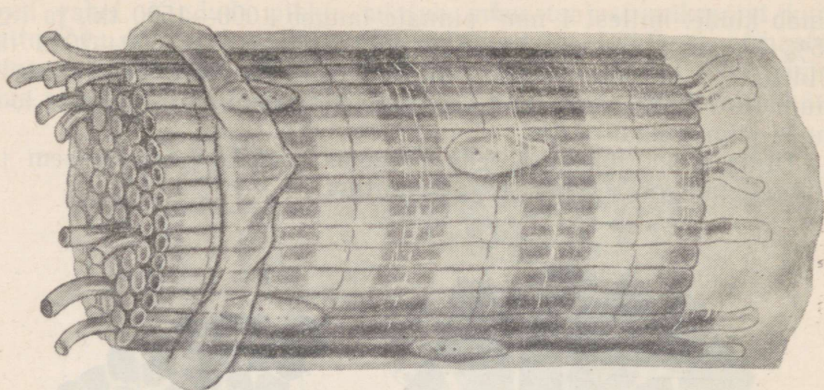
Üldiselt on lihaskiud seda peenemad, mida mitmekesisem ja viimistletum on vastava lihase talitlus.



Joonis 91. Jämedad lihaskiud (A) inimese suurest adduktorlihastest ja peened lihaskiud (B) käe lumbrikaallihastest. (Vossi järgi.)

Hakkimise teel üksteisest eraldatud lihaskiud on nõrkollase värvusega. Vöötlihaskiudude värvuse intensiivsus erineb märgatavalt isegi ühes ja samas lihases, olles tingitud ühest küljest hemoglobiinitaolise värvaine müoglobiini sisaldusest ja teisest küljest sarkoplasma ja müofibrillide ruumalasest vahekorra. Sarkoplasmarikkad kiud näivad värvimata mikropreparaadis neis esinevate hulgaliste sõmerate ja rasvatilgakeste tõttu tumedatena (tumedad kiud), fibrilliderikkad aga heledatena (heledad kiud). Müoglobiin esineb sarkoplasmas lahustatuna, mistõttu sarkoplasmarikkamad kiud moodustavad tumedama värvusega lihaseid. Tumedatest kiududest koosnevad punased lihased on ka tugevama verevarustuse ja tihedama kapillaaristikuga ning on kohandunud pidevaks tööks. Heledatest kiududest koosnevad kahvatud lihased kontraheeruvad seevastu küll väga kiiresti, kuid väsivad peatselt. Vastavalt öeldule on pidevalt töötav diafragma kõikidel loomadel tumepunane (samuti ka tasakaalu säilitavad lihased), lennuvõimetute kodulindude tiibu liigutavad rinnalihased aga kahvatud. Üldiselt on alatises liikumises elavate ulukloomade lihased tumedamad kodustatud sugulasloomade lihastest.

Inimese lihased on üldiselt tumepunased. Natuke heledama värvusega on biitseps, temporaallihis ja kõhu sirglihas. Põllu-



Joonis 92. Somaatilise (skeleti- ehk vööt-) lihaskiu skemaatiline ehitus. Vöötlihaskiud koosneb sarkoplasmasse sulundunud müofibrillidest. Tuumad paiknevad kiudu ümbritseva sarkolemmi all.

majandusloomadest on kõige tumedam lihastik hobusel, kõige kahvatum aga seal. Loomade vananedes lihaste värvus tumeneb.

Vöötlihaskiu struktuur. Vöötlihaskius eristatakse teda väljast katvat kilet, sarkolemmi, selle all (hüpolemmaalselt) paiknevaid hulgalisi tuumi, kiu sisemuses esinevaid, paralleelselt paiknevaid müofibrille ning viimaste vahel ja tuumade naabruses asetsevat tsütoplasmat, mida siin nimetatakse sarkoplasmaks (joonis 92).

Sarkolemm on alla 1 mikroni paksusega elastne läbipaistev ja tavalise värvimise korral homogeenne näiv kile, mis moodustub ühest küljest tihenenud sarkoplasma väliskihist ja teisest küljest seda väljast katvast kiulisest sidekoest. Hõbetatud preparaadis näib sarkolemm sarnanevat epiteeli basaalmembraaniga, sest siin esineb analoogiline fibrillaarne retiikulum. Sarkolemmi fibrillid, mida mõnelt poolt kirjeldatakse argürofiilsete kiududega, teiselt poolt aga kollageenist koosnevaina, paiknevad struktuuritus interfibrillaarses põhiaines, seostudes väljaulatuvate osade kaudu kiududevahelise sidekoelise endomüüsiumiga. Fibrillide võrkjas paigutus võimaldab sarkolemmi kohandumist lihaskiu kuju muutustega: fibrillaarse võrgu silmad on soikavas kius enam-vähem korrapäraselt nelinurksed, sirutatud kius aga muutuvad nad lihaskiu pikitelje suunas piklikuks ja kontraheerunud kius on võrgu silmad risti kiudu piklikuks muutunud. Samade fibrillide kaudu toimub ka lihase tõmbejõu ülekande kinnituskohale, sest sarkolemmisisesed kiud seostuvad lihaskiu tipus ka kõõlusfibrillidega (joonis 93).

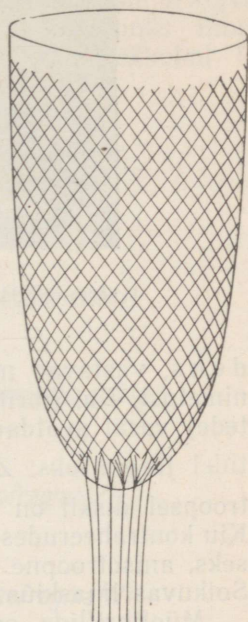
Vöötlihaskiudude kerajad, ovaalsed või keppjad ($2-6 \times 6-17$ mikronit), 1-2 tuumakest sisaldavad tuumad asetsevad mammalidel ja lindudel peale väheste erandite hüpolemmaalselt, sar-

kolemmi all, tavaliselt kiudude vahel paiknevate kapillaaride kohal. Tsentraalse või aksiaalse asendiga tuumi leidub perifeersetes kõrval sagedamini tumedates vöotlihaskiududes. Tuumad asetsevad üksteisest enam-vähem võrdse distanttsiga eemaldunult ja üksteise järele reastunult või vaheldumisi kiu eri külgedel. Harvemini moodustavad tuumad ahelataolisi koondisi. Ainsas vöotlihaskius leidub tuumi sadasid või isegi tuhandeid. Tumedad lihaskiud on tuumaderikkamad heledaist ja peenemad kiud tuumaderikkamad jämedaist. Paljudele lihastele on tuumade suurus, arv ja kuju kiududes karakterne. Kerajad tuumad leiduvad eeskätt intensiivselt töötavates lihastes. Mõnikord täheldatav tuumade paljune mine toimub amitootiselt.

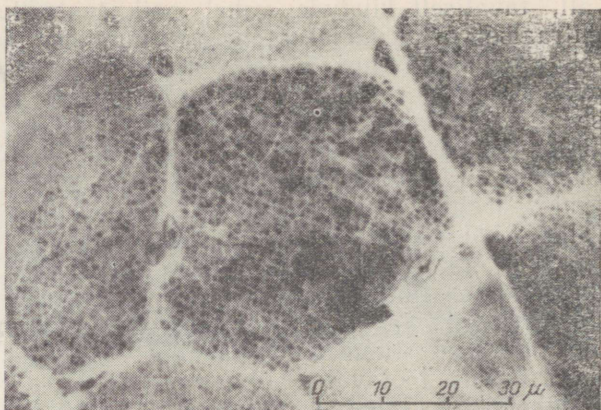
Lihaskiu ühest otsast teise kulgevad müofibrillid paiknevad hargnemata niidikestena isekeskis paralleelselt, olles sageli rühmitunud sarkoplasma poolt eraldatud kimpudeks. Kiu ristlõikes näeme selliseid kimpe nurgeliste peente täpikestena täitunud aladena, Cohnheimi väljakestena. Kimpväljastus esineb selgemalt sarkoplasmarikastes tumedates kiududes, kuna sarkoplasmakehvades heledates kiududes asetuvad müofibrillid ühtlaselt dissemineerununa (fibrillväljastus) (joonis 94).

Müofibrillid on kiu vöodilisuse kandjaks. Pikisuunas koosnevad nad soikavas lihaskius lühikestest metameerselt paigutatunud diskideks ehk vöötideks nimetatud segmentidest, millest üks näib natiivses kui ka värvitud preparaadis heledana, teine tumedana (joonis 95). Polarisatsioonmikroskoobis osutub hele disk isotroopseks, tume disk aga anisotroopseks. Isotroopne ehk I-disk poolitub koguni õrna (paksus umbes 0,2 mikronit) tugevamalt värvuva joone, Z-vöödi ehk telofragma kaudu ja anisotroopse ehk A-ketta keskel asetseb heledam ala, H-vööt ehk Henseni disk. Henseni diski keskel leidub telofragmaga sarnanev, kuid sellest nõrgemini värvuv vööt, mesofragma (M). Telo- ja mesofragma, mida nimetatakse koos inofragmadeks, ei piirdu üksnes müofibrillidega, vaid nad läbivad ka interfibrillaarse sarkoplasma, kinnitudes sarkolemmile.

Kontsentreeritud hapete toimel langevad lihaskiud telofragmade kohalt katkedes lühikesteks lülideks, sarkomeeri-



Joonis 93. Fibrillide paikutus sarkolemmis ja nende üleminek kõõluseks. (Peterseni järgi.)



Joonis 94. Fibrillväljastusega lihaskiud ristlõikes.
Mikrofoto. Suurendus 850 korda.

deks; vastavad müofibrillide osad kannavad inokomma de nimetust. Kui fibrilli segmente nende nimetuste initsiaalide (tähtede) varal avaldada, siis kujuneb inokomma koosseis vertebraatidel järgmiseks: $Z + \frac{I}{2} + \frac{A}{2} + \frac{A}{2} + \frac{I}{2} + Z$. Isotroopsel ja anisotroopsel diskil on soikavas lihases enam-vähem ühtlane pikkus. Kiu kontraheerudes jääb isotroopse ketta pikkus enam-vähem endiseks, anisotroopne disk lüheneb sel puhul aga kuni kahekordselt. Soikavas lihaskiuis on sarkomeeri pikkus 2—3 mikronit.

Müofibrillide segmentide ühekõrgusest paigutusest lihaskiu kõikides fibrillides (mida tingib juba segmenteerunud müofibrillide paljunemine pikilõhestumise teel) resulteerub kogu kiu korrapärane ristvöödilisus. Kiu vöotide eristamisel kasutatakse fibrillide segmentidele omaseid nimetusi. Ristvöödilisus on selgem heledates müofibrilliderikastes kiududes.

Tegelikult ei moodusta fibrillide diskid lihaskiuis mitte alati korrapäraseid ristvööte, vaid nad paiknevad pideval (vasakule pöörduval) kruvikujulisel ehk helikoidaalsel pinnal, mis vöotideks katkenuna näib vaid kiu mikrotoom- või optilises lõigus.

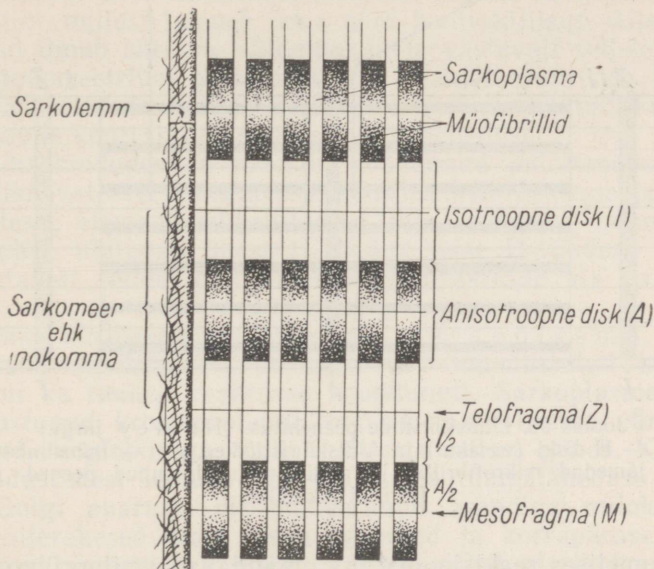
Paljudes lihastes leidub kiude, kus «riststruktuurid» on väändunud üheaegselt mitme telje ümber, millele vastavalt mitmekesisust vöödilisuse pilt kiudude pikilõigetes veelgi.

Optilisele segmentsusele vaatamata on mikrofibrillid pikuti jagunemata ja nad läbivad katkestamatult kiudu kogu selle pikkuses. Inofragmade kaudu jaguneb üksiksegmentideks vaid sarkoplasma.

Müofibrillid koosnevad paralleelsetest elementaarfibrillidest diameetriga 50—100 Å. Elementaarfibrillid kulgevad katkestamatult läbi kogu sarkomeeri ja osaliselt ka läbi telofragma. Müofibrillide ristlõikes nähtub elementaarfibrillide heksagonaalne asend

ja nende jagunemine jämedamateks ning peenemateks fibrillideks (joonis 96).

Kiudude vöödilisus muutub märgatavalt kontraktsiooni puhul sel teel, et vöötide tumedus vahetub siin teataval määral ümber. Isotroopse diski valgusmurduvuse kasvades ja anisotroopse diski helendudes muutub vöötkiud kontraktsiooni teataval faasil (ümberpöördestaadium) homogeenseks ja lõpuks ilmub ainsa tumedama moodustisena isotroopse vöödi keskkohal lai

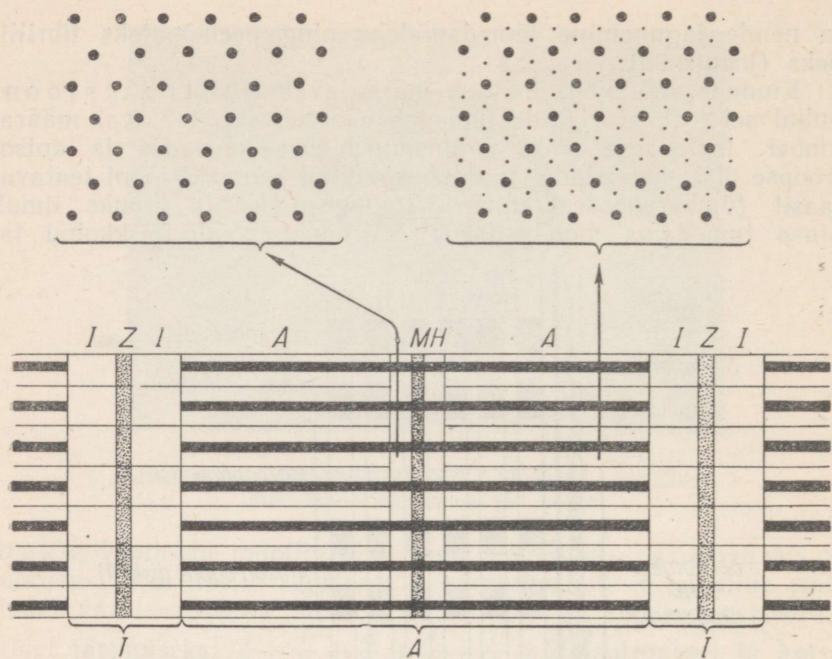


Joonis 95. Müofibrillide vöödilisuse ja sarkolemmi ehituse skeem.

tugevasti värvuv kontraktsiooni- ehk C-vööti. Kiu lõtvumisel restaureerub tavaline vöödilisus. Sarkomeer lüheneb kontraktsiooni puhul umbes 40% võrra. Kontraktsiooni korral lühenevad peamiselt A-diskid, vähemal määral aga ka I-kettad.

Lihaskiu kontraktsioon toimub organismis neuuraalse ärrituse tagajärjel. Katsete puhul võivad kontraktsiooni tingida ka teised energialiigid, eeskätt elektrivool. Ärritusprotsessi puhul vabanevad ärrituse jõuga võrreldes väga suured energiahulgad, millest umbes $\frac{1}{3}$ kasutatakse mehaaniliseks tööks (raskuse tõstmiseks).

Soikuvus kius on molekuliahelad nõrgalt kurrustunud, kontraktsiooni puhul aga lähenevad naaberkurdude harjad üksteisele, tingides molekulide ahela ja seega ka kogu kiu lühenemise. On kujutletav, et soikuvus lihases valitseva alkaalse või neutraalse reaktsiooni puhul molekulide — COOH — grupid üksteist võrdse elektrilise laengu tõttu eemale tõukavad. Kontraktsiooni ajal tek-



Joonis 96. Lihasfibrillide peenehitus. (Huxley' järgi.)

Üleval — H-diski (vasakul) ja A-diski ristlõiked, all — müosiinist koosnevad jämedad mikrofibrillid ja aktiinist moodustunud peened mikrofibrillid pikilõikes.

kivas happelises reaktsioonis aga omandavad amiinorühmad positiivse laengu ja tõmbavad seega vastaslaenguga naabrid enesele lähemale, tingides sellega kurdude lühenemist. Teiselt poolt väidetakse, et kontraktsioon toimub peamiselt lihaskiu kolloidseisundi muutuste tagajärjel ja et reaktsiooni muutvad keemilised protsessid toimuvad alles hiljem, kontraktsiooni taastumise ehk restitutsioonifaasis.

Lihaskude sisaldab umbes 20% valku. Sellest on mõõdukas nimetatav vees lahustuv aine (albumiin) koondunud sarkoplasmasse. Müofibrillidesse koondunud vees lahustumata lihasglobuliin aktomüosiin, mis lihase valgust moodustab 50—70%, koosneb müosiinist ja aktiinist vahekorras 3:1. Reast amiinhapetest koosnev müosiin lõhustab oma ensüümiliste omaduste tõttu lihaskiududes esineva adensiintrifosfaadi adensiindifosfaadiks, mis on peamiseks lihaskontraktsiooni tingivaks reaktsiooniks. Kreatiinfosfaadiga ühinemisel muutub adensiindifosfaat taas trifosfaadiks. Lihastest ekstraheeritud aktomüosiinist kunstlikult valmistatud kiud kontraheeruvad adensiintrifosfaati asetatult otsekohe.

Ei müosiin ega aktiin pole üksikuna kontraktiilsed. Soikivas

lihases püsivad nad teineteisest lahus ning see väldibki lihase pidevat kontraheeritust. Müosiin on siin magneesiummüosiinadina vaba, kuid lihase motoorsest plaadist algav ja kiudu mööda edasikulgev erutuslaine tingib müosiini ja aktiini taasliitumist ning samal ajal toimuv pH muutus võimaldab müosiinil uuesti toimida adenosiintrifosfaadi ensüümuna, millega käib kaasas aktomüosiinimolekulide kontraktsioon. Analoogiline kontraktsioonimehhanism esineb oletatavasti ka sile- ja südamelihaskiududes. Silelihaskiuline uteriinlihaskest sisaldab organi soikefaasis väga vähe aktiini, millest tuleneb tema nõrk kontraktiilsus. Alles raseduse lõpul ilmub aktiivne aktomüosiin ja vastavalt sellele suureneb ka müomeetriumi kontraktiilsus. Samuti suureneb uteruse lihaskestast ekstraheeritud aktomüosiinist valmistatud kunstlikude kiudude kontraktiilsus sünnituse lähenemisel.

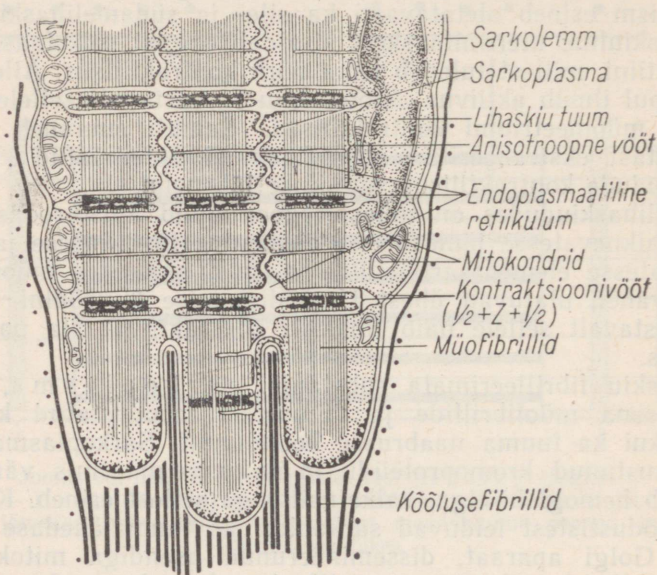
Vöötlihaskiududes on müosiin koondunud anisotroopse diski kohal paiknevatesse jämedatesse elementaarfibrillidesse ja aktiinpeenematesse elementaarfibrillidesse, mis, asetledes müosiinifibrillide vahel, ulatuvad ühest H-vöödist teise H-vöödini (joonis 96). Vastavalt sellele näib lihaskiu kontraktiilne ala paiknevat A-vöödis.

Lihaskiu fibrilleerimata substants, *sarkoplasma*, esineb isotroopsena müofibrillide ja viimastest moodustatud kimpude vahele kui ka tuuma naabrusesse koondunult. Sarkoplasma sisaldab lahustunud kromoproteiidi, *müokroomi*, mis värvainelt sarnaneb hemoglobiiniga, valkaineilt aga sellest erineb. Kujustunud moodustistest leiduvad sarkoplasmas tuumalähedase paigutusega Golgi aparaat, dissemineerunud asendiga mitokondrid, glükogeeniterakesed ning rasvatilgakesed ja korrapärase fibrillidevahelise paigutusega valgutaolisest substantsist koosnevad terakesed, *sarkosoomid*. Sarkosoomid on eriti suured ja arvukad putukate tiivalihastes. Ensüümiderikkus teeb neid sarnaseks mitokondritega.

Vöötlihaskiudude mitokondrite hulk on kõige suurem kõrge kontraktsioonisagedusega ja kestvalt talitlevates lihastes (kõrgemate putukate tiivalihastes, koolibri pektoraallihastes jm.). Ta muutub väiksemaks pidevalt, kuid aeglasemalt kontraheeruvates lihastes ja on kõige väiksem sporaadiliselt töötavates lihastes. Paralleelselt mitokondrite hulga vähenemisega langeb vertebraatidel ka lihaste müoglobiinisisaldus.

Vöötlihaskiududes esinev endoplasmaatiline retiikulum moodustab sarkolemmile kinnituvat põhimembraani (telofragma) ja on seostunud ka tuumamembraaniga (joonis 97). Retiikulum ümbritseb eriti neid sarkomeeri osi, mis kontraktsiooni puhul kaovad (mõlemal pool I-vööte). Endoplasmaatilise retiikulumi kaudu seostub iga tuum tema juurde kuuluva lihaskiu osaga, varustades seda sarkoplasmasse väljutatavate ribonukleiinhapetega, mis on vajalikud püsivalt taasmoodustuvate spetsiifiliste valkude (fermentide) sünteesiks.

Lihaskiudude seostumine kõõlusega. Lihaskiudude seostumine nende pikitelje suunas jätkuva kõõluse kiududega teostub ühest küljest sarkolemmisest kiudude vahendusel ja teisest küljest sel teel, et üksikud kõõluse kollageensed kiud tungivad sarkolemmi läbides lihaskiudude sisse ja liituvad siin inofragmadega.

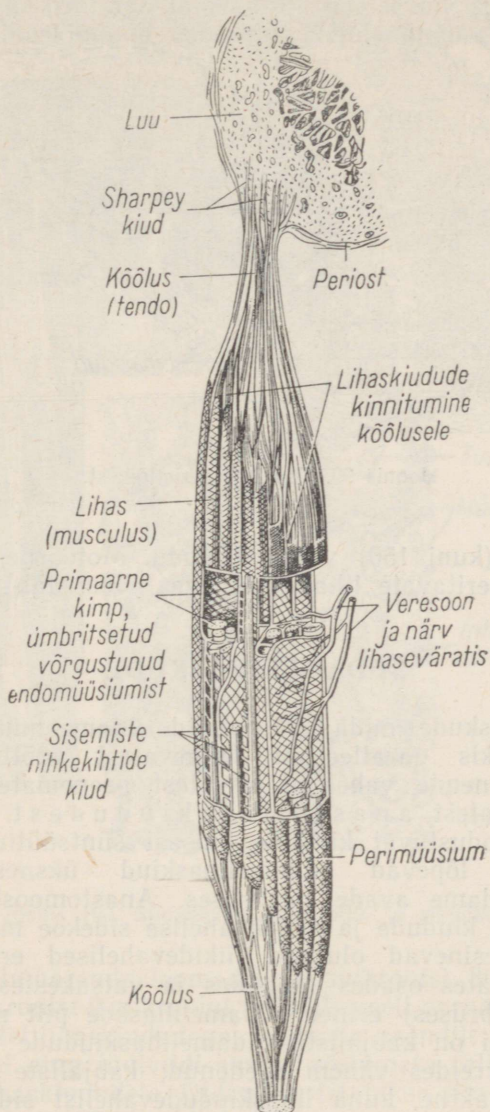


Joonis 97. Kontraheerunud lihaskiu elektronmikroskoopiline ehitus. Kontraktsioonivöödi piirkonnas fibrille ümberhaarav endoplasmaatiline retiikulum seostub ühest küljest tuumamembraaniga ja teisest sarkolemmiga. (H. Ruska järgi.)

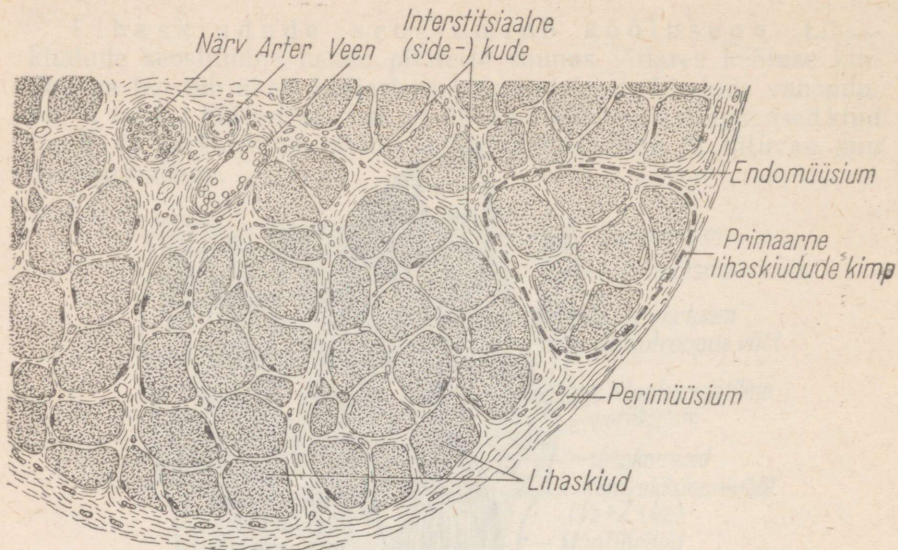
Vöotlihaskiudude seostumine lihaseks

Vöotlihaskiudude liitumine koeks ja organiks toimub kiulise sidekoe abil. Lihaskiude vahetult ümbritsevat peeni kollageenseid ja argürofiilseid kiude sisaldavat sidekude nimetatakse endomüüsiümiks. Kiudude kimpe ehk fastsiikuleid ümbritsevat sidekude nimetatakse sisemiseks ja lihast väljast katvat sidekude väliseks perimüüsiümiks ehk epimüüsiümiks (lihaseümbriseks). Sidekoelise sarra üksikasjalisem pilt varieerub lihastevaheliselt (joonised 98 ja 99). Endomüüsiümis asetsev verekapillaaristik koosneb lihaskiududega paralleelselt kulgevatest ja neid ühendavatest ristise paigutusega kapillaaridest. Lümfisooned näivad esinevat vaid lihase pinnal ja suuremates sidekoelistes septides.

Vöotlihaskiud on motoorse, sensibiili ja arvatavasti ka vegetatiivse innervatsiooniga. Iga motoorse neuronid kaudu innervee-



Joonis 98. Lihase ehituse skeem. (Benninghoffi järgi.)



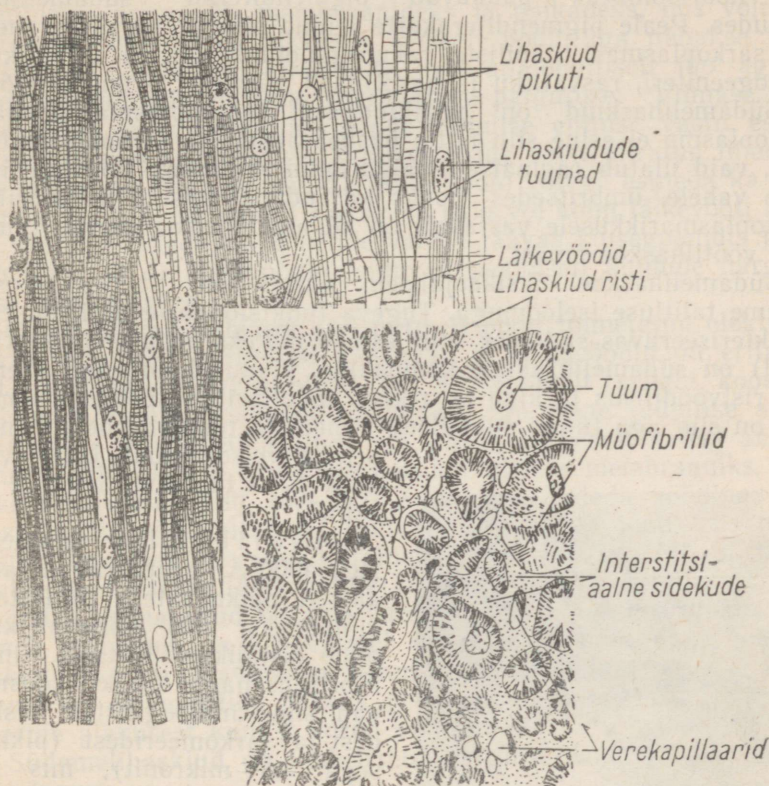
Joonis 99. Osa lihase ristlõikest.

ritakse mitut (kuni 150) vöotlihaskiudu. Motoorne neuron ühes temast innerveeritavate lihaskiududega moodustab motoorse ühiku.

SÜDAMELIHASKUDE

Südamelihaskude, mida leidub vaid südame müokardis, moodustub isekeskis paralleelselt kulgevatest vöotlihaskiududest (peakiud) ja nende vahel asetsevatest peenematest ja tuuma mitte sisaldavatest anastomooskiududest. Kogu müokard näib moodustuvat kiudude ainsast süntsüütiumist (joonis 100); vabalt lõpevad südamelihaskiud üksnes papillaarlihastes ja südame avade naabruses. Anastomoosharude arvu, väljumisnurga, 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 osas. Nii on kabjaliste südamelihaskiudude võrgustumine närilistega võrreldes vähem arenenud; kabjaliste südamelihaskude on kompaktned, kuna lihaskiududevahelist sidekoe 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 väljuvad seevastu anastomoosharud iga 10—15 mikroni tagant. Üldiselt on kiudude võrgustik kodades hõredam.

Kiudude tõeline pikkus ei ole mõõdetav nende anastomoseerimise tõttu. Mõnikord iseloomustatakse pikkusena intervalli anastomoosharude väljumispaikade vahel, mis on vaid tinglik. Kiudude kuju on ümar- või lamesilinderjas, kabjalistel sageli (eriti vatsakestes) ka lintjas. Jämeduselt asetsevad südamelihaskiud sile- ja vöotlihaskiudude vahepeal. Nende diameeter ulatub ini-



Joonis 100. Südamelihaskude piki- ja ristlõikes.

mesel ja põllumajandusloomadel 10 mikronist 30 mikronini ja lindudel 7 mikronist 9 mikronini. Vöödilisuselt sarnanevad südamelihaskiud skeletilihaskiududega, tuumade asendilt ja vegetatiivse innervatsiooni ning indiviidi suvast sõltumata talitlusega on nad lähedal silelihaskiududele. Üldiselt eristatakse siin kiudude samasuguseid osi kui vöotlihaskiududel.

Tuumad asetsevad südamelihaskiududes aksiaalselt ehk telgmiselt kas üksikult, paariviisi või mitmekesi reastunult. Tuumad on ovaalsed ja nende pikitelg paralleelne kiu pikiteljega: nad on märgatavalt suuremad vöotlihaskiudude tuumadest. Enamasti

kõigub tuumade pikkus siin 10 mikroni läheduses (6—12 mikronit).

Täiskasvanud inimesel ja loomal piiravad tuumi basofiilset granulatiooni sisaldavad müofibrillidevabad sarkoplasmaõued, mis indiviidi vananemisel muutuvad suuremaks ja selgemaks, rikastudes ühtlasi kollakaspruunide pigmenditerakestega. Lapse- või noorloomaeas puuduvad pigmenditerad südamelihaskiududes. Peale pigmenditerakeste leidub siin ja fibrillidevahelises sarkoplasmas tüüpiliste rakuorganoidide kõrval rikkalikult glükogeeniteri, rasvatilku ja basofiilselt värvuvat granulatiooni.

Südamelihaskiud on vöotkiududest sarkoplasmarikkamad. Tsütoplasma ei esine siin mitte üksnes aksiaalse sarkoplasmateljena, vaid ulatub radiaalselt paigutunud septidena fibrillidekimpude vahele, ümbritsedes lõpuks ka individuaalseid müofibrille. Sarkoplasmarikkusele vastavalt on südamelihaskoe värvus tumedam vöotlihaskoe omast.

Südamelihaskoe üksikasjalisem ehitus on tihedas seoses südame talitluse iseloomuga. Tugeva funktsionaalse aktiivsusega karakteriseeruvus südames (mis esineb näiteks hobusel ja kiskjalistel) on südamelihaskude kompaktne, kiududel on hästi arenenud ristvöodilisus ja kiud on rikkad müofibrillide poolest; samal ajal on siin aga tuumi suhteliselt vähem ja tuumadeahelaid, mis sea ja veise puhul koosnevad kuni 6—8 tuumast, hobusel ei esine.



Joonis 101. Müofibrillid südamelihaskiududes. Mikrofoto. Suurendus 850 korda.

Müofibrillid (diameetriga 4000 Å) grupeeruvad radiaalselt paiknevateks paeljateks kimpudeks, mis annavad kiudude ristlõikele kodarja ilme. Fibrillid, nagu kiudki, koosnevad siin analoogilistest diskidest ja sarkomeeridest (pikkusega 3,3 mikronit), mis on omased skeletilihaskiududele (joonis 101).

Tavaliste diskide kõrval leiduvad südamelihaskiududes hematoksüliiniga, metüleensinisega jt. tugevasti värvuvad riststruktuurid, läikevöödid, mis läbivad kiude sirgjooneliselt või astriku-kujuliselt. Läikevöödid on omased üksnes täiskasvanud imetajatele ja lindudele. Teistel vertebraatidel ja samuti imetajate loodetel nad puuduvad või esinevad

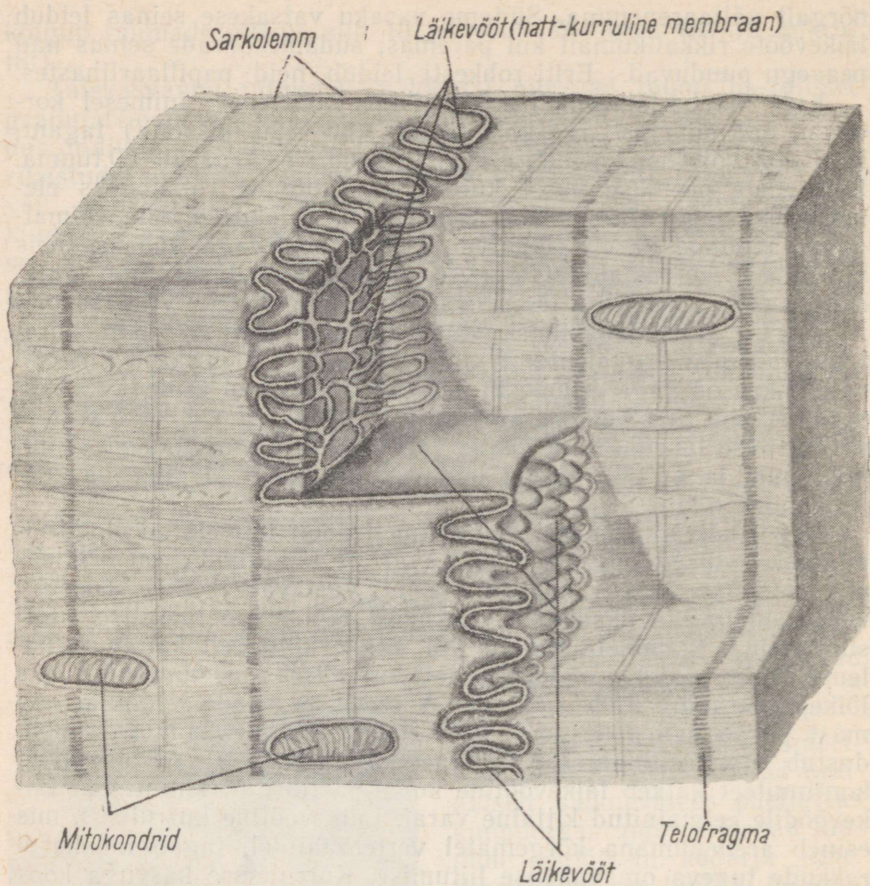
nõrgalt väljaarenenuna. Südame vasaku vatsakese seinas leidub läikevõõte rikkalikumalt kui paremas; südamekõrvade seinas nad peaaegu puuduvad. Eriti rohkesti leidub neid papillaarlihastes.

Kahe naaberläikevõõdi vahe pikkus on erinev; inimesel korduvad nad enamasti iga kahe tuuma (50—120 mikronit) tagant, kuid seal võib nendevahelise kiu segmendis esineda üle 30 tuuma. Läikevõõte peetakse ühest küljest lihaskiudude rakulisteks elementideks jagavateks membraanideks ja paikadeks, mis võimaldavad kiudude kasvu pikkuses. Teiselt poolt aga nähakse neis kiusiseseid kõõlusjaid struktuure, mis analoogiliselt inofragmadele tagavad müofibrillide korrapärase paigutuse. Viimase olemuse poolt ja südamelihaskiudude rakulise ehituse vastu esitatakse järgmisi argumente: 1) läikevõõtide poolt piiratud lihaskiu osa pikkus on väga erinev; 2) läikevõõdid võivad esineda ka tuumade nivool; 3) mõnikord asetsevad kaks või kolm läikevõõti hoopis üksteise läheduses ja nende vahele jäävas kiusegmendis puudub tuum ja 4) läikevõõdid leiduvad peamiselt kiudude hargnemise piirkondades.

Ometi näivad viimasel ajal mitmelt poolt toimetatud elektronmikroskoopilised uurimised tõestavat, et läikevõõdid on erilaadselt organiseeritud rakupiirid ja et vastavalt sellele koosneb südamelihaskude üksikutest rakkudest ega esine tüüpilise sünt-süütiumina. Südamelihaskiude või -rakke külgedelt kattev sarkolemm läheb rakkude otstel üle hatt-kurruliseks membraaniks, mis lõikepreparaadis näib 150—200 Å paksuse helela vöödina; viimast piirab mõlemalt poolt tume (elektronihe) joon, mis moodustub intratsellulaarsest kittainest (joonis 102). Müofibrillide kontinuiteet katkeb läikevõõtide kohal ja fibrillid kinnituvad läikevõõdile eelmainitud kittaine varal. Läikevõõtide kurrulisus, mis esineb arenenumana kõrgematel vertebraatidel, tagab müokardi rakkude tugeva omavahelise liitumise. Kurrulisuse kasvuga koos kasvab ka läikevõõtide paksus (1—1,7 mikronit), mis on sarkomeeride pikkusest kuni 2 korda väiksem.

Südamelihaskiud on ümbritsetud argürofiilsete kiudude tihe da võrguga.

Peale tavaliste (kontraheeruvate) lihaskiudude leiduvad südame endokardi all (veisel, lambal, hobusel) või sügavamal (inimesel) erutuslainete juhtimisele kohandunud hallikad ja pool-läbipaistvad kimbud, mis koosnevad omapärase ehitusega lihas-põrkadest — Purkinje kiududest. Neist moodustub ühes närvikoe elementidega südame erutusjuhtesüsteem: kodade kohal asetsev siinus- ja Tawara sõlm ja kodasid vatsakestega ühendav ning vatsakestes hargnev Hisi kimp. Purkinje kiud moodustavad retikulaarse sünt-süütiumi, kuid tavaliste südame-lihaskiududega võrreldes on nad sarkoplasmarikkamad, nende lintidele koondunud müofibrillid paiknevad kiu piiridel; jämedu-selt ületavad Purkinje kiud tavalisi südamelihaskiude, eriti kabalistel ja sõralistel. Siin võib nende diameeter ulatuda üle 50



Joonis 102. Laia kaheastmelise treppa läikevõõdi ruumiline mudel. (Poche'i ja Lindneri järgi.)

mikroni. Eriti rikkalik on nende glükogeenisaldus; sinne glükogeen aga erineb tavaliste südamelihaskiudude glükogeenist suurema resistentsusega fikseerivate vedelikkude suhtes, samuti püsib ta tunde pärast surma. Purkinje ja tavaliste südamelihaskiudude erinevus maskeerub sageli vahevormide ja nende isekeskse ülemineku tõttu. Niihästi töötavate südamelihaskiudude kui ka Purkinje kiudude müofibrillid koosnevad ühetaolistest submikroskoopilistest elementaarfibrillidest diameetriga 300—400 Å. Purkinje kiudude müofibrillides ei esine alati ristvöödilisust (veisel puudub see hoopis).

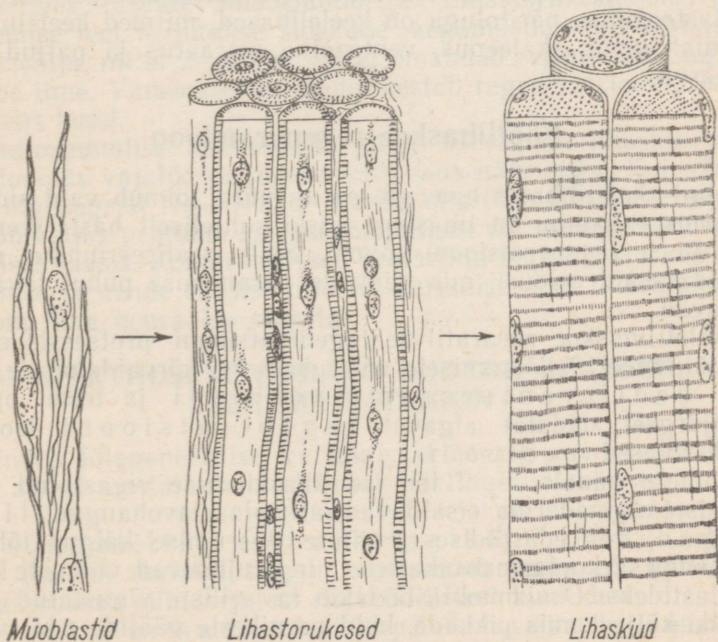
Mitoose südamelihaskiududes tavaliselt ei esine. Kirjeldatud on neis vaid amitootilist jagunemist.

VÖÖTLIHASKOE HISTOGENEES

Vöötlihaskoe ehituslikud elemendid vöötlihaskiudude näol saavad alguse mesodermirakkudest, mis on koondunud mõlemal pool neuraaltoru ja kordat asetsevateks somiitideks või mis mesenhümaalsetena moodustavad koldelisi lihaskiudude. Nii ühest kui teisest allikast arenedes teevad lihaskiud läbi algul müoblastilise ehk rakulise staadiumi ja hiljem lihastoruksed näol müosümplastilise arenguastme.

Käävjateks ühetuumalisteks müoblastideks kujunevad rakud on somiitides koondunud viimaste mediaalsele küljele, moodustades siin müotoome. Ühepoolsed müotoomid on ees- või tagapool asetsevatest naabritest eraldatud mesenhümaalsete vaheseinte (müoseptide) kaudu. Peatselt ilmuvad paralleelselt idulase keha pikiteljega orienteerunud müoblastide tsütoplasma üsksikud homogeenid fibrillid. Kord-korralt suureneb fibrillide arv nende pikipooldumise ja uute moodustumise teel ning lõpuks ilmub fibrillides teatavamääraline segmentaarsus fibrillide sõlmelisuse näol.

Müoblastidest kujunevad paljtuumalised (sümplastilised) lihastoruksed (joonis 103) kas müoblastide liitumisega või sel teel, et müoblastide tuumade paljunemisele ei järgne



Joonis 103. Vööt- ehk skeletilihaskiudude areng.

nende tsütoplasma jagunemist. Lihastorukesed koosnevad aksiaalsetest tuumade ahelikku sisaldavast sarkoplasmast ja seda väljast mantlina ümbritsevast müofibrillide koondisest. Lihastorukesed kasvavad pikkuses tuumade jagunemise ja sarkoplasma kasvu tagajärjel; kasv jämeduses toimub peamiselt müofibrillide arvu suurenemise kaudu. Lihastorukeste arv suureneb nende piki-pooldumise teel; ühtlasi muutub seoses sellega lõpuks ka tuumade aksiaalne asend perifeerseks ning kiud täituvad üleni müofibrillidega. Looteea lõpul (inimesel alates kaheksandast embrüonaalkuust) kattuvad lihaskiud ka sarkolemmiga.

Lihaskiudude metameerne rühmitus säilib kõrgematel organismidel vaid interkostaallihastes ja mõnedes süvades seljalihastes. Enamikus aga kaob metameersus seetõttu, et müoblastid müoseptidest läbi kasvavad ja sel teel üksikalgmeid omavahel ühendavad.

Lihaskiudude lõplik arv organismis fikseerub oletatavasti juba sünnieelses eas, kuid kiudude diameeter jätkab kasvu kuni organismi kasvu lõpuni.

Müotoomide ruumiline lähedus neuraalitorule võimaldab nende peatset omavahelist seostumist närvide kaudu, kusjuures iga müotoom varustub ühe närvijuure kaudu. Varajases looteas tekkinud närvide ja lihaste vaheline seos püsib kogu eluaeg, vaatamata sellele et lihas on arengu käigus muutnud oma asendit või et ainsast müotoomist on tekkinud mitu (monomeerset) lihast.

Blasteemilise päritoluga on keelelihased, mitmed keeleluulihased, diafragma, skaleenus, ventraalne serraatus ja paljud jäsemelihased.

Vöotlihaskoe regeneratsioon

Kuigi skeletilihaste haavade paranemine toimub vaid sidekoealise armkoe kaudu, on lihaskoel siiski suhteliselt hästi arenenud reparatiivse regeneratsiooni võime. Selle realiseerumine nõuab vaid teatavaid eeldusi, mis haavade paranemise puhul tavaliselt puuduvad.

Skeletilihaskoe reparatiivse regeneratsiooni protsessis eristatakse kiudude läbilõikamisele või substantsi kõrvaldamisele järgnevat dediferentseerumisperioodi ja teisel operatsioonijärgsel nädalal algavat regeneratsiooni konstruktiivset perioodi.

Esimese nädala lõpul tekivad lihaskiudude vigastatud otstel aksiaalset tuumaderida sisaldavad sarkoplasma vahangud, lihaspungad, mis edaspidises dediferentseerumise käigus lõhestuvad tuuma sarkoplasmaosakesteks ning kujunevad viimaste kaudu müoblastideks. Osa müoblaste tekib ka selliste vigastatud lihaskiudude küljest, mis pikkade, kuid peenikeste väätide näol vigastatud paiga suunas vahavad. Tekkinud müoblastid liiguvad koos sidekoega vigastuspaigale. Paar päeva hiljem haaravad dedife-

rentseerumisnähud ka vigastatud kiudude kaugmisi osi; nende tuumade perifeerne asend vahetub aksiaalsega, müofibrillide paigutus hõreneb ning algab tuumade amitootiline, aga ka mitootiline jagunemine. Osalt kanduvad sellised muutused üle ka vigastamata kiududele.

Konstrukttiivne regeneratsioon algab sellega, et regeneratsioonivälja üksikutes alades tekivad müoblastidest lihastorukeste näol uued kompleksid. Teise operatsioonijärgse nädala lõpul täitub regeneratsiooniväli tervikuna regenereeruvate lihaselementidega, kui vaid seda ei takista armkoe areng. Vajalikuks tingimuseks on siin haavasisene pinge, mis peab olema paralleelne vigastatud lihaskiududega. Kui pinge puudub või kui haavasisene pinge ebaõigesti suunab regeneraadi õonesse tekkinud kollageenset võrgustikku, siis ei suuda vigastuspaigale liikuvad müoblastid ja lihaspungade lõhestusproduktid regeneratsioonivälja täita. Sel puhul asendub lihaskude siin suurel määral sidekoega. Seega määratakse regeneratsiooniprotsessi saatus esimestel operatsioonijärgsetel nädalatel. Kui regeneratsiooni tingimused soodustavad lihaskiudude vohamist ja neist tekkinud müoblastide liikumist regeneratsiooniväljale, siis koguneb haavasse niipalju lihaskoelisi elemente, et sidekoe reaktiivne vohamine ei suuda enam takistada lihaskoe regeneratsiooni. Sel puhul on esimese operatsioonijärgse kuu lõpul vigastatud paiga sidekude läbitud erinevates diferentseerumisastmes olevate lihaskiududega. Lihastorukeste kasvu ja jagunemise teel tõrjutakse sidekude aegamööda regeneratsiooniväljast välja, nii et 2—4 kuu vältel omandab regeneraat tüüpilise lihaskoe ilme. Vanematel loomadest kestab regeneratsiooniprotsess kuni kuus kuud.

Kindlasuunalise haavasisese pinge kõrval on lihaskoe regeneratsiooniks vajalik ka regeneraadi seos närvidega. Kui närv ei kasva õigeaegselt regeneraadi juurde, siis jääb lihaskude regeneratsiooniväljas peatuma kas müoblastilises või esialgses müosümplastilises faasis. Konstruktiiivsed protsessid uute lihastorude moodustumise ja nende edasise diferentseerumise näol lihaskiududeks ei toimu ilma neuraalse seoseta.

KONTRAKTIILSETE (LIHAS-) KUDEDE GENEETILINE KLASSIFIKATSIOON

Erineva fülogeneetilise ea ning erinevate arenguallikate ja -teede alusel eristatakse vertebraatidel lihaskude järgmist viit tüüpi:

1) somaatilist ehk animaalist tüüpi lihaskude (esineb skeletilihastes), mis areneb peamiselt müotoomidest ja koosneb silinderjatest ristvöödilistest kiududest;

2) tsölodermaalset tüüpi lihaskude, mis esineb südames (südamelihaskude) ja areneb splanhnotoomi vistseraallehe müoepikardiaalsest algmest;

3) mesenhümaalset tüüpi lihaskude, mis on kiudja sidekoe divergentselt spetsialiseerunud eri liigiks (mõnelt poolt vaadeldaksegi teda tugikudede hulka kuuluvana); enamik silelihaskoest kuulubki sellesse geneetilisse rühmitusse; võrdset kõikide tugikoe liikidega areneb ta mesenhüümist;

4) neuraalset tüüpi (müoneuraalne) lihaskude, mis esineb iirise ja tsiliaarkeha lihastes, areneb silmakarika (retinaal-) lehtedest, seega tsentraalnärvisüsteemi algme kaudu. Pupilli avardaja kiudude tuumi sisaldavad osad moodustavad pideva pigmenteerunud ala, mis (pigmenti kõrvaldamise puhul) näib koosnevat epiteelitaolistest rakkudest. Selliste rakkude basaalsed osad on siin muutunud pikkadeks müofibrille sisaldavateks jätketeks, mis asetsevad paralleelselt iirise tagapinnaga, moodustades heledama (tuumadevaba ja pigmentitu) ala, Bruchi membraani. Kuigi pupilli ahendajal (sfinkteril) on suur sarnasus tavalise silelihaskoega, on ta dilataatoriga ometi võrdset päritolu ja vastandina mesenhümaalsele silelihaskoele ei leidu siin (nagu tsiliaarlihaseski) ei elastseid ega kollageenseid kiude; esinevad vaid argürofiilsed kiud. Reptiilidel ja lindudel on iirise (neuraalset tüüpi) lihaskoe kiud ristvöödilised;

5) epidermaalset tüüpi (müoepidermaalne) lihaskude, mis esineb müoepidermaalsete elementide (müoepiteliaalsete rakkude, korvrakkude) näol epidermisest arenenud näärmetes. Torujates nahanäärmetes (higinäärmetes) on müoepidermaalsed elemendid kiudjad, piima- ja süljenäärmeis aga hargnevad ja isekeskis anastomoseeruvad (korvrakud).

NÄRVIKUDE

NÄRVIKOE Ehitusest üldiselt

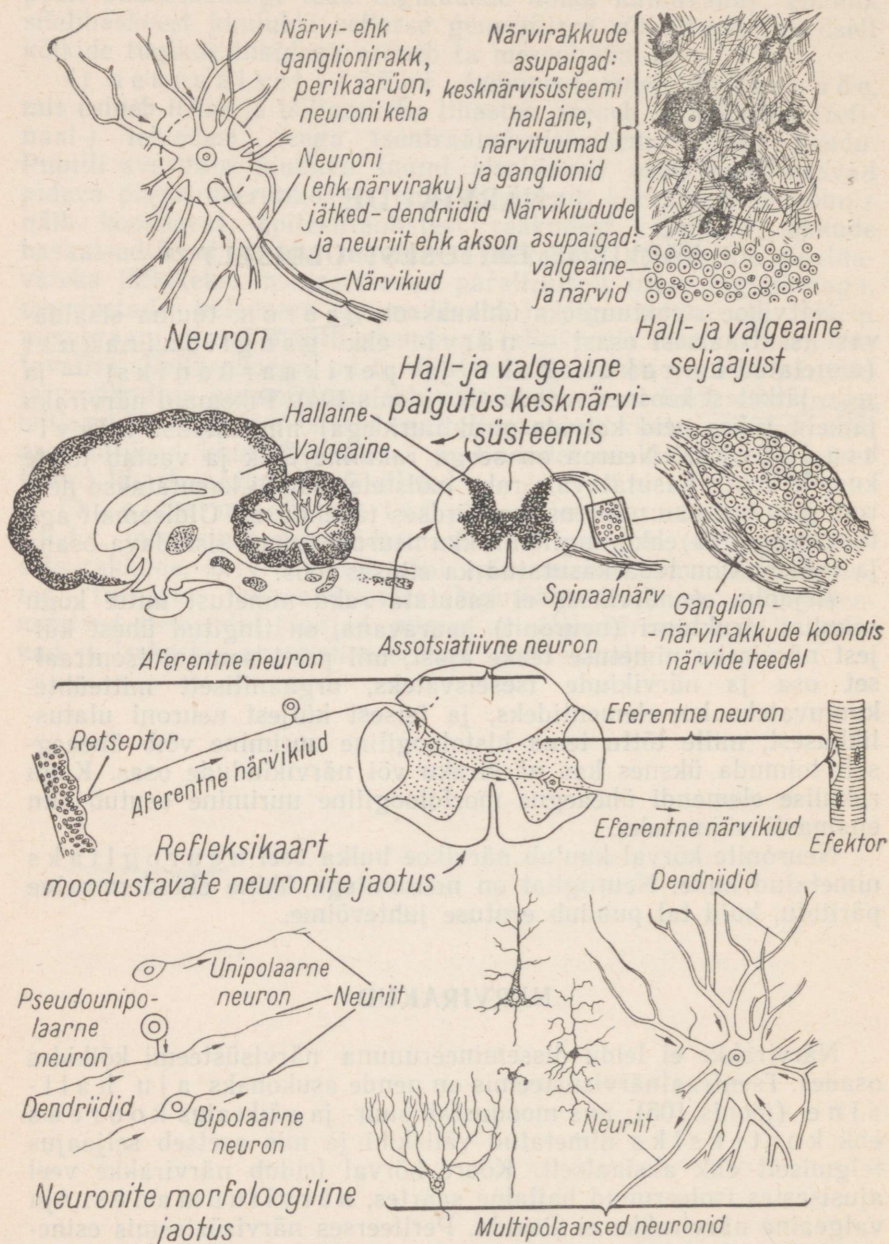
Närvikoe struktuurseks ühikuks on neuron, tuuma sisaldavast tsentraalsest osast — närvi- ehk ganglionirakust (nimetatud ka rakukehaks ja perikaarüoniks) — ja selle jätketest koosnev moodustis (joonis 104). Pikemaid närviraku jätkeid (ühes neid katvate struktuuridega) nimetatakse närvi-kiududeks. Neuron on seega rakuline ühik ja vastab teiste kudede kohta kasutatavale raku mõistele. Sageli kasutatakse neuronit ja närviraku nimetusi ka võrdses tähenduses. Üldisemalt aga tuntakse närvi- ehk ganglionirakku neuronit tuuma sisaldava osana ja sellisena on teda kasutatud ka siinses töös.

Asjaolu, et närvikoes ei kasutata raku nimetust mitte kogu rakulist struktuuri (neuronit) haaravana, on tingitud ühest küljest närviraku nimetuse tekke ajast, mil peeti neuronit tsentraalset osa ja närvi-kiude iseseisvateks, orgaaniliselt mitteühete kuuluvateks koe-elementideks, ja teisest küljest neuronit ulatuslikkusest, mille tõttu tema histoloogiline uurimine võib üheaegselt toimuda üksnes kas närviraku või närvi-kiudude osas. Kogu rakulise elemendi üheaegne morfoloogiline uurimine osutub siin enamasti võimatuks.

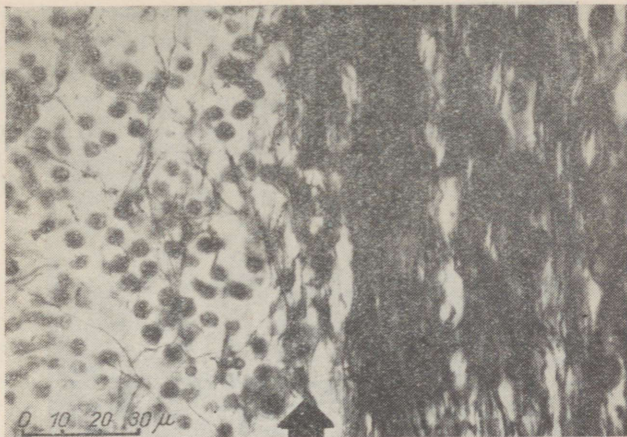
Neuronite kõrval kuulub närvikoe hulka veel neurogliaks nimetatud kude. Neuroglial on neuronitega ühine ektodermaalne päritolu, kuid tal puudub erutuse juhtevõime.

NÄRVIKUD

Närvirakke ei leidu dissemineerununa närvisüsteemi kõikides osades. Tsentraalnärvisüsteemis on nende asukohaks aju hallaine (joonis 105), mis moodustab suur- ja väikeajus kooreks ehk korteksiks nimetatud väliskihi ja mis asetseb seljaajus telgmiselt ehk aksiaalselt. Koore kõrval leidub närvirakke veel ajusisestes isoleerunud hallaine saartes, närvi-kiududeks. Aju valgeaine närvirakke ei sisalda. Perifeerses närvisüsteemis esinevad närvirakud närviteedel asetsevates koondistes — ganglionides.



Joonis 104. Neuronite ehituse, paigutuse, seose ja kuju variantide skemaatiline iseloomustus.



Joonis 105. Aju hall- ja valgesubstantsi piir. Mikrofoto. Suurendus 500 korda. Noolest vasakul asetseb närvirakke sisaldav hall- ja noolest paremal kiudjas valgeaine.

Närvirakkude suurus on väga erinev. Kõige väiksematel neist (väikeaju ja reetina sõmerrakkudel) on eritrotsüütidega ligikaudu võrdne diameeter (umbes 7 mikronit), suuraju koore eesmises tsentraalkäärus leiduvate Betzi ehk hiidpüramiid-rakkude ja seljaaju mootorsete närvirakkude diameeter ulatub aga kuni 100 mikronini. Ka spinaalsetes ganglionides ulatub mõnede rakkude diameeter kuni 100 mikronini, vegetatiivsetes ganglionides aga 30—50 mikronini. Närviraku suurus sõltub tema jätkete (ja viimaste harguste) hulgast ja pikkusest, vähesel määral ka looma suurusest; nii on hobuse närvirakud üldiselt suuremad hiire omadest ja jätketerikkamad ganglionirakud suuremad väheseid ning lühikesi jätkeid omavatest närvirakkudest.

Samuti on mitmekesine närvirakkude kuju (ovaalne, pirnjas, haruline), mis on tingitud peamiselt rakust väljuvate jätkete kujust ja arvust. Jätkete arvu alusel jagatakse ganglionirakud uni-, bi- ja multipolaarseiks (joonis 104).

Unipolaarsete närvirakkude ovaalsest või pirnjast kehast väljub ainus erutus tsellulifugaalselt (rakust eemale) juhtiv jätke. Siia kuuluvad reetina amakriinrakud ja vähesed närvirakud tsentraalnärvisüsteemis.

Bipolaarsetel närvirakkudel on kaks raku vastaskülgedelt väljuvat jätket. Neist dendriidiks nimetatud haru kaudu kandub erutus rakukehasse ja vastaspoolse haru — neuridi ehk aksoni kaudu rakust välja. Bipolaarseid närvirakke leidub reetinas, haiste-epiteelis (haisterakud) ja sisekõrva vestibulaar- ning spiraalganglionis. Samuti on noorte loomade spinaalganglionirakud bipolaarsed, hiljemini aga lähenevad



Joonis 106. Närvi- (Purkinje) rakk väikeaju koo-
rest. Ulal — dendriitide põõsas, all — rakukeha
koos sellest väljuva niitja aksoni ehk neuroiidiga.
Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

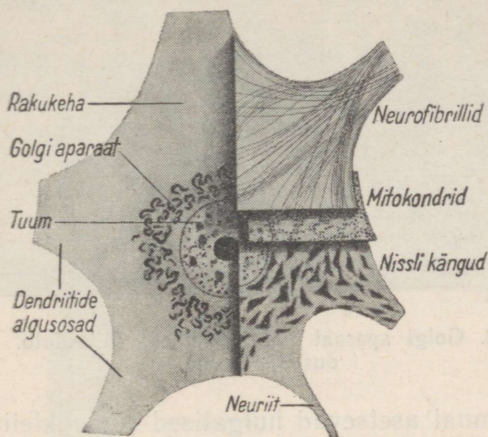
nende jätked üksteisele ja liituvad algusosades, mille tagajärjel dendriit ja neuroit väljuvad siin lühikese ühistüvena. Selliseid ganglionirakke nimetatakse pseudounipolaarseiks.

Enamik närvirakkudest on multipolaarsed. Siinsetest paljudest jätketest juhib ainult üks erutust neuroiidina ehk aksonina tsellulifugaalselt, kuna ülejäänute erutussuund on tsellulipeetaalne (dendriitides). Multipolaarsed närvirakud on polügonaalised, püramiidjad või korrapäratult ovaalsed. Enamikus neist algab neuroit ehk akson kitsa koonusja baasiga, dendriidid aga laiabaasiliselt (joonis 106). Dendriidi ja neuroidi mõiste juurde pöördume allpool veel tagasi.

Närvirakkude struktuur. Peale tuuma ja tavaliste tsüto- (neuro-)plasmasiseste organoidide, mitokondrite, Golgi aparadi ja noortes närvirakkudes leiduva rakutsentri esinevad ganglionirakkudes spetsiifiliste moodustistena neurofibrillid ja kromofiilne substants (joonis 107).

Kerajas või pisut ovaalne, enamasti tsentraalse asendiga tuum esineb närvirakkudes tavaliselt ainsana; üksnes harukord-

selt ja peamiselt vegetatiivsetes ganglionides leidub bi- või multi-nuklearseid närvirakke. Tuumade ekstsentrilist asendit täheldatakse mõningates seljaaju (Clarki samba) rakkudes. Kromatiin-substantsi vähesuse tõttu püsib tuum värvitud närvirakus heleda põisja moodustisena. Tuuma suurus sõltub raku suurusest, mõnevõrra aga ka raku talitlusfaasist. Enamasti leidub tuumas üksainus kerajas oksüfiilne nukleool; harva leidub neid 2 või 3.

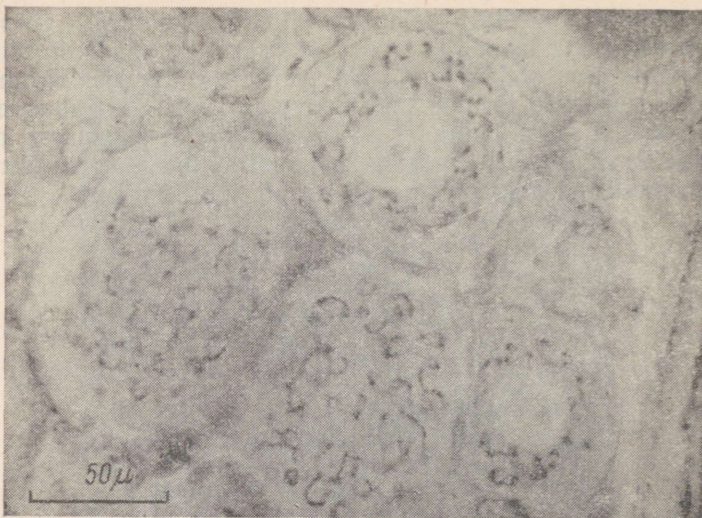


Joonis 107. Närviraku struktuurilised komponendid.

Mitokondrid esinevad dissemineerunuina neurofibrillide ja kromofiilsubstantsi künkude vahel, ulatudes närvirakust ka ta jätketesse. Mitokondrite kuju muutub närvirakkude talitluse ajal. Neuronite suhtelise soikesisundi (metaboolsete protsesside madala taseme) puhul on mitokondrid kepitaolised, kuid füsioloogilise ärrituse korral nad ümarduvad ja muutuvad viimaks rõngakujulisteks. Golgi aparaat esineb enamasti tuuma ümberhaarava (perinuklearse) võrguna (joonis 108), harvemini paikneb ta ekstsentriliselt (tuuma poolkuukujuliselt haarates) või koosneb eraldunud osadest.

Rakutsentrit on täiskasvanud närvirakkudes harva leida ja kui, siis esinevad tsentrioolid siin tavaliselt väändunud niidikeste kujul.

Närvirakkudele on karakterne nende tsütoplasmas leiduv tuumavärvidega (toluidiinsinine, tioniin) värvuv valkainete, glükogeeni ja ribonukleiinhappe kõrval rauda sisaldav tigroid- ehk Nissli substants. See tuumakromatiinile värvuselt lähedane sõmerjas aine on koondunud mitmekujulisteks (enamasti nurgelisteks) ja erineva suurusega künkudeks (Nissli kehad). Elektronmikroskoobis nähtub tigroidsubstants keeruka võrgutaolise moodustisena, endoplasmaatilise retiikulumina (joo-

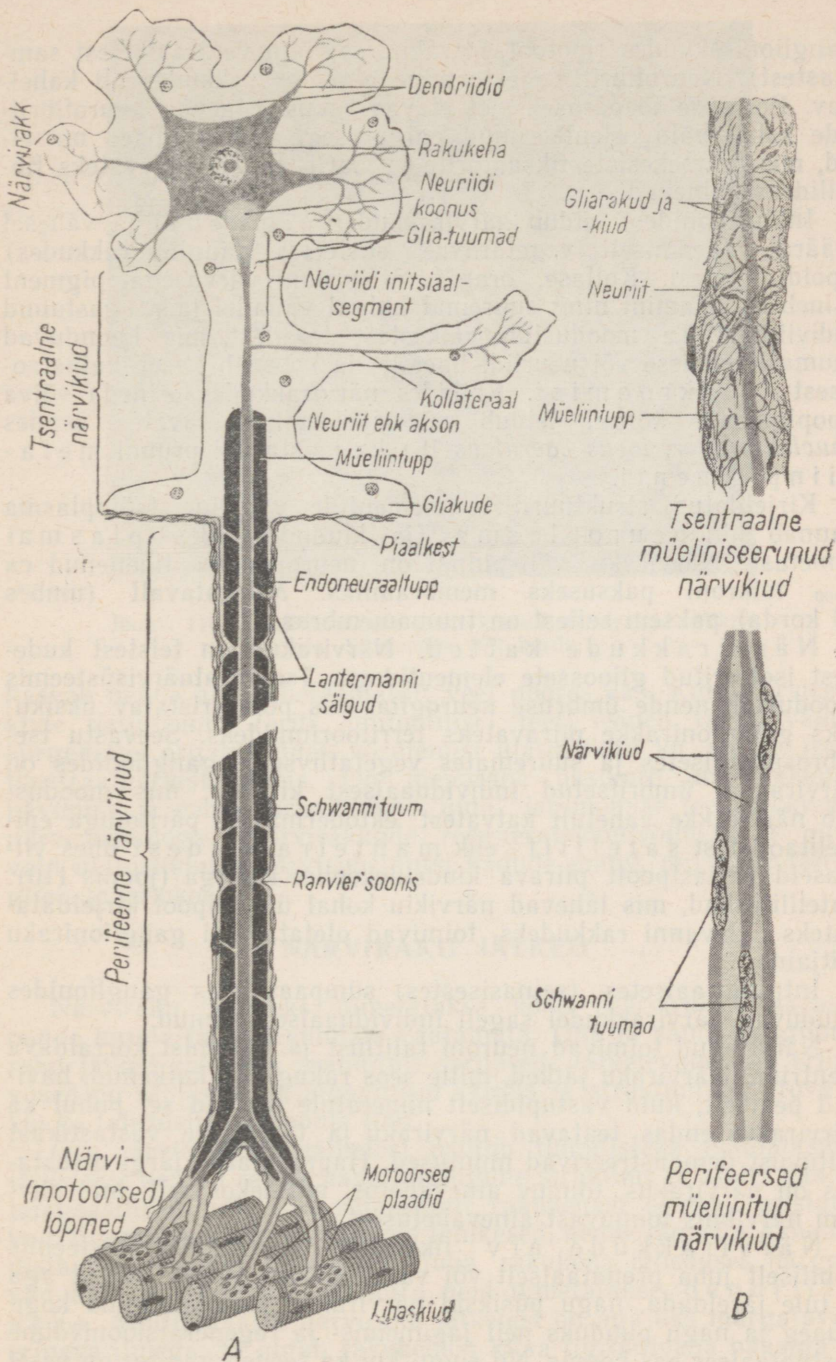


Joonis 108. Golgi aparaat närvirakkudes. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

nis 6), mille pinnal asetsevad hulgalised ribonukleinhapperikkad sõmerad. Närvirakkude kõrval ulatub Nissli substants ka dendriitidesse, kuid neuriit ja ta baas (algkoonus) on alati vabad Nissli künkudest (joonis 109). Tigroidssubstantsi tihe seos raku ainevahetusega nähtub tema hulga erinevusest soikuvast ja pikemat aega töötanud närvirakus; tigroidssubstantsi hulk väheneb pingelise töö korral (lindudel pikka aega kestnud rände ajal) ja võib täielikult kaduda (lahustuda) närviraku või tema jätkete vigastuse (neuriidi läbilõikamise) kui ka teatavate akuutsete põletikkude puhul (k r o m a t o l ü ü s). Samuti väheneb ta hulk inimese või looma raugastuses. Üsna väikestes närvirakkudes (väikeaju terarakud) näib kromofiilne substants puuduvat. Nissli kehakestest põhjustatud rakumustril on teatav konstantsus, mistõttu teda arvestatakse närvirakkude iseloomustamisel ja liigitamisel.

Tigroid, mitokondrid ja tuumake on rikkad ribonukleoproteiidide poolest. Viimaste vahendusel toimub tigroidis ja teistes basofiilsetes struktuurides intensiivne valkainete süntees.

Edasisteks närvirakkudele kui ka nende jätketele spetsiifilisteks struktuurelementideks on neurofibrillid. Tavalistes preparaates püsivad nad maskeerununa, kuid vastava (Cajali, Bielschowski-Gros'i jt.) impregnatsioonimeetodi abil demonstreeerituna näeme neid peente kiukestena, mis läbivad rakukeha mitmesuunaliselt ning ulatuvad siit raku jätketes tungides kuni nende lõppudeni. Närvikiududes on neurofibrillide kulg enam-vähem paralleelne, kuid rakus endas on neurofibrillid üksteisega tihedasti läbi põimunud. Kõige selgemini nähtuvad nad suurtes



Joonis 109. Neuroni (A) ja närvikiudude (B) ehituse skeem. (Maksimovi ja Möllendorffi järgi.)

ganglionirakkudes (motoorsed rakud seljaaju ventraalsetest samastest). Neurofibrillide esinemine elavates rakkudes on kaheldav. Peetakse tõepäraseks, et elavas rakus esinevad neurofibrillide kohal vaid orienteerunud paigutusega kepikujulised mitsellid, mis mitmekesiste fiksaatorite ja CaCl_2 toimel pidevateks fibrillideks ühinevad.

Inklusioonidest leidub närvirakkudes pigmenti ja vähesel määral (peamiselt vegetatiivse süsteemi ganglionirakkudes) lipoiditilgakesi. Kollase, oranži või pruuni värvusega pigment esineb sagedamini ning suuremal hulgal vanadel ja raugastunud indiviididel. Ta moodustub väikestest teradest, mis koonduvad tuuma lähedusse või neuriidi baasile, ja koosneb karotiinainetoolisest lipokroomist. Kõikides närvirakkudes esineda võiva lipopigmenti kõrval leidub närvisüsteemi teatavates osades (*nucleus niger, locus caeruleus* jt.) ka musta või pruuni melanini pigmenti.

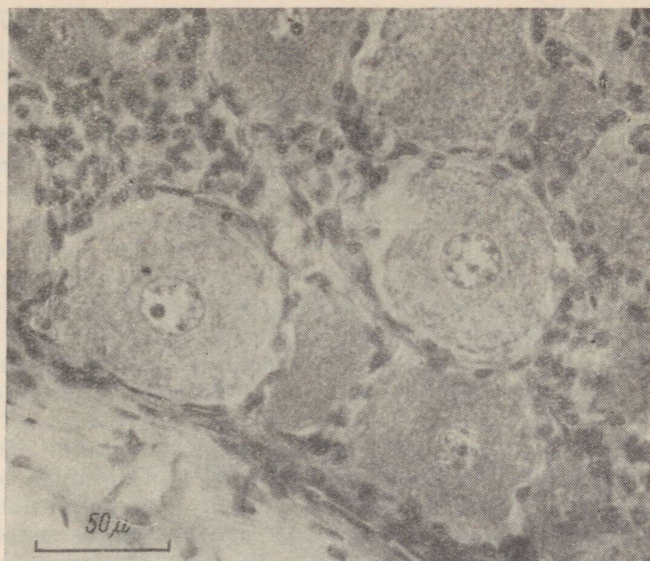
Kirjeldatud struktuuriliste elementide vaheline tsütoplasma kannab siin neuroplasma (ja kiududes aksoplasma) nimetust. Närviraku välispinnal on neuroplasma tihenenud ca $\frac{1}{100}$ mikroni paksuseks membraaniks. Märgatavalt (umbes 10 korda) paksem sellest on tuumamembraan.

Närvirakkude katted. Närvirakud on teistest kudest isoleeritud gliossete elementidega. Tsentraalnärvisüsteemis moodustab nende ümbruse neuroglia, mis pole eristatav üksikuteks ganglionirakke piiravateks territooriumideks. Seevastu tserebrospinaalsetes ja suuremates vegetatiivsetes ganglionides on närvirakud ümbritsetud individuaalsest kihnust, mis moodustub närvirakke vahetult katvatest, ektodermaalse päritoluga epiitelitaolistest satelliit- ehk mantelrakkudest ühes viimaseid väljastpoolt piirava kiudsidekoelise kattega (joonis 110). Satelliitrakud, mis lähevad närvikiu kohal üle allpool kirjeldatavateks Schwanni rakkudeks, toimivad oletatavasti ganglioniraku toitjaina.

Intramuraalsetes (seinasisestes) sümpaatilistes ganglionides puuduvad närvirakkudel sageli individuaalsed kihnud.

Närvirakud toimivad neuroni talitlust ja toitumist korraldava tsentrina. Närviraku jätked, mille seos rakuga on katkenud, hävivad peatselt; kuid vastupidiselt nimetatule tekivad sel puhul ka närvirakus endas teatavad närviraku ja ta jätkete vastastikust sõltuvust demonstreerivad muutused. Hapnikutarbe järgi otsustades on närvirakus toimuv ainevahetus mitmekordselt intensiivsem närvikius toimuvast ainevahetusest.

Närvirakkude arv fikseerub tsentraalnärvisüsteemis põhiliselt juba prenataalselt või varsti pärast sündi. Sellest aga ei tule järeldada, nagu püsiks närvirakud muutumatuina kogu eluaeg ja nagu puuduks neil jagunemis- ja regeneratsioonivõime postnataalses eas hoopis. Nii sugu- kui ka seedeorganites on vast-sündinul täiskasvanuga võrreldes närvirakke veel vähe ja siin



Joonis 110. Satelliitrakkude poolt kaetud närvirakud. Mikrofoto. Suurendus 370 korda.

kasvab nende arv kaheldamatult veel noores eas. Kuid närvirakkude paljunemist (eriti amitootilisel teel) esineb täiskasvanud kõrgematel organismidel võrdlemisi ulatuslikult ka mujal, isegi tsentraalnärvisüsteemis. On tõepärane üksikute närvirakkude hävimine ja nende asendumine uute, jagunemise teel tekkivate närvirakkudega. Närvirakkude regeneratsioonivõimetest ei piisa vaid ulatuslikkude närvisubstantsi kadude puhul, mil haav täitub gliosse armkoega.

NÄRVIRAKU JÄTKED

Närviraku jätketeks nimetatakse kõiki (närviraku) harusid nende kujule ja juhtesuunale vaatamata. Ühe ja sama ganglioniraku jätked pole aga eranditult sarnased. Jätketevahelised erinevused on niihästi morfoloogilised (kujus ja struktuuris peituvad) kui ka talitluslikud (joonis 109).

Osa närvirakkude jätketest osutub tüüpilisteks tsütoplasmajätketeks; neil on rakukehaga ühesugune struktuur ja alates rakust laiabaasiliselt pole nad ruumiliselt rakukehast selgesti eristatavad. Enamasti on sellised jätked lühikesed, nende jämedus kahaneb distaalses suunas kiiresti ja juba rakukeha läheduses hargnevad nad okstetaoliselt, mistõttu neid nimetatakse dendriitideks. Multipolaarse närviraku jätketest on aga üks märgatavalt erineva ilmega; ta algab rakukehast kitsa tigroidivaba baasiga ja kulgeb edasi peene, enam-vähem ühtlase jämedusega kiuna, kandes

neuriiidi ehk aksoni nimetust. Tavaliselt juhivad raku okstekujulisel jätked erutust rakukeha suunas — tsellulipetaalselt — ja niitjas jätk nährvirakust eemale — tsellulifugaalselt. Kuid juhtesuuna korrespondeeruvus jätkete kujuga pole eranditu. Nimelt varustuvad spinaalganglionides leiduvad nährvirakud, mida me oleme eespool pseudounipolaarsetena iseloomustanud, kahe jätkega, milledest üks kannab erutust rakukehasse ja teine tsellulifugaalselt; juhtesuuna erinevusele vaatamata sarnanevad mõlemad jätked teineteisega, meenutades neuriiite. Nagu siit nähtub, pole jätkete morfoloogiline eristamine alati võimalik, mistõttu dendriidi ja neuriiidi mõisteid seostatakse jätketes toimuva erutusjuhte suunaga, nimetades neuriiidiks ehk aksoniks sellist nährviraku jätket, milles erutus kulgeb tsellulifugaalselt, ja dendriidideks tsellulipetaalselt juhtivaid (retseptoorseid) jätkeid.¹

Sellisele füsioloogilisele definitsioonile vastavalt osutuvad spinaalganglionides ja peaaju sensiiblites ganglionides leiduvate nährvirakkude perifeersed jätked dendriitideks ja kesknährvisüsteemi suunduvad neuriiitideks. Iga neuron on varustatud ühe neuriiidiga, kuid dendriidid võivad esineda ka hulganä (multipolaarsed nährvirakud). Unipolaarses nährvirakus puuduvad dendriidid ja bipolaarses ganglionirakkudes leidub ka dendriite ainult üks.

Puuvõrataoliselt hargnevad (morfoloogilised) dendriidid suurendavad nährviraku retseptoorset pinda. Mida ulatuslikumalt alalt pärinevad siia jõudvad impulsid, seda tugevamad ja arvukamad on sageli ka dendriidid. Nende kontakt perifeersemalet asetunud (retseptoorsete) neuronitega teostub tavaliselt väikeste pungakeste ehk gemmulite kaudu, mida dendriidiga ühendab mõnevõrra peenem vars.

Nährviraku kehale lähedal seisev neuriiidi ehk aksoni osa kannab aksoni alg-(initsiaal-)segmenti nimetust. Kaugemal seisvast aksonist erineb ta distaalses suunas kord-korralt aheneva (pikk-koonilise) kujuga ja sellega, et ta pole kunagi kaetud müeliintupegaga. Pärineuriiidiks läheb ta üle selgesti ahenenud ala kaudu, mis on peenem kui ükski teine osa aksoni algsegmentist või tavalisest neuriiidist. Kesknährvisüsteemis võrdub aksoni alg- ehk initsiaalsegmenti pikkus tavaliselt vastava nährviraku keha pikima diameetriga. Funktsionaalselt on ta neuroni osaks, mida ta peenuse tõttu nährviimpulss läbib kõige raskemini; samal ajal on ta kõige tundlikum tema ümbruse keemiliste muutuste suhtes.

Tsütoloogilise ehituse alusel kuulub aksoni initsiaalsegmenti hulka ka neuriiidi algkoonus. Tavaliselt aga iseloomustatakse teda

¹ Esitatud dendriidi- ja neuriiidimõiste füsioloogiline piiriltus on tänapäeval üldisemalt aktsepteeritud. Üksikud autorid seovad aga dendriidi- ja neuriiidimõistet nährviraku jätkete kujuga, nende juhtesuunda arvestamata. Vastavalt sellisele kontseptsioonile on spinaal- ja tserebraalganglionide rakud varustatud kahe neuriiidiga (kaheaksonilised rakud).

närviraku keha osana, kuhu ta topograafilises mõttes ka kuulub. Närvirakust kaugemale ulatuvaid ja enam-vähem ühtlast jämedust omavaid jätkeid nimetatakse närvikiududeks. Viimastena võivad neuriitide kõrval esineda ka dendriidid. Seega ei ühti närviraku jätkete arv närvirakust väljuvate kiudude arvuga; viimaseid on multipolaarsetes närvirakkudes üksainus, kuid spinaal- ja tserebraalganglionides paiknevatest närvirakkudest väljuvad mõlemad jätked (neuriit ja dendriit) närvikiududena. Neuriidid ja dendriidid, kui nad esinevad närvikiududena, ümbritsetakse enamikul nende kulu ulatusel allpool iseloomustatavate katetega, mispuhul nad ise kannavad telgsilindri ehk aksoni nimetust.

Pika neuriitjätkega ganglionirakke nimetatakse pikkaksonilisteks ehk Deitersi-tüübilisteks ja selliseid, mille neuriit lõpeb raku läheduses hargnedes, lühiaksonilisteks ehk Golgi-tüübilisteks. Viimased esinevad seljaaju dorsaalsetes samastes, peaaju koore teatavates kihtides ja silma reetinas ning nende neuriit ei ulatu välja hallainest. Enamik ganglionirakke on pikkaksonilised.

Närvikiu algusosast väljuvaid külgharusid nimetatakse kollateraalideks ja kiu pöösasjaid lõppe telodendro-neiks.

RETSEPTOORSED (MEELE-) RAKUD

Tüüpilistest neuronitest erinevad mitmeti paljudes retseptorsetes organites esinevad rakulised elemendid, mis on kohandunud spetsiaalsete ärrituste vastuvõtuks. Siia kuuluvad närvilõpmete gliosse päritoluga spetsiaalarakud, kepp- ja kolbrakud silmas, haistmisrakud, maitsmisrakud ja sisekõrva karvarakud. Mainituist seisavad genesilt, ehituselt ja talitluselt neuronitele kõige lähemal valguse ja lõhnade retsipeerimiseks kohanenud rakud. Nad on heteropolaarsed moodustised, mille tuumapealne tsütoplasmaaline osa on kohandunud ärrituse vastuvõtuks, subnukleaarne niitjas jätke aga (närvikiuna) tekkinud erutuslaine ehk impulsi edasijuhtimiseks. Koos enamikuga neuronitest arenevad nad otseselt embrüonaalajust ja, olles retseptoorsetena pärandatud selgrootutelt esivanematelt, kuuluvad nn. ürgsete ehk primaarsete meelerakkude hulka.

Maitsmis- ja kuulmis-tasakaaluorganite retseptoorsetel rakkudel puudub tsentraalne jätke, nad on gliosse päritoluga ega ole arenenud embrüonaalsest ajast, vaid erilaadsetest ektodermaalistest paksenditest, plakoididest. Retseptoorne talitus on neil välja kujunenud alles selgroogsete liinis (sekundaarsed meelerakud). Tekkinud erutus antakse siin edasi tüüpilise neuronid jätketele, mis ümbritsevad sekundaarset meelerakku. Samasugune on lugu organismis hajutatud interoretseptorites leiduvate spetsiaalarakkudega, mis on arenenud embrüonaalsest Schwanni gliast (vt. allpool) ning mis on retseptoorse funkt-

siooni omandanud samuti sekundaarselt. Need mitmekujulised rakud on struktuurilt teiste meelerakkudega võrreldes kõige lihtsamad.

Peetakse võimalikuks, et teatavapiiriline retseptsioonivõime esineb ka tavalistel keharakkudel, kuigi neuronite aferentsete jätke lõpposadele (nn. vabadele lõpmetele) omistatakse otsest retseptsioonivõimet.

NEUROGLIA

Närvirakke ja nende jätkeid ümbritseb vahetult spetsiaalne, neurogliaks nimetatud koeliik. Selle elemendid moodustavad tsentraalnärvisüsteemis strooma (vahekoe) ja ümbritsevad perifeerses närvisüsteemis närvirakke ning närvikiude. Geneetilise, morfoloogilise ja funktsionaalse seose tõttu närvisüsteemiga vaadeldakse neurogliaat närvikoe juurde kuuluvana.

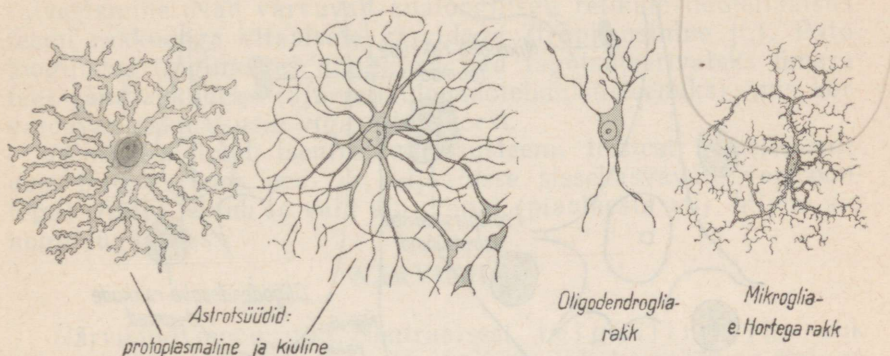
Neuroglia ülesanded on mitmekesised. Ta toimib närvisüsteemis toetus- ja isolatsioonikoena, täites neuronitevahelist ruumi, sidudes neuroneid isekeskis ja isoleerides neid lähedasest sidekoest gliarakkude harudest või kiududest moodustatud tihedate piirimembraanide (*membranae limitantes gliae*) kaudu. Samuti on neuroglia oluliseks ülesandeks närvikoe toitmine ja osavõtt ainevahetusest. Peale selle kaitseb neuroglia närvisüsteemi fagotsütoosi abil, asendab kaotsiläinud ajusubstantsi ja mõjustab kaudselt ka närvirakkude spetsiaalset talitlust. Teatavates kohtades näib neuroglia esinevat sekretoorse funktsiooni kandjana ja tserebrospinaalvedeliku produtseerijana (soonpõimiku epiteel). Ärrituse juhtimise võime neuroglial puudub.

Neuroglia eristatakse ajuvatsakesi ja seljaaju tsentraalkanalit vooderdavate endüümi, ajusubstantsisest makrogliaat ja (oletatavasti) mesenümaalse päritoluga mikrogliaat. Makroglia jagatakse omakorda astrogliaaks ja oligodendrogliaaks. Mikroglia ilmub tsentraalnärvisüsteemi alles pärast seda, kui siia on sisse kasvanud veresooneid.

Ependümirakkudest koosnev endüüm katab epiteelitaolise kihina seljaajukanali ja ajuvatsakeste vastu ulatuvat tsentraalnärvisüsteemi pinda. Kõrgprismaliste rakkude vaheruumid eralduvad tserebrospinaalvedelikuga täitunud kanaleist sulgeliistude kaudu ja rakkude vaba pind kattub seljaajus ning enamikus ajuvatsakesi piiravais osades liikuvate ripsmetega, mis rakkude pinna läheduses algavad punktikujuliste basaalkhakestena. Kuigi endüüm näib tavalistes mikropreparaatides epiteelitaolisena, ei ole endüümirakkudel vastandina epiteelirakkudele kõigis esinemispaikades ometi selget basaalist piirjoont (ega basaalembraani), vaid nad ulatuvad rakubaasist algava peene, impregneerimise teel demonstreeritava jätke kujul sügavale ajusubstantsi. Tähendatud jätke puudub üksnes kohtadel, kus neuraaltubi sein on püsinud primitiivsena, kihistumatuna; sellist endüümi erivormi leiame

ajuvatsakestes paiknevate soonpõimikute (*plexus chorioidei*) epi-
teelina.

Ependüümi bioloogiline tähtsus ehk tema funktsioon on täna-
seni selgitamata. Talle on omistatud sekretoorset talitlust, teiselt
poolt osavõttu liikvori resorbeerimisest, aju toitmisest ja tserebro-
spinaalvedeliku edasitoimetamisest ripsliikumise kaudu. Varasemat
arvamust tema peamisest toetusfunktsioonist ei peeta enam keh-
tivaks.



Joonis 111. Gliarakkude liigid. (Rio-Hortega järgi.)

Astroglia esineb ajusubstantsi sees. Sellest koeliigist leiame tavalise värvimise puhul üksnes tuumi ja vähest hulka perinukleaarset plasmat (joonis 111), kuid spetsiaalse glia värvimise korral esinevad siinsed rakkelemendid varustatuina erineva hulga mitmekujuliste jätketega. Viimaste kaudu seosuvad astrotsüüdid tihedasti niihästi isekeskis kui ka vere-
soontega.

Astroglia moodustavad astrotsüüdid jagatakse spetsiaalsete meetodite varal demonstreeritavate gliakiudude esinemise või puudumise alusel protoplasmalisteks ja kiulisteks. Peamiselt hallainesse koondunud protoplasmalistel astrotsüütidel on ümar-ovaalne, teistest gliarakkudest (oligodendrotsüütidest ja mikroglia) suurem tuum (joonis 112) ja granuleerunud tsütoplasma, mis on enamikus koondunud raku arvukaiks ja mitmeti hargnevaiks jätkeiks. Protoplasmaliste (samuti nagu kiuliste) astrotsüütide jätked on tihe-
dalt seotud verekapillaaridega, millele nad kinnituvad plaatja ja-
laga.

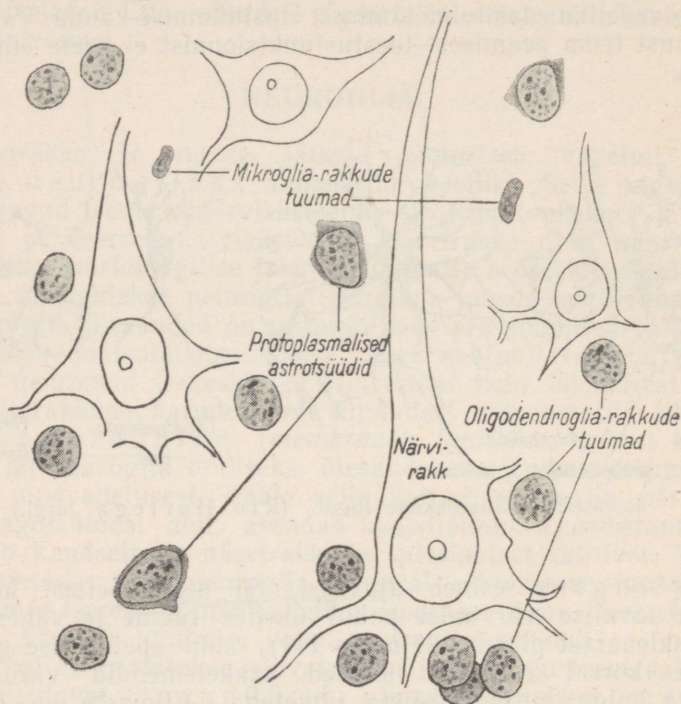
Kiulisi astrotsüüte leidub peamiselt valgeaines; protoplasmalistest erinevad nad gliakiudude sisalduse kõrval pikkade, kuid peente ja vähe hargnenud jätketega. Gliakiud ulatuvad siin katkestamatult ühest rakuterritooriumist teise.

Toetusfunktsiooni kõrval omistatakse astrogliale osavõttu ko-

neuroglia a ependüüm - astroglia (protoplasmaline) - mikroglia
püriinambleraan makroglia - oligodendroglia

lesteriini ainevahetusest vere ja närvikoe vahel ja samuti teatavamääralist sekretoorset talitlust.

Tsentraalnärvisüsteemi vigastuse või degeneratsiooni korral astrotsüüdid paljunevad amitootiliselt ja moodustavad vigastuspaigas glia-armkoe.



Joonis 112. Inimese ajukoore gliarakud lõikepreparaadis.
(Möllendorffi järgi.)

Oligodendrogliaat moodustavatel oligodendrotsüütidel on samuti ümar-ovaalne, kuid väiksem tuum, vähene tsentraalne tsütoplasmamass ja vähesed ning vähe hargnevad jätked. Tavalistes mikropreparaatides jääb nende tsütoplasma värvumatus tõttu nähtamatuks. Nad esinevad niihästi aju hall- ja valgeaines kui ka perifeerses närvisüsteemis, olles siin tihedas seoses närvirakkude, nende jätkete ja telgüidiga. Närvirakkude ümber rakulist kihnu moodustades kannavad nad satelliitide ehk mantelrakkude nimetust ja närvikiududes on nad tuntud Schwanni rakkudena. Ka mitmetes närvilõpmetes leidub gliosse päritoluga rakke, mis geneetiliselt kuuluvad oligodendroglia hulka. Närvisüsteemi eri osades valmistavad oligodendrogliaarakud lipoidainet — müeliini, mis aitab kaasa närviimpulsi isoleeritud juhtimisele. Oligodendroglial

on oluline tähtsus neuronite toitmises. Samuti on nad olulised närvide regeneratsiooniprotsessides.

Tsentraalnärvisüsteemis kõikjal (kuid rikkalikumalt hallaines) hajutatult leiduvad mikroglia- ehk Hortega rakud (mikrogliotsüüdid) on piklikud, teiste rakutüüpide tuumadest väiksemate ja tugevasti värvuvate ovaalsete tuumade ja vähese tsütoplasma. Rakust väljuvad vähesed, ent rikkalikult hargnenud ja väänvalt kulgevad ogastunud jätked. Mikrogliaarakkudele on omane rasva, raua, glükogeeni ja teiste ainevahetusproduktide salvestamine. Nad värvuvad analoogiliselt retikuloendoteliaalsüsteemi rakkudega vitaalsete värvidega (trüpaansinine jt.). Patoloogilistes tingimustes muutuvad nad fagotsüteerivateks ümarateks rändrakkudeks (aju retikuloendoteliaalsüsteemiks), mis kõrvaldavad rakurususid vigastatud koest.

Mikroglia ilmub tsentraalnärvisüsteemi teistest gliaelementidest hiljem (koos pea- ja seljaajusse sissekasvavate veresoontega). Algul leidub ta vaid aju pinnal (piaalkesta all), hiljem aju kogu sügavuses.

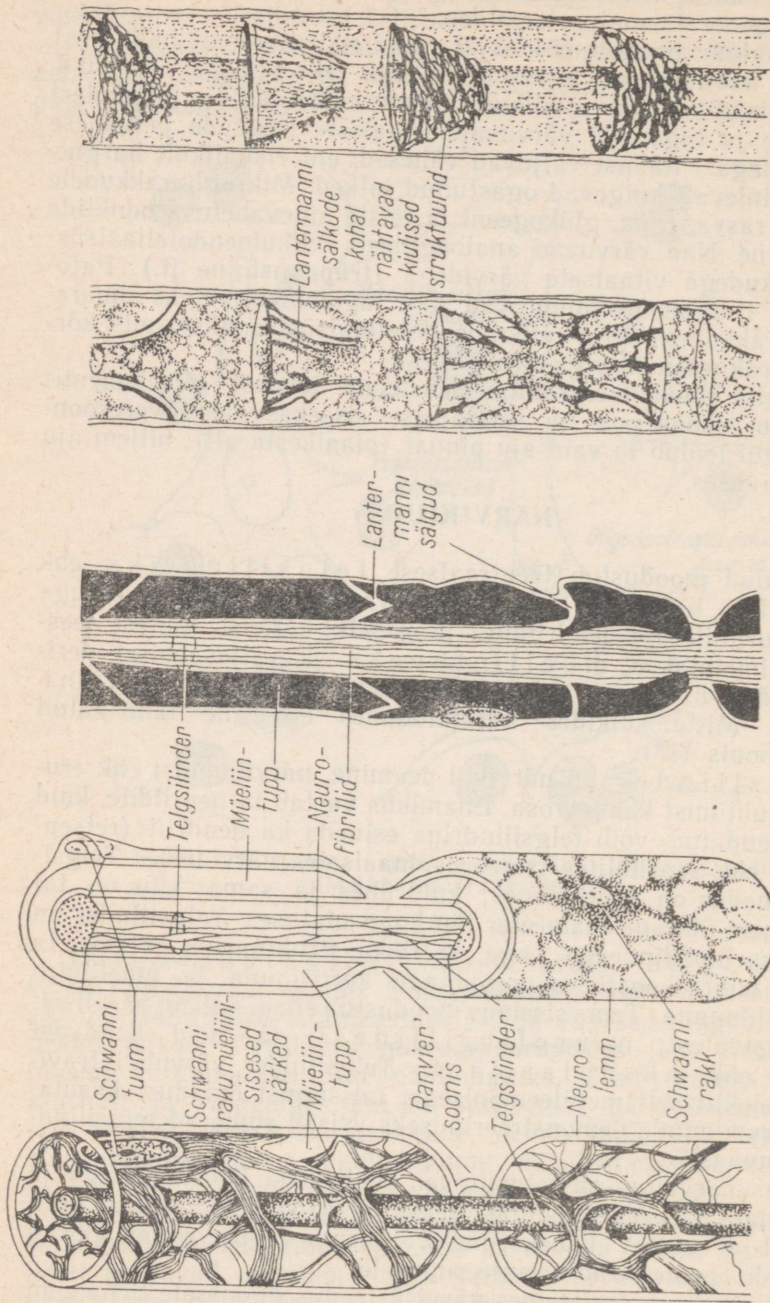
NÄRVIKIUD

Närvikiud moodustub tsentraalsest telgsilindriks ehk aksoniks nimetatud osast (mis vastab korrapärase kuluga pikale neuriidile või dendriidile) ning selle katteist, millest seespoolset nimetatakse müeliintupeks ja väljaspoolset perifeerses närvisüsteemis neurolemmiks ehk Schwanni tupeks. Mitte kõikides närvikiududes ei esine tähendatud katted (joonis 113).

Telgsilinder on närvikiu peamine, närviimpulsi ehk erutuslaine juhtimist kandev osa. Enamikus vastab ta neuriidile, kuid nagu tähendatud, võib telgsilindrina esineda ka dendriit (retseptorsetes ehk sensibiiltes tserebrospinaalsetes närvides). Telgsilindri jämedus on kiuti erinev, kuid ühes ja samas kius on tal enam-vähem ühtlane diameeter kiu kogu ulatuses. Telgsilinder on korrapäraselt silinderjas, aga veerikka struktuurina leiame ta ristlõike mikroskoopilises preparaadis kortsununa ja müeliintupest eemaldununa. Tema sisemus moodustub enam-vähem paralleelselt kulgevatest neurofibrillidest ja neid kandvast neuro- ehk aksoplasmast. Telgsilinder värvub intravitaalselt elektiivselt metüleensinisega, missugust omadust kasutatakse närvikiudude demonstreerimiseks. Nissli sõmerad telgsilindris puuduvad.

Elavas närvikius on telgsilinder poolvedela konsistentsiga ja võib voolata kiu ühest paigast teise. Polarisatsioonoptilise uurimise teel avastatav kahekordne valgusmurdumus osutab aksoni molekulide reguleeritud orienteerumisele.

Müeliintupp on perifeerses närvisüsteemis gliossete Schwanni rakkude produkt; ta moodustub müeliiniks nimetatavast lipoid-



Joonis 113. Müeliniseerunud närvikiudude ehituse skeemid (A, B) ja nende pikilõikude pilt erinevate histotehniliste meetodite korral (C, D ja E). (Nemilovi, Cajali jt. järgi).

substantsist. Analoogiliselt teiste rasvainetega mustub müeliintupp osmiumtetroksüüdi lahuses ja muutub seejuures alkoholis vähem lahustuvaks.

Müeliintupp ei moodusta telgsilindri pidevat katet, vaid ta on perifeerses närvisüsteemis (närvides) Ranvier' soonisteks nimetatud sügavate ringvagude kaudu üksteisest isoleeritud interannulaarsegmentideks ehk internoodiumideks jagatud. Viimaste pikkus ulatub 50 mikronist kuni 1 mm-ni. Jämedates kiududes on müeliinsegmentid pikemad kui peenemates; samuti lühenevad segmentid närvikiudude distaalses osades. Üldiselt on suurus, mis saadakse internoodiumide millimeeterpikkuse jagamisel närvikiu mikronjämedusega, 0,1 kuni 0,315. Ranvier' sooniste kohal puudub telgsilindril müeliinkate täiesti ning siin ulatub neurolemm vahetult vastu telgsilindrit. Närvikiu hargnemine toimub üksnes sooniste kohal. Igale internoodiumile vastab üks Schwanni rakk.

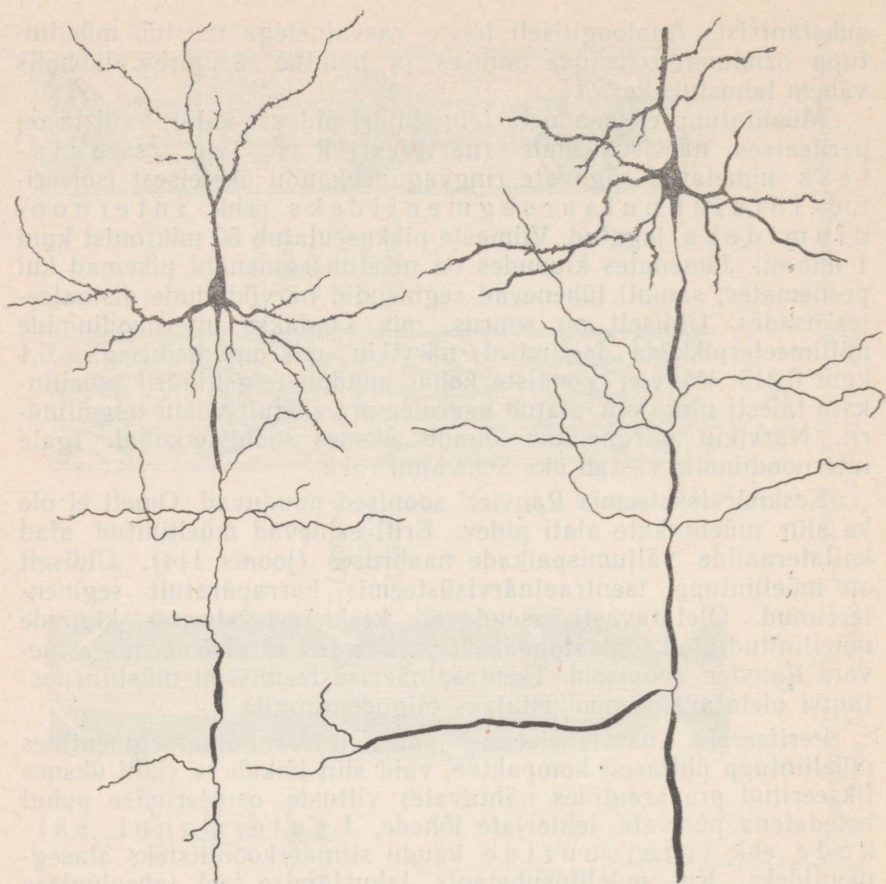
Kesknärvisüsteemis Ranvier' soonised puuduvad. Ometi ei ole ka siin müeliinkate alati pidev. Eriti esinevad müeliinitud alad kollateraalse väljumispaikade naabruses (joonis 114). Üldiselt on müeliintupp tsentraalnärvisüsteemis korrapäratult segmenteerunud. Oletatavasti asendavad kesknärvisüsteemis kiudude müeliinitud alad funktsionaalselt perifeerses närvisüsteemis esinevaid Ranvier' sooniseid. Tsentraalnärvisüsteemis on müeliinsubstantsi oletatavaks moodustajaks oligodendroglia.

Perifeerses närvisüsteemis pole interannulaarsegmentides müeliintupp ühtlaselt kompaktne, vaid siin lõikub ta (küll üksnes fikseeritud preparaatides nähtavate) viltuste, osmeerimise puhul heledatena püsivate lehterjate lõhede, Lantermanni sälkude ehk intsisuuride kaudu silinderkoonilisteks alasegmentideks. Kui müeliinsubstants lahustamise teel (absoluutses alkoholis keetmisel) kõrvaldada, jääb internoodiumi kohale võrkjas, seedenõredes raskesti lahustuv moodustis neurokeratiin-võrk, mis eriti Lantermanni sälkude kohal esineb tihenenult (joonis 113 D ja E). Sellel võrgul on sarnasus Schwanni rakkude müeliinisisese tsütoplasmalise võrguga, mis on demonstreeritav teatava värvimismeetodi abil (joonis 113, A).

Elektronmikroskoopiliste uurimisandmete põhjal moodustub müeliintupp kontsentristest lipoid- ja valkainete kihtidest paksusega umbes 180 Å; sellest moodustab valgukihi paksus umbes 30 Å. Lipoidide ja valkude molekulid paiknevad mainitud kihtides radiaalselt, s. o. närvikiu välispinna suhtes perpendikulaarselt.

Närvikiudude müeliniseerumise protsess algab suhteliselt hilja ja lõpeb alles mõne aja järel pärast sündi. Tsentraalnärvisüsteemi kiudude eri koondiste müeliniseerumine toimub eri aegadel. Üldiselt loetakse siin närvikiudude müeliniseerumist nende funktsionaalse küpsuse tunnuseks.

Müeliinkattele omistatakse isoleerivat talitlust; tema üksikasja-



Joonis 114. Müeliintupe katkendlikkus noore hiire tserebraalkorteksi püramiid-rakkude aksonites. (Hsiang-Tung Changi järgi.)

lisem füsioloogiline tähtsus aga ei ole veel tänaseni selge. On vaid teada, et müeliniseerunud närvikiud juhivad erutust kiiremini kui müeliinitud närvikiud.

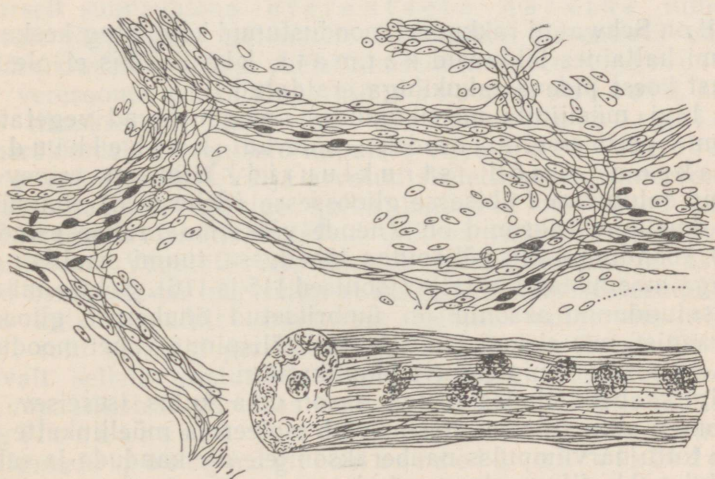
Ranvier' sooniseid peetakse telgsilindri toitumispaikadeks; teiselt poolt nähakse neis neurolemmi reservkurde, mis närvikiudude pingutamisel kaovad. Edasi väidetakse Ranvier' sooniste kohta, et nad tõkestavat müeliini liikumist ning tagavat seega müeliini struktuuri püsivust.

Schwanni rakud ja neurolemm. Perifeerses närvisüsteemis katab telgsilindrit selle kogu ulatuses õõneslülide kujul gliosse päritoluga (oligodendroglia hulka kuuluvad) Schwanni rakud; nende tsütoplasma tihenenud väliskiht moodustab ümbritseva sidekoe piiril neurolemmiks nimetatava katte. Lameda käävja tuuma kõrval sisaldavad Schwanni rakud tavalisi

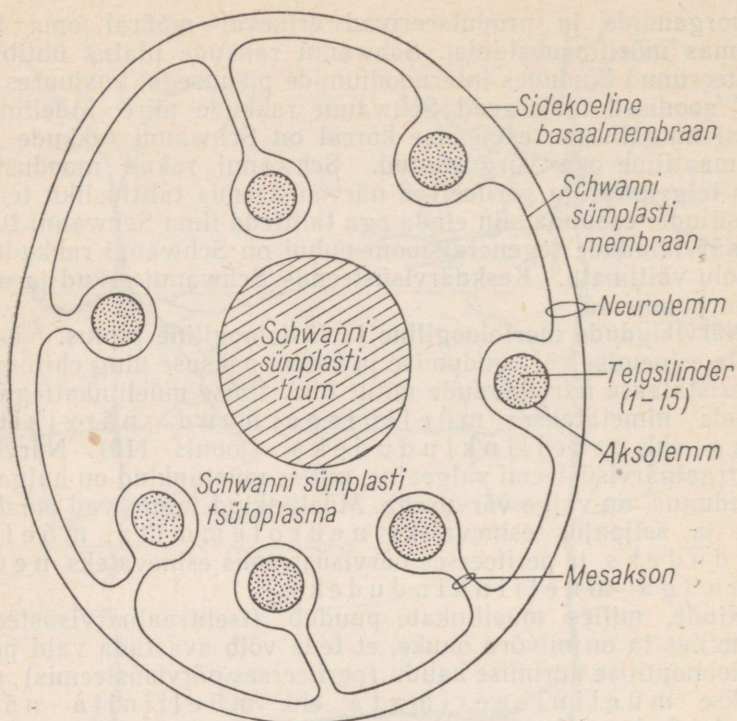
rakuorganoide ja produtseerivad erineval määral oma tsütoplasmas müeliinsubstantsi. Schwanni rakkude ulatus ühtib segmenteerunud kiududes internoodiumide pikkusega, kusjuures Ranvier' soonised tähistavad Schwanni rakkude piire. Müeliinsubstantsi hulgalisema esinemise korral on Schwanni rakkude endoplasmaatiline osa võrgustunud. Schwanni rakud moodustavad koos telgsilindriga perifeerses närvisüsteemis talitlusliku terviku: telgsilinder ei suuda siin elada ega talitleda ilma Schwanni tupeta. Ka närvikiudude regeneratsiooni puhul on Schwanni rakkude olemasolu vältimatu. Kesknärvisüsteemis Schwanni rakud ja neurolemm puuduvad.

Närvikiudude morfoloogiline ja füsioloogiline jaotus. Närvikiu katete esinemise või puudumise ja katete paksuse ning ehituse alusel eristatakse närvikiudude mitut liiki. Ilmse müeliinkattega närvikiude nimetatakse müeliniseerunud närvikiududeks ehk müeliinkiududeks (joonis 110). Närvid ja tsentraalnärvisüsteemi valgeaine, milles müeliinkiud on hulgaliselt koondunud, on valge värvusega. Müeliinkiud jagunevad omakorda pea- ja seljaajus esinevateks neurolemmita müeliinkiududeks ja perifeerses närvisüsteemis esinevateks neurolemmiga müeliinkiududeks.

Kiude, milles müeliinkate puudub (tsentraalnärvisüsteemis) või milles ta on niivõrd õhuke, et teda võib avastada vaid polarisatsioonoptilise uurimise kaudu (perifeerses närvisüsteemis), nimetatakse müeliniseerimata ehk müeliinita närvikiududeks. Nende hulgas eristatakse Remaki kiudude n a selliseid (erinevates närvides leiduvaid) kiude, mille telg-



Joonis 115. Kaabli tüüpi närvikiudude põimik (üleval) ja kaabelkiudude üksik tüvi aksiaalselt paiknevate Schwanni tuumadega (all). (Stõhri ja Radostina järgi.)



Joonis 116. Kaabelkiu ehk polüaksonaalse struktuuri ristlõige. Telgsilindrid asetsevad ekstratsellulaarselt.

silindril on Schwanni rakkudest moodustunud kate, ning kesknärvisüsteemi hallaines leiduvaid k a t m a t a kiude, mis ei ole ümbritsevast koest pideva rakukihiga eraldatud.

Eri liigi müeliinita närvikiududest moodustavad vegetatiivse süsteemi perifeersetes osades esinevad kaabelkiud ehk polüaksonaalsed struktuurid. Siin on erinev arv aksonid sulundunud ühisesse gliossesse (Schwanni) süntsüütimisse, kusjuures aksonid on (nende väiksemaarvulise esinemise korral) koondunud kiu välispinna lähedusse, tuumi sisaldav sümplast aga moodustab kiu telje (joonised 115 ja 116). Schwanni sümplasti sulundunud aksonid on ümbritsetud õhukesest gliossest membraanist, mis aksoni ja kaabelkiu välispinna vahel moodustab mesaksoniks nimetatava duplikatuuri.

Kuigi kaabelkiududes on iga akson oma kulus iseseisev, peetakse ometi võimalikuks, et siin võib isoleeriva müeliinkatte puudumise tõttu närviimpulss naaberaksonitele üle kanduda ja sel teel hajutatuks ehk difuusseks muutuda.

Müeliinkiidude edasist jaotamist teostatakse nende diameetri alusel (jämedad, vahepealsed ja peened müeliinkiid), ning Ran-

vier' sooniste ja Lantermanni sälkude esinemise või puudumise, ilmekuse jne. alusel. Müeliinita kiudude jaotuse puhul arvestatakse ka Schwanni rakkude tuumade kuju (ovaalsed, käävjad).

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 kuni 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 reeglina müeliniseerunud. C-kiud on müeliinitud või üksnes väga nõrgalt müeliniseerunud, mistõttu nende diameeter ei ületa 2 mikronit. Sellised kiud, mille juhtekiirus ei ületa 2 m sekundis, leiduvad eeskätt vegetatiivse süsteemi postganglionaarsetes närvides.

Niihästi perifeerses kui ka tsentraalses närvisüsteemis võivad kõrvuti või lähestikku asetseda väga erineva diameetriga närvikiud. Nii ulatub inimese seljaaju valgeaines müeliinkiudude diameeter 1 mikronist 21 mikronini, kusjuures ligi $\frac{2}{3}$ kõigist müeliinkiududest on siin 1- kuni 3-mikronise diameetriga.

NÄRVID

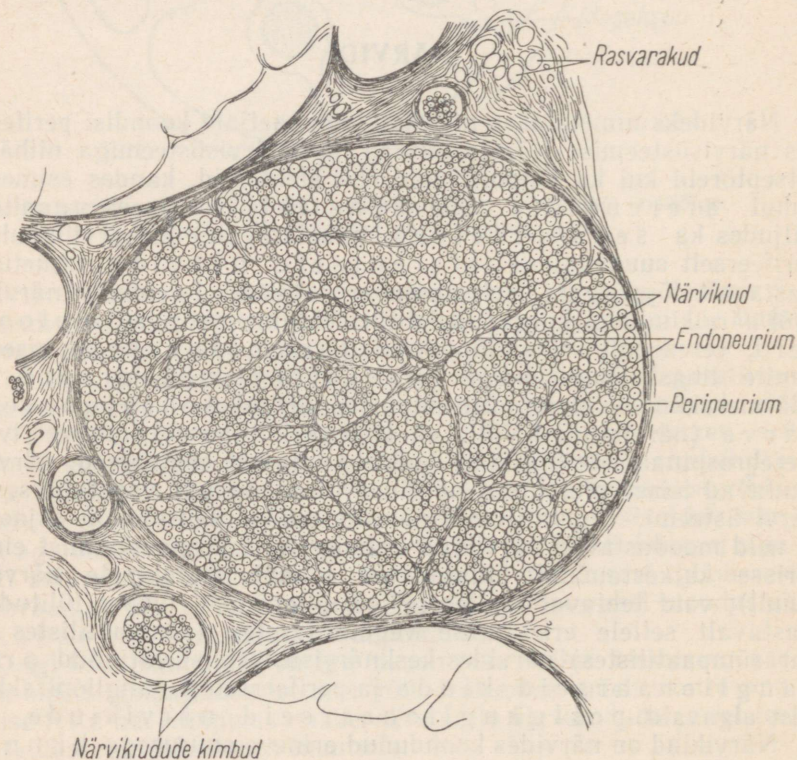
Närvideks nimetatakse närvikiudude paeljaid koondisi perifeerses närvisüsteemis. Närvid seovad kesknärvisüsteemiga niihästi retseptoreid kui ka lõpporganeid ehk efektoreid, kandes esimesel puhul aferentsete ehk sensiiblite (meeleorganitest väljudes ka sensoorseteks nimetatavate) ja närviimpulssi perifeerselt suunavatena eferentsete närvide nimetust. Vastavalt lõpporgani iseloomule eristatakse eferentsete närvide (või närvikiudude) hulgas skeletilihaseid innerveerivaid motoorseid, veresoonte seinas lõppevaid vasomotoorseid, siseorganite lihaskestasse kulgevaid vistseromotoorseid ja näärmärakudele eferentseid impulsse viivaid sekretoorseid närve (närvi kiude). (Välja arvatud skeletilihaseid innerveerivad tserebrospinaalsete närvide hulka kuuluvad motoorsed närvid) Kuuluvad teised eferentsed närvid (või närvikiud) vegetatiivsesse närvisüsteemi. Vegetatiivsete närvide omapärasuseks on asjaolu, et neid moodustavad närvikiud ei kulge kesknärvisüsteemist efektorisse katkestamatult (nagu see toimub motoorsete närvide puhul), vaid teataval perifeersel ganglionirakul ümber lülitudes. Vastavalt sellele eristatakse vegetatiivsetes (sümpaatilistes ja parasümpaatilistes) närvides kesknärvisüsteemist väljunud preganglionaarsete kiude ja perifeerestest ganglionirakudest algavaid postganglionaarsete närvi kiude.

Närvikiud on närvides koondunud erineva suurusega kimpu dek s, kusjuures ühes ja samas kimbus võivad esineda väga erineva suurusega, erineva ehitusega, erineva juhtesuunaga ja erine-

vatest paikadest algavad või lõppevad närvikiud. Kimpude arv sõltub enamikus närvi jämedusest. Hoopis väikesed närvid koosnevad ühest kimbust. Üldiselt vähenevad kimpude arv ja suurus perifeeria suunas.

Närvikiud ei moodusta kogu närvi ulatuses isoleeritud rühmitust (nagu traadid elektrikaablis), vaid nad muudavad korduvalt oma asendit üleminekul ühest kimbust teise. Sama kehtib ka kimpude kohta: korduvate anastomooside moodustamise ja taaslahkumiste näol muutuvad kimpude arv, suurus ja iseloom närvis suhteliselt lühikeste (sentimeetriste) distantside tagant. Ka võivad eri indiviidide ühenimelised ja väliselt sarnased närvid histoloogilise ehituse osas üksteisest märgatavalt erineda.

Närvikiibus on üksikiud isekeskis seostunud endoneuriumiks nimetatava sidekoe kaudu (joonis 117). Endoneuriumi fibroblaste sisaldav kollageenkiuline võrk läheb närvikiu vastas üle närvikiudu vahetult ümbritsevaks Henle tupeks, mis koosneb longitudinaalselt paigutatunud jämedamate kollageensest kiududest. Üksikkimpe ümbritseb lamellaarse ehitusega perineurium; selle välimised õhikud moodustuvad homogeenses



Joonis 117. Osa tserebrospinaalnärvi ristlõikest.

põhiaines asetsevatest jämedates piki kulgevatest või ristuvatest kollageensetest kimpudest ja sidekoerakkudest. Seespoolsetes lamellides mainitud kiud kord-korralt õhenevad. Perineuriumi sise-pinda katavad endoteelitaolised lamedad rakud ning perineuriumi ja närvikimbu vahele jääb sageli kapillaarne perineurium. Üksikute põrkade kaudu seostub perineurium endoneuriumiga. Epineuriumiks nimetatakse kohev sidekude, mis katab kogu närvi väljast ja seob kimppe üksteisega, moodustub longitudinaalselt kulgevatest kollageensetest ja elastsetest kiududest (ja sidekoerakkudest), mis koos analoogiliste perineuriumi kiududega tõkestavad närvide venitumist.

Mainitud närvikatted on seoses kesknärvisüsteemi kestadega, kusjuures piiale vastab endoneurium, arahnoidkestale perineurium ja duurale epineurium. Subduraal- või subarahnoidaalruumidesse süstitavad värvilahused kanduvad üle vastavates kestades paiknevatesse ruumidesse perifeersetes närvides, ja vastupidi. Ka teatavad bakterid, viirused ja toksiinid võivad närvide kaudu toimival levikul kasutada samu teid liikvorisse jõudmiseks.

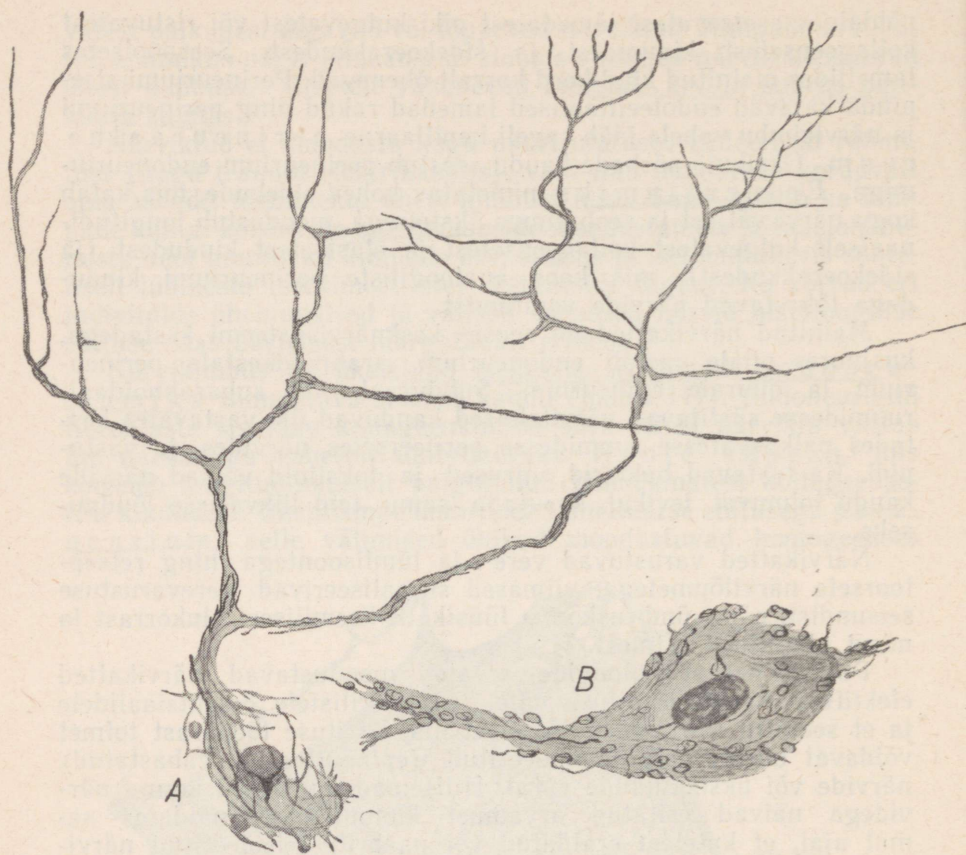
Närvikatted varustuvad vere- ja lümfisoontega ning retseptoorsete närvilõpmetega; viimased signaliseerivad verevarustuse seisundist, närvi ümbruskonna füüsikalise-keemilisest olukorrast ja närvi pingutuse astmest.

Paljude neurofüsioloogide arvates moodustavad närvikatted efektiivse barjääri difusioonile ja elektrilistele potentsiaalidele ja et seetõttu testlahuste või elektrilise ärrituse tõepärast toimet võidavat uurida vaid denudeeritud (epineuriumist vabastatud) närvide või üksikkiudude varal. Hilisemad uurimised konna närvidega näivad esitatud arvamust kummutavat, näidates samal ajal, et katetest eraldatud või naabritest isoleeritud närvikiud ei ole üldse enam suutelised normaalseks reageerimiseks.

NEURONITE OMAVAHELINE SEOS. SÜNAPSID

Kõik närvikoe rakulised elemendid seostuvad isekeskis; üksikult esinevaid või üksikult talitlevaid neuroneid organismis ei ole. Seejuures puudub neuronite vahel kontinueeriv protoplasmaline seos ja neuronid seostuvad isekeskis vaid sünapside ehk puutekontaktide kaudu. Eristatakse sünapside kolme põhivormi: 1) aksonisomaatilist ehk perikorpuskulaarset sünapsi, 2) aksondendriidilist ehk paradendriidilist sünapsi ja 3) akrodendriidilist sünapsi.

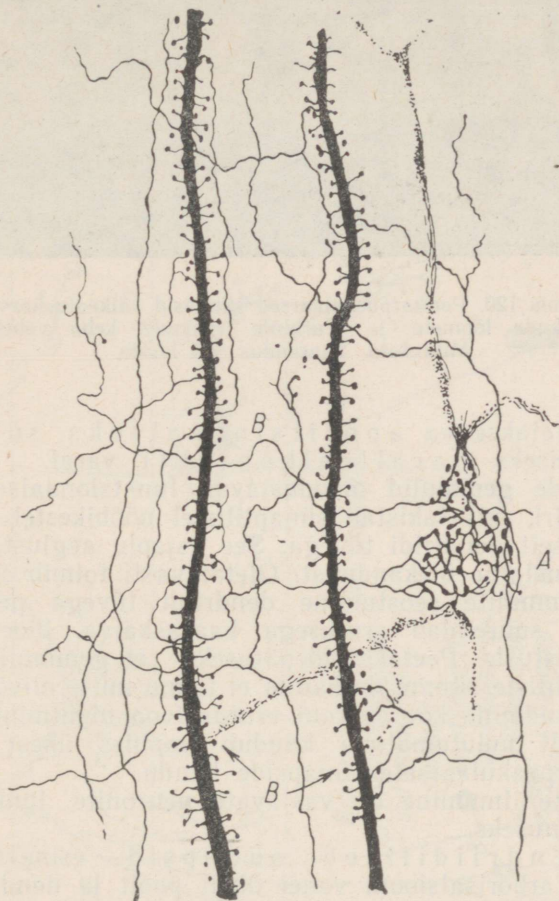
Aksonisomaatilises ehk perikorpuskulaarses sünapsis teostub kontakt ühe neuroni aksonjätke lõppjalakeste ehk neuropoodiumi ja teise neuroni keha (soma) või dendriitide püngakesteta algusosade vahel (joonis 118, B). Lõppjalakesed on enamasti kas nõöbi-, öösi- või kolvikujulised ja



Joonis 118. Interneuronaalsete sünapside vorme (Bielschowsky järgi):
A — Purkinje rakkude dendriitide väänkiudude vaheline paralleelkontakt;
B — öösikujulised aksonsomaatilised sünapsid.

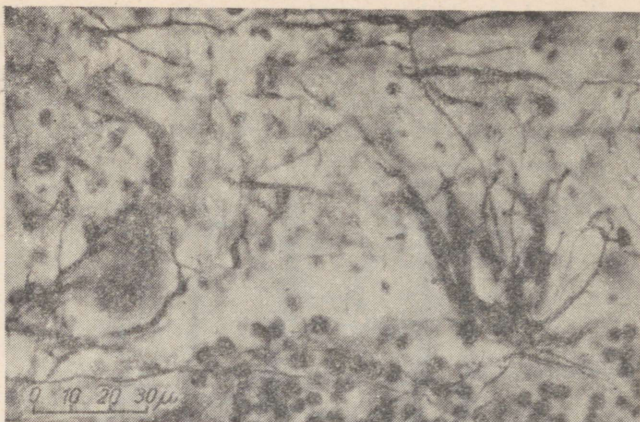
nad koosnevad neurofibrillaarselt võrgust koos perifibrillaarse struktuuritu ainega; nende diameeter ulatub 1 mikronist kuni 5 mikronini. Selline perikorpuskulaarne sünaps võib ainsa närviraku pinnal moodustuda mitmestsajast kuni tuhandest lõppjalakesest või kolvist, mis katavad kuni 40% närviraku välispinnast. Enamikus pärinevad ühel ja samal närvirakul leiduvad lõppjalakesed paljudelt erinevatelt neuronitelt. Perikorpuskulaarsed sünapsid esinevad eeskätt aferentse süsteemi vahaneuronitel (Clarki tuumas, õrn- ja talbväädi tuumades, akustilises tuumas, mediaalses ja lateraalses genikulaatkehas jm.), kus nad kindlustavad impulsi kiiret edasiandmist. Ka vegetatiivses närvisüsteemis esinevad sünapsid peamiselt rakukehal ja nende jätkete algusosadel.

Aksondendriidilise ehk peridendriidilise sünnapsi korral on ühe neuroni presünnaptilised nõõbikesed kontaktis teise neuroni dendriitide pinnal otseselt või siin esinevate pungakeste ehk gemmulite kaudu. See sünnapside liik on omane eriti ajukoorele (joonis 119). Siin lõpeb hoopis roh-



Joonis 119. Perikorpuskulaarne (A) ja paradendriidilised sünnapsid (B) roti ajukoorest. (Hsiang-Tung Changi järgi.)

kem kiude dendriitidel kui rakukehal. Väikeaju Purkinje rakkudel aga esinevad nii perikorpuskulaarsed sünnapsid (molekulaarkihi korvrakkude lõpmed) (joonis 120) kui ka paradendriidilised sünnapsid (väänkiudude ja Purkinje rakkude dendriitide vaheline kontakt). Paradendriidilist sünnapsivormi, kui ta esineb üksteisega kõrvuti (külj külje kõrval) kulgevate akson- ja dendriitkiudude



Joonis 120. Perikorpuskulaarsed sünapsid väikeaju korv-
rakkude lõpmete ja Purkinje rakkude keha vahel.
Mikrofoto. Suurendus 500 korda.

vahel, nimetatakse ka apositionaalseks sünapsiks ehk seostumiseks paralleelkontakti varal.

Dendriitide gemmulid moodustavad funktsionaalselt mehaanilise barjääri, mis takistab sünaptilistel nõobikestel kontaktetrumast otseselt dendriidi tüvega. See asjaolu aeglustab ja nõrgendab erutuslaine ülekandmist. Oletatavasti toimib samas suunas ka gemmulite seostumine dendriidi tüvega peene varre kaudu, mis suurendab erutusega kaasaskäiva bioelektrivoolu oomilist takistust. Peetakse tõepäraseks, et gemmulite ehk nn. paradendriidiliste sünapside kaudu ei toimu mitte niivõrd erutuse otsene ülekandmine kui neuronite erutusnivoo muutmine. Kiiresti ja suhteliselt muutumatuna kandub impulss ühest neuronist teise perikorpuskulaarsete sünapside kaudu.

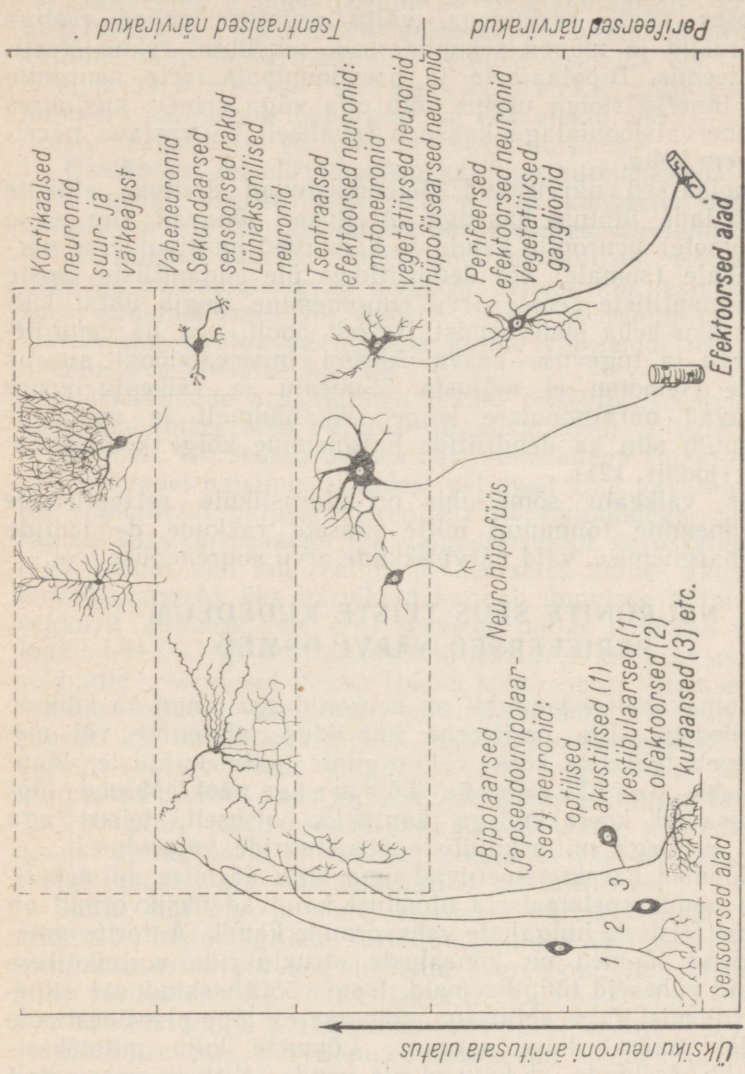
Gemmulite ilmumine on vastavate neuronite funktsionaalse küpsuse tunnuseks.

Akrodendriidilised sünapsid esinevad aksoni terminaalse arborisatsiooni vahel ühelt poolt ja dendriitide terminaalse harude vahel teiselt poolt. Sünapsi selline vorm esineb haistmissibulais (*glomeruli olfactorii*), reetinas bipolaaride ja gangliossete rakkude vahel ja väikeajus, mitte aga suuraju kooses.

Oletatakse, et sünaptilised seosed katkevad neuronite vahel (paranekrootilise seisundi tõttu) narkoosi ajal.

Neuroni retseptoorse ala ulatusest või neuroni pinnal leiduvate sünaptiliste kontaktide arvust sõltub suurel määral neuroni kuju ja suurus. Teatav tähtsus on selles osas ka aksoni poolt innerveeritava ala ulatusel.

Nii hangivad kujult lihtsamad bipolaarsed rakud koos sen-



Joonis 121. Neuronite kuju erinevus vastavalt nende ärritusala ulatusele ja funktsionaalsele topograafiale. (Bodiani järgi.)

siiblite pseudounipolaarsete närvirakkudega ärritusi üksnes piiratud alalt. Selliste rakkude dendriit võib võtta ärritusi vastu teiste närvirakkude vahendusega või, nagu reetina bipolaaride puhul, üksnes vahetult meele-epiteelirakkudelt (kepikestelt ja kolvikestelt). Selliste rakkude keha ei ole tavaliselt sünaptilises seoses teiste rakkudega, välja arvatud mõned reetina ganglionirakud ja mõned sekundaarsed sensiiblid rakud vestibulaarsüsteemis. Bipolaarsete ja pseudounipolaarsete neuronite aferentse innervatsiooni ulatus võib olla väga erinev, kusjuures laiema innervatsioonialaga kaasneb tavaliselt ka vastava närviraku suurem keha.

Multipolaarsed närvirakud iseloomustuvad ärrituse allikate ja ärritusaalade ulatuse kasvuga. Ärritused jõuavad siia teiste (retseptoorsete) neuronite kaudu ja kanduvad multipolaarse närviraku kehale (somale) või dendriitidele üle sünaptiliste seoste kaudu. Sünaptiliste seoste arvu suurenemine tingib ühest küljest närviraku keha suurenemist, teiselt poolt aga ka dendriitjätke arvu ja tugevuse kasvu. Aksoni innervatsiooni suurus dendriitide iseloomu ei mõjusta. Suuraju ja väikeaju koore rakud saavad närviimpulsse kõige rikkalikumalt ja vastavalt sellele osutub siin ka dendriitide hargnemine kõige komplitseeritumaks (joonis 121).

Üksnes väikeaju sõmerkihis on ulatuslikule retseptiivsele alale kohanemine toimunud mitte siinsete rakkude dendriitide rikkaliku hargnemise, vaid närvirakkude arvu suurenemise teel.

NEURONITE SEOS TEISTE KUDEDEGA. PERIFEERSED NÄRVILÕPMED

Peale omavahelise kontakti on neuronid seostunud ka kõikide teiste kudedega. Iga perifeerne närvikiud, aferentne või eferentne, lõpeb teatavas koes või organis mitmekujuliste lõppharguste ehk perifeersete lõppmete näol. Mõned lõpmeist seisavad koerakkudega kontaktis otseselt, teised aga seostuvad nendega mitmekujuliste struktuuride vahendusel.

Närvilõpmed karakteriseeruvad oma kaju äärmise mitmekesisusega ja nende spetsiaalseid nimetusi kandvad üksikvormid on alati seotud teistega hulgaliste vahetormide kaudu. Autorite nimetusi kandvad lõpmed on kõnealuste struktuuride vormikülluse hulgas vaid väheseid tüüpilisemaid. Isegi vöötlihaskiududel esinevatest, võrdlemisi lihtsa ehitusega mootorsetest lõpp-plaatidest pole ükski täiel määral teise sarnane. Lõppmete kaju mitmekesisusest võiks järeldada, et kaju ei ole nende talitluse seisukohalt mitte väga oluline. Konstantse nähuna esineb kõikidel lõpmetel vaid närvisubstantsi kontaktpinna suurenemine ja neurofibrillide hõrenemine. Närvisubstantsi pinna suurenemist saavutatakse osalt kiu lõpu jämenemise ja fibrillvõrgu hõrenemise, peamiselt aga närvikiu pikenemisega tema väänilise kulu kaudu ühel ja samal

kohal. Oletatavasti seisab närvisubstants lõpporganitega (epiteel, lihastik) teatavas hulgalises vahekorras. Närvikiudude harud lõpevad siin kas peente silmustena, nõobikujulistena või harve-mini kolbjate moodustistena.

Perifeersed lõpmed jagunevad funktsionaalselt: 1) retseptoorseiks lõpmeiks, mille kaudu toimub ärrituste vastuvõtmine ning ümbermuutmine erutusprotsessiks ehk närviimpulsiiks, ja 2) efektoorseiks lõpmeiks, mille kaudu närviimpulsiid kanduvad lõpporganisse ehk efektorisse. — lihaskiududesse, näärmetesse või teistesse struktuuridesse.

Üksikasjus on närvilõpmete kujuline mitmekesisus väga suur, kuid koeliste elementidega sünaptilises kontaktis seisvad lõppvõrgud, -öösid või nõobikesed on seejuures võrdlemisi sarnased. Nii on näiteks sageli võimatu mikroskoopiliselt eristada epiteelirakuga kontaktis olevat lõppöösi sellest, mis esineb silelihaskoes, südamelihases või sidekoes. Näib, et rakud ja intertsellulaarne aine avaldavad lõpmete kujule väiksemat mõju kui neid moodustava elusaine koostis.

Närvikiudude arv, millega teatav retseptor seostub, kajastab vastavast retseptorist väljuva signaalsiooni tähtsust organismi seisukohalt. Nii seostuvad hea haistmisvõimega (makrosomaatilistel) loomadel haistmisrakkudest väljuvad kiud haistmispäsmakestes võimalikult paljude aferentsete närvikiududega. Silma tsentraalses alas on peaaegu iga valgusretseptor varustatud eri aksonega, 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 kappeldunud retseptorid (Vater-Pacini kehakesed). Viimase asjaoluga seletub inimese käe suur tundlikkus, mis on võrreldamatult suurem kui ahvi käel. Engelsi väitel on kompimismeel, mis ahvil vaevalt-vaevalt esineb kõige tooremal, algelisemal kujul, välja kujunenud üksnes koos inimese käe enese arenguga tänu tööle.

Retseptori paljuaksonilises kajastab tema ulatuslikumat esinemist ajukoores ja ühenduses sellega ka vastava retseptori suuremat tähtsust ajukoore analüsaatoorses talitluses.

Juhul, kui ühe ja sama aferentse närvikiu lõpmed esinevad erinevatel histoloogilistel struktuuridel ehk kui üks aferentne kiud teenindab erinevaid koe-elemente (veresooni, lihaskiude, epiteelkude või närvirakke), kõneldakse polüvalentsest innervatsioonist ja polüvalentsetest närvilõpmetest.

Küsimus, kas närvilõpmed asetsevad üksnes innerveeritava raku pinnal või ka sees (närvilõpmete intra- või ekstratsellulaarne paigutus), on olnud vaidluse all möödunud sajandi keskpaigast alates kuni tänapäevani. Nõukogude neurohistoloogide (B. I. Lavrentjevi jt.) uurimused tõendavad närvilõpmete ekstratsellulaarset asendit, nende lõppemist raku pinnal. Nagu interneuronaalse sünapsi korral, nii jääb ka igasuguse innerveeri-

tava koe ja perifeerse närvilõpme vahele alati eraldus- (sünaptiline) membraan.

Peale rakkude või rakulaadsete struktuuride (lihaskiudude) on närvilõpmeid kirjeldatud ka intertsellulaarses aines, nagu sidekoes ja kõhre amorfses põhiaines, kollageensetel kiududel, basaalmembraanidel, sarkolemmil; innerveeruda võivad närvirakud ka ise (aferentselt).

Seejuures need närvilõpmed (nööbikesed, öösid, võrgud), mis leiduvad intertsellulaarses aines, ei erine morfoloogiliselt lõpmetest, mille varal toimub sünaptiline kontakt enamiku rakuliste elementidega. Ka lõppööside kuju on väga sarnane erinevate rakkude või koe-elementide pinnal.

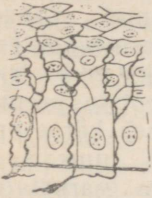
Närvilõpmete (sünapside) normaalse struktuuri kriteeriumiks on lõpp-plaatide või -ööside homogeenne või peenfibrillaarne ehitus ja ümar, ovaalne või (harvemini) korrapäratu kuju. Vastavate aferentsete juhteteede või spinaalnärvide dorsaaljuurte läbilõikamise puhul lõppöösid ja närviinidid punduvad, paksenevad, lagunevad sõmerjalt ja kaovad pikkamööda hoopis.

Retseptorsed närvilõpmed

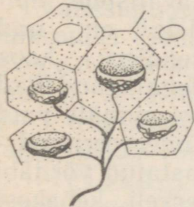
Tavalisemalt jaotatakse retseptorsed lõpmed vabadeks närvilõpmeteks, kui nad seisavad isoleerimatult koe-elementide vahel, ja kapseldunud (inkapsuleerunud) närvilõpmeteks, kui neid ümbritseb sidekoeline kihh (joonis 122).

Vabad põõsasjad närvilõpmed esinevad eeskätt epiteelis, neid leidub aga ka epiteeli all asetsevas sidekoes, vere-soontes ja teistes organites. Nad kuuluvad enamasti nõrga müeliinkattega või müeliinitutele aferentsetele (dorsaalse juure kaudu väljuvatele) kiududele, mis epiteeli tungides kaotavad müeliini ja kulgevad siis mitmeti hargnedes sõlmeliste ehk varikoossete kiukeste näol epiteelirakkude vahel, lõppedes rakkude pinnal (mõningate väidete põhjal ka rakkude sees) nööpja laiendi või öösi näol. Epidermises ulatuvad närvilõpmed kuni granulooskihini. Et epiteelirakud siin sügavamatest kihtidest alatasa väljapoole rändavad, kus nad lõpuks sarvestuvad ja eralduvad, siis on tõepärane, et samas suunas arenevad ja hävivad ka intraepidermaalsed närvilõpmed.

Vabu põõsasjaid närvilõpmeid peetakse üldisemalt valuretseptoriteks, s. o. närvisüsteemi perifeerseteks moodustisteks, mille ajukoorde jõudnud erutust aistime valuna. Mikroskoopilisel uurimisel on üksnes valutundlikkusega reageerivas nahatükis leitud vaid vabu närvilõpmeid. Ka korneas, mis ärritusele reageerib üksnes valutundlikkusega, leitakse ainult vabu närvilõpmeid. Vabade lõpmetega peened närvikiud kulgevad nahas mitmekesi ühte punkti kokku ja valuaisting tekib vaid kiudude sellist kokkutuleku keskpunkti (valupunkti) ärritades.



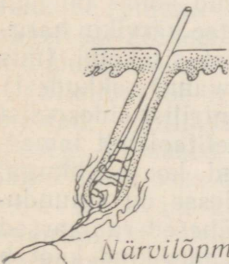
Vabad närvilõpmed 1



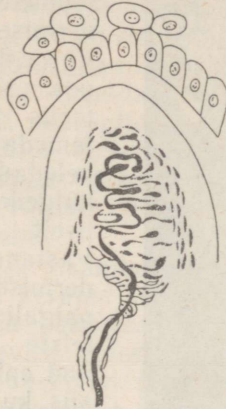
Merkeli kettad 2



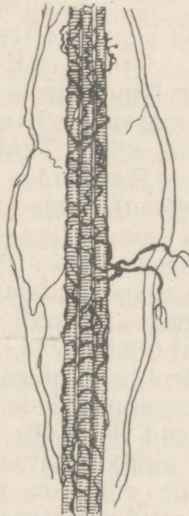
Ruffini lõpporgan



Närvilõpmed karvafolliikulis



Meissneri kehake 6



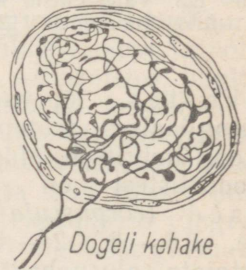
Lihaskäiv 7



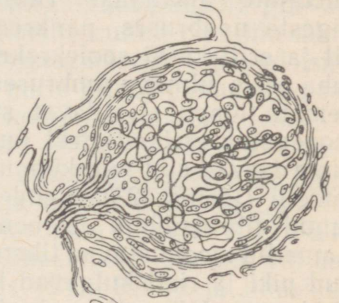
Krause kolb 4



Vater-Pacini kehake 3

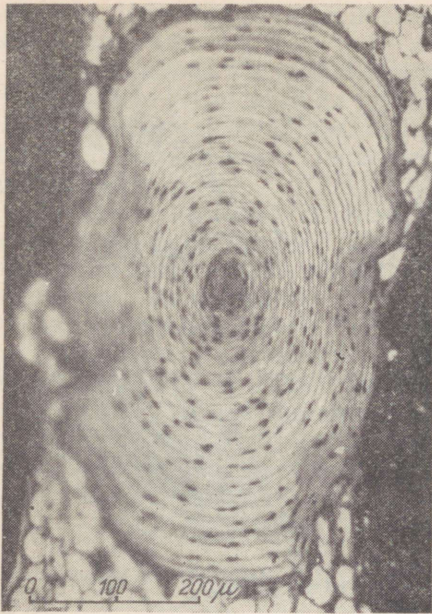


Dogeli kehake



Genitaalkehake 5

Joonis 122. Retseptorsete närvilõpmete liike.



Joonis 123. Vater-Pacini kehake. Mikrofoto. Suurendus 112 korda.

Selliseid kiude ja lõpmeid leitakse ka siseorganites, lihastes, kõõlustes ja perioostis.

Modifitseerunud vabade lõpmete näol esinevad epidermises Merkeli kehakesed, sõrmeotste, peenise pea, eriti aga sea kärsa epiteelis leiduvad tumeda ja lameda tuumaga varustatud heledad rakud, mida alt ja külgedelt ümbritseb napataoliselt neurofibrillide võrk. Vastandina tavalistele epidermiserakkudele on nad paigalise asendiga; koos teiste rakkudega rändavad nad epidermise pinnale vaid siis, kui neid innerveeriv närvikiud on vigastatud või läbi lõigatud. Merkeli kehakesi peetakse koos Meissneri kehakestega kompimis- (puute-)retseptoriteks.

hakestes lõpevad närvikiud neurogliaalses tsütoplasmamassis, korda ümbritseb sidekoeline kiht. Tuntumad siia kuuluvatest moodustistest on Vater-Pacini ehk lamellkehakesed (*corpuscula lamellosa*), mis transparentsete, ovoidsete, $0,5 - 2 \times 2 - 4$ mm suuruste struktuuridena leiduvad imetajate alusnahas (inimesel eriti peopesas ja jalatallas), liigeste naabruses, pankrease interstitsiaalses koes, peritoneumi all ja eriti kassi soolekeskmetes. Viimati mainitud kohas on nad juba palja silmaga ümbrusest eristatavad. Aferentse närvikiu hargnemata lõppu sisaldavat struktuurit plasmalist sisekolvi (mis moodustub erilaadsetest ümaratuumalistest Schwanni rakkudest) ümbritsevad siin mitukümmend (kuni 60) kontsentrist sidekoelist lamelli (joonis 123). Nende pinda katavad epiteelitaoliselt lames-tunud fibrotsüüdid ja nende vahe on täitunud koevedelikuga. Lamellid moodustuvad tihenened põhiainest, millesse on sulundunud piki ja risti kulgevad kollageensed kiud. Vähesed radiarsed kiud seovad lamelle isekeskis. Müeliniseerunud närvikiud kaotab kihnu läbides oma sidekoelise (lamellideks ülemineva) katte ja ka müeliini, lõppedes kiudja kolvi tipul fibrilleerunud jämendiga. Sageli varustub lamellkehake müeliniseerunud kiu kõrval veel teise, müeliinitu, oletatavasti vegetatiivsesse süsteemi kuuluva

*Kapseldunud kee-
peeneteralises kolvikujulises sisekolvis, mida oma-
korda kuuluvatest
moodustistest on Vater-Pacini ehk lamellkehakesed (*corpuscula lamellosa*), mis transparentsete, ovoidsete, $0,5 - 2 \times 2 - 4$ mm suuruste struktuuridena leiduvad imetajate alusnahas (inimesel eriti peopesas ja jalatallas), liigeste naabruses, pankrease interstitsiaalses koes, peritoneumi all ja eriti kassi soolekeskmetes. Viimati mainitud kohas on nad juba palja silmaga ümbrusest eristatavad. Aferentse närvikiu hargnemata lõppu sisaldavat struktuurit plasmalist sisekolvi (mis moodustub erilaadsetest ümaratuumalistest Schwanni rakkudest) ümbritsevad siin mitukümmend (kuni 60) kontsentrist sidekoelist lamelli (joonis 123). Nende pinda katavad epiteelitaoliselt lames-tunud fibrotsüüdid ja nende vahe on täitunud koevedelikuga. Lamellid moodustuvad tihenened põhiainest, millesse on sulundunud piki ja risti kulgevad kollageensed kiud. Vähesed radiarsed kiud seovad lamelle isekeskis. Müeliniseerunud närvikiud kaotab kihnu läbides oma sidekoelise (lamellideks ülemineva) katte ja ka müeliini, lõppedes kiudja kolvi tipul fibrilleerunud jämendiga. Sageli varustub lamellkehake müeliniseerunud kiu kõrval veel teise, müeliinitu, oletatavasti vegetatiivsesse süsteemi kuuluva

(teise liigi) närvikiuga; viinane ümbritseb sisekolbi peene põimikuna.

Inimese käes leiduvad tavaliste, ühe aksoniga varustatud lamellkehakeste kõrval ka polüaksonaalsed Vater-Pacini kehakesed, mis osutavad käe kõrgesti spetsialiseerunud tundlikkusele.

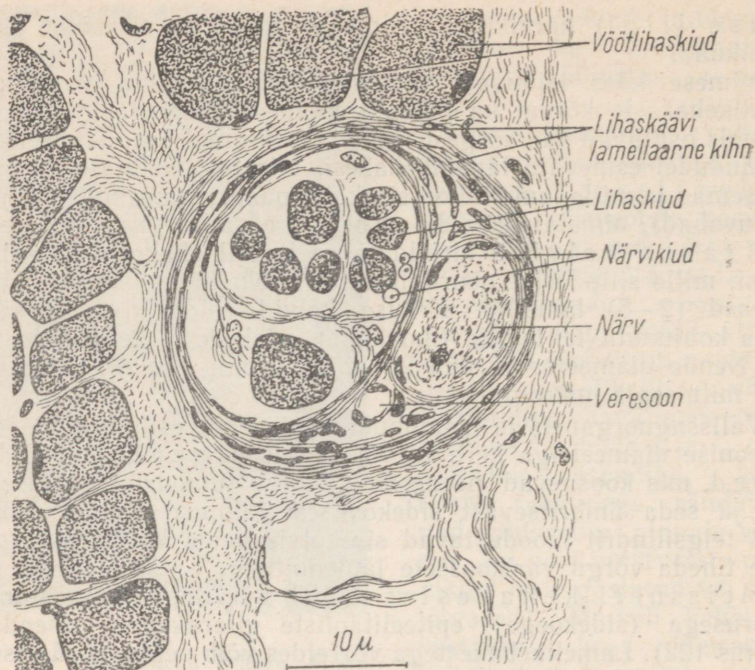
Lindudel esinevaid lamellkehakesi, mis on imetajate omadest väiksemad ja mille lamellid on sisekolvi naabruses rakulise katteta (rakuvabad), nimetatakse Herbsti kehakesteks.

Krause kolvina kirjeldatakse lamellkehakeste lihtsaimat vormi, mille silinderjät neurogliaalset sisekolbi ümbritsevad vaid vähesed (2—5) lamellid. Krause kolvid esinevad sagedamini silma konjunktiivis, huulte (mokkade), põskede ja keele limaskestas. Nende diameeter võrdub 20—40 mikroniga ja pikkus ulatub kuni mitmesaja mikronini.

Välissuguorganis ja nisanibudes (nisades) esinevad 60—400-mikronise diameetriga kerajad või ovaalsed genitaalkehakesed, mis koosnevad peenesõmeralisest tuumarikkast sisekolvist ja seda ümbritsevast sidekoelisest kihnust. Kihnu läbinud 2—3 telgsilindrit moodustavad sisekolvis peale korduva hargnemise tiheda võrgu varikoosete jämenditega.

Meissneri kehakeses toimub närvilõpmete seostumine ümbrusega (sidekoega) epiteelitaoliste gliarakkude vahendusel (joonis 122). Lamellkehakestega võrreldes võib öelda, et Meissneri kehakeses on sisekolbi asendamas rakukogum ja lamellaarset kihnu tavaline sidekoeline (kiuline) kihn. Inimese, ahvi ja põllumajandusloomade kooriumi papillides (eriti sõrmeotstes, huultes, rinnanibudes), keeletipus jm. esinevad Meissneri kehakesed on enamikus piklik-ovaalsed (pikkus 40—100 mikronit) moodustised, mis koosnevad lamedatest või pirnjatest, kompimiskeha pikitelje suhtes risti paigutunud neurogliarakkudest ja neid väljast piiravast õrnast sidekoelisest kihnust. Meissneri kehakesse tungivad säsist vabanenud närvikiud (1—5) kulgevad algul hargnematult kehakese pikiteljega risti paigutunud spiraalkäärudes, hargnevad seejärel korduvalt ja lõpevad viimaks fibrilleerunud plaadikestena rakkude pinnal. Müeliniseerunud närvikiu kõrval lõpevad siin sageli ka peenemad säsitud närvikiud, mille niidid põimuvad peakiu ümber. Meissneri kehakesi peetakse kompimisretseptoriteks.

Silelihaskoe retseptorsed lõpmed on põösakujulised või päsasjad, vöötlihaskoes esinevad nad aga nn. lihaskäävidena. Viimased on 1—7 mm pikad ja nende diameeter ulatub jämedamas osas 0,2 mm-ni. Lihaskäävid ehk neuromuskulaarsed käävid koosnevad 2—12 vöötlihaskiust, mis on väljast ümbritsetud sidekoelise kihnuga (joonis 124). Kihnu ja lihaskiudude vahel asetsevad koevedelikuga täitunud ruumid. Lihaskäävid varustuvad kahesuguste aferentsete närvikiududega. Ühed neist, mis reageerivad kontraktsiooniärritusele, ümbritsevad lihaskiude ringspiraalidena, teised aga, mis erutuvad lihaskiudude sirutusest ehk väljavenimisest, hargnevad lillekimbutaoliselt



Joonis 124. Lihaskääv ristlõikes. (Stöhri-Möllendorffi-Goerttleni järgi.)

käävisiseste lihaskiudude pinnal. Aferentsete närvikiudude kõrval on lihaskäävide kiud innerveeritud ka motorsete närvikiudude poolt. Aferentsed kiud hävivad spinalganglionide ekstirpeerimise korral, kuid jäävad intaktseiks ventraalsete närvijuurte läbilõikamise puhul (mil hävivad motoorsed lõpmed lihaskäävides). Lihaskääve leidub kõige rohkem inimese lumbrikaallihastes (iga 2 mm² ristlõike kohta umbes 1 kääv) ja masseeterlihase süvas osas. Üldiselt kasvab nende arv paralleelselt lihase normaalse venivusega ja võib olla lihase erinevates osades erinev (joonis 90). Normaalse talitluse juures mittevenituvad lihased (näiteks inimese mülohüoidlihas) lihaskääve ei sisalda.

Lihaskäävidega analoogilisi struktuure kõõlustes nimetatakse kōõluskäävideks.

Lihastevahelises sidekoes esinevad retseptoorid lõpmed sarnanevad sidekoele omaste vabade või kapseldunud lõpmetega.

Efektorid närvilõpmed

Efektorsete närvilõpmete kaudu toimub närviimpulsi ülekandmine lõpporganile ehk efektorile. Tavaliselt kirjeldatakse efektoorseid lõpmeid vaid nn. reageerivates kudedes või organites, s. o. näärmetes ja lihastes, kuid viimaste aastate uurimiste põh-

jal tuleb tõepäraseks pidada nende esinemist ka teistes kudedes (sidekoes, närvikoos).

Kõige üksikasjalisemalt on tundma õpitud skeletilihaskoes esinevaid motoorseid lõpmeid — motoorseid plaate. Viimased moodustuvad sarkolemmi-alusest (hüpolemmaalsest) tuumi sisaldavast granuleerunud gliossest tsütoplasmamassist — taldplaadist — ja selles paiknevatest motoorse närvikiu fibrilleerunud lõpphargustest. Seejuures on taldplaadi neuroglia selgepiirilisel eraldunud niihästi närvilõpme neuroplasmast kui ka lihaskiu sarkoplasmast; viimasest erineb ta veel histokeemiliselt (ensüümide sisalduselt) ning mitokondrite kuju ja bioloogiliste omaduste poolest (kuraare toimel motoorse plaadi mitokondrid hävivad, kuid samal ajal säilivad nad vigastamata sarkoplasmas). Närvikiud kaotab motoorse plaadi läheduses oma müeliintupe ja ta neurolemm läheb üle sarkolemmiks.

Müeliniseerunud närvikiu kõrval varustuvad paljud motoorsed plaadid veel müeliinitu aktsessoorse (lisa-) kiuga, mis osutub sageli peakiust kaugemal eraldunud haruks, kuid mõnel juhul kuulub aktsessoorne kiud vegetatiivsesse süsteemi.

Silelihaskoes kuuluvad motoorsed lõpmed müeliinita (vegetatiivsetele) närvikiududele, mille lõpmed haaravad lihaskiude ümber või paiknevad rõngasjate või nõopjate jämendite näol kiu pinnal. Südant motoorselt innerveerivatel vegetatiivsetel kiududel on ligikaudu võrdsed lõpmed.

Näärmetes on efektoorsed lõpmed põõsasjad, moodustudes kord-korralt peenenevatest ja hargnevatest varikoossetest kiuketest. Üldiselt aga pole tänaseni kindlat kriteeriumi, mis võimaldaks eksimatult eristada siin efektoorseid lõpmeid retseptoorseist.

NEUROSEKRETSIOON

Niihästi kesknärvisüsteemis kui ka perifeerses närvisüsteemis esinevad teatavates närvirakkudes sekretsiooninähud, mis avalduvad morfoloogiliselt sekretoorsete inklusioonide sisaldamises, tuumade polümorfismis (kurrustumises, kromatiinpildi ja tuuma asendi muutumises) ja paljutuumalisuses ning Nissli känkude koondumises raku perifeeriasse. Kõige tavalisemateks sekretoorseteks sisaldisteks on oksüfiilsed sõmerad ja liht- või liitvalkuudest koosnevad nn. Gomori-positiivsed sõmerad. Nende moodustumine on tihedas seoses Nissli substantsiga ja selles osalevad nukleiinhapped, eriti ribonukleiinhape. Valminud sekredisõmerad kas väljutatakse rakukehast ümbritsevasse aju ainesse või nad suunduvad aksonisse ja sealt aksoplasma liikumise teel (vooluga) närvilõpmetesse, kust nad lähevad üle kudedesse (ekriinne sekretsioon). Türetroopse hormooni süstimine tõkestab neurosekreedi äraandmist. Ekriinse neurosekretsiooni kõrval toimub mõnikord ka rakkude düstroofiaga kaasnev holokriinne sekretsioon.

Vastavalt sekreedi eritumispaigale eristatakse neuronaalset hemokriiniat (sekreet suundub verre), neuronaalset hüdroentsefalokriiniat (kui sekreet suundub ajuvatsakesesse), neuronaalset kraniokriiniat (sekreet suundub ajukestade vahel asetsevatesse ruumidesse) ja neuronaalset hüpofüsookriiniat (sekreet suunatakse hüpofüüsi). Hüpotalamuse vegetatiivsete neuronite sekreet toimib hüpofüüsi eesgarasse sekretoorse stimulaatorina.

Tsentraalnärvisüsteemis on selliseid sekretoorseid neuroneid kirjeldatud kõrgemate vertebraatide ja inimese vaheaju paraventriculaarsetes ja mammillo-infundibulaarsetes tuumades ja mujal. Perifeerses närvisüsteemis kirjeldatakse neurokriiniat vegetatiivsetes ganglionides ja põimikutes. Üldiselt on neurokriiniat kirjeldatud kõikidel loomadel, kel närvisüsteem on olemas.

Närvirakkude sekreedi keemiline iseloom ja funktsionaalne tähtsus on veel lõplikult selgitamata.

NÄRVIKOE REGENERATSIION

Närvikoe regeneratsiooni probleem on tänaseni ebarahuldavalt lahendatud. Kuigi viimase aja arvukate uurimiste põhjal ei saa enam kehtivaks pidada varasemat arvamust närvikoe regeneratsioonivõime täielikust puudumisest täiskasvanul, jääb ometi kummutamatuks faktiks asjaolu, et kesknärvisüsteemi koldelised defektid nii inimesel kui loomadel — nende tekke põhjustest, ulatusest, asendist ja paranemise kulust sõltumata — täituvad erineva struktuuri ja päritoluga koega, milles närvirakud täielikult puuduvad. Samal ajal aga osutavad närvirakkudes täheldatud amitootilise (üksikjuhtudel ka mitootilise) jagunemise pildid koos üksikutes närvirakkudes esinevate degeneratiivsete protsessidega neuronite füsioloogilise regeneratsioonivõimele. Seejuures on aga lähemalt selgitamata, missuguste rakuliste elementide arvel tekiavad uued neuronid (kas täiskasvanud närvirakkudest, diferentseerumata närvirakkudest, ependüümirakkudest või muudest). Kogu neuroni regeneratsiooni kõrval peetakse tõepäraseks neuroni jätkete ja lõpmete ümberkujunemist sõltuvalt närvisüsteemi või lõpporgani funktsionaalsest või morfoloogilisest seisundist.

Hoopis selgem on küsimus närvikiudude regeneratsioonist. Et närvi- ehk ganglionirakk on neuroni troofiliseks ja funktsionaalseks tsentrumiks, siis on mõistetav, et ganglioniraku hävingule järgneb paratamatult ka tema kõikide jätkete degeneratsioon. Seevastu ei tingi närviraku jätkete vigastus mitte paratamatult vastava neuroni tsentrumi hävimist, vaid vigastamata jäänud närvirakk on koguni suuteline degeneereerunud jätke uuendamiseks.

Närvikiudude regeneratsioon kulgeb tihedas seoses eelnenud degeneratsiooniga, mille kulg on järgmine. Peale esmaste degeneratiivsete muutuste (primaarne degene-

ratsioon), mis haaravad niihästi perifeerset kui ka tsentraalset närvi (-kiu) otsa lõikekoha naabruses, järgneb lõikekoha suhtes perifeerselt asetsevad närvikiude ühes nende lõpmetega haarav ja müeliniseerunud närvikiududes väga karakterselt kulgev taandareng, sekundaarne ehk Walleri degeneratsioon, mille kestel hävib telgsilinder ühes müeliintuuga ja närvikiu asemele tekib uus, B ü n g n e r i k i u k s nimetatav niitjas moodustis. Viimane koosneb Schwanni rakkudest tekkinud tuumi sisaldavast sümplasmalisest tsütoplasmamassist.

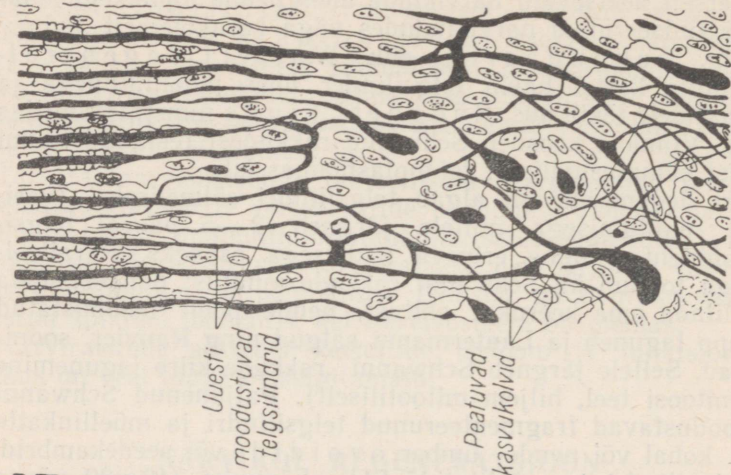
Walleri degeneratsioon algab telgsilindri sõlmeliseks (varikoosseks) muutumisega, millele järgneb 2.—5. päeval telgsilindri fragmenteerumine erineva pikkusega osadeks. Paralleelselt sellega toimub ka Schwanni rakkude muutus; nad ei suuda enam säilitada oma keerukat ehitust, nende poolt moodustatud müeliintupp laguneb ja Lantermanni sälgud ning Ranvier' soonised kaovad. Sellele järgneb Schwanni rakkude kiire jagunemine (algul amitoosi teel, hiljem mitootiliselt). Paljunenud Schwanni rakud moodustavad fragmenteerunud telgsilindri ja müeliinkatte osakeste kohal või nende ümber ovooidid või seedekambrid. Pärast telgsilindri ja müeliini lõplikku hävimist (10—20 päeva pärast närvi vigastamist) kaotavad ka Schwanni rakud oma individuaalsuse, jäädes püsima rakuterritooriumideks jagunemata tuumi sisaldava protoplasmalise väädina — B ü n g n e r i k i u n a (joonis 125).

Perifeerses suunas ulatub sekundaarne degeneratsioon vaid kuni vigastatud kiu lõpphargusteni, naaberneuronile üle kandumata. Interneuronaalset sünaptilist seost degeneratsioon ei ületa.

Kui närvi vigastus tingib ühtlasi ka närvi verevarustuse ulatusliku häire, siis ei toimu Schwanni rakkude aktiveerumist ja ühes sellega peetub ka telgsilindri ja müeliintuuga lagunemine ning seedimine, mille tulemusena vigastatud närvikiud võivad säilitada mitu kuud enam-vähem tavalise ilme (kiudude mumifikatsioon).

Müeliinitute kiudude degeneratsioon toimub telgsilindri fragmenteerumise ja seedimise teel väga kiiresti ja ilma et Schwanni rakud sealjuures oluliselt muutuksid või sigiks.

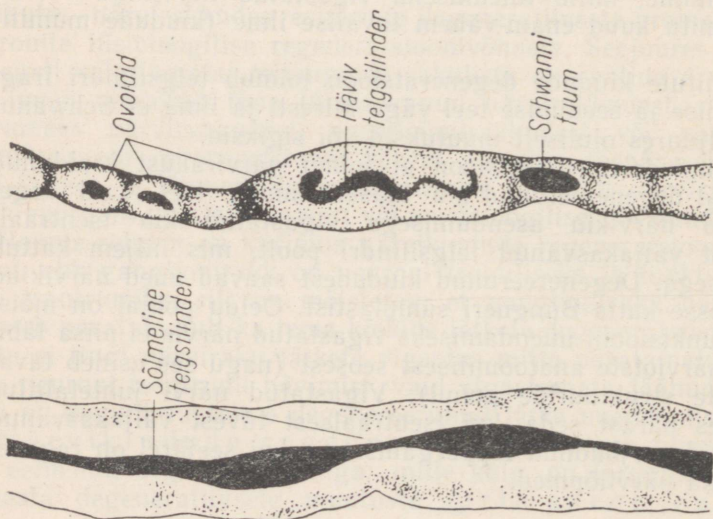
Närvikiudude regeneratsioon ei toimu närvirakust eraldunud ja vahepeal degeneraerunud kiu taaselustumise teel, vaid degeneraerunud närvikiu asendumisega vigastatud kiu tsentraalsest otsast väljakasvanud telgsilindri poolt, mis hiljem kattub müeliintuuga. Degeneraerunud kiududest saavad uued närvikiud vaid gliosse katte B ü n g n e r i s ü m p l a s t i s t. Oeldu põhjal on mõistetav, et funktsiooni uuendamiseks vigastatud närvis ei piisa läbilõigatud närviotste anatoomilisest seosest (nagu see esineb tavaliselt teiste struktuuride puhul). Vigastatud närvi juhtetalitus algab alles pärast seda, kui tsentraalsest tüvest väljakasvanud telgsilindrid on jõudnud lõpporganisse ja kui seejärel on regeneereerunud ka närvilõpmed.



Närvi tsentraalne ots
4. päeval pärast läbilõikamist



Büngneri kiud hävivate
närviuudude vahel



4 p.

Närvikiu degeneratsioon

48 t

Joonis 125. Degeneratiivsed ja regeneratiivsed muutused läbilõigatud närvikiududes. (C a j a l i jt. järgi.)

Närvikiudude esmased regeneratsioonitunnused ilmuvad juba teisest või kolmandast vigastusjärgsest päevast alates ja avalduvad selles, et läbilõigatud kiu tsentraalsest otsast hakkab telgsilinder kasvukolviks nimetatava jäмени näol välja kasvama. Juhul, kui tsentraalne närvikiu ots on samuti teatavas ulatuses vigastatud, väljuvad terveksjäänud proksimaalsest telgsilindri osast arvukad kasvukolbidega varustatud külgharud. Edasise kasvu ja amöboidse liikumise teel suunduvad kasvukolvid närviperifeerse otsa poole. Viimaseini jõudmiseks tuleb neil aga läbida närviotste vahele tekkinud põletikuline kolle või siia vahepeal tekkinud armkoe. Jõudnud välja vigastatud kiu perifeersele otsale (mis soodsatel juhtudel võib toimuda juba 7.—10. päeval pärast vigastust), tungivad kasvukolvid Bünngneri kiududesse ja kasvavad siis edasi juba mööda ettemääratud teed kiirusega 2—3 mm ööpäeva jooksul. Seega võtab mitmekümne sentimeetri pikkuse vigastatud närvikiu regeneratsioon ja tema funktsiooni taastumine aega mitu kuud või isegi üle aasta. Väga oluliselt sõltub närvikiudude regeneratsiooni kiirus ja täielikkus vigastatud närviotste vahe kaugusest ja siia kujuneva armkoe iseloomust ning paksusest. Paksu kihistunud armkoe puhul võivad kasvavad telgsilindrid kaua ekselda, ilma et nad sellest läbipääsu leiaksid; samal ajal võivad nad aegamööda toimuva armkoe tihkestumise tõttu alluda pikaajalisele mehaanilisele ärritusele, põhjustades tugevat valu. Kõige kiirem ja täielikum regeneratsioon võimalub sel korral, kui vigastatud närviotsad on asetatud võimalikult üksteise vastu ja kohakuti; sel teel jõuavad regenerereeruvad telgsilindrid ka enam-vähem endistele teedele.

Tegelikult toimub närvikiudude regeneratsioon alati üksnes osaliselt. Regenerereeruvad kiud võivad sattuda vastupidise juhtesuunaga kiudude tee (motoorsed kiud degenerereerunud aferentse kiu kohal asetsevasse Bünngneri kiusse või vastupidi); sel puhul hävinevad regenerereerunud närvikiud innerveeritavatesse organitesse välja jõudes tavaliselt uuesti. Ka juhul, kui kiud perifeerses suunas edasi kasvab temale omase juhtesuunaga kiu kohal, võib ta ometi sattuda võõraste paika, näiteks väikese sõrme fleksorlihase asemel kasvada pöidla aduktorisse. Sel puhul jääb püsima liigutuslik häire närvikiu taastumisele vaatamata. Ajukoort on kohanenud mainitud kiu kaudu välja saatma impulsse väikese sõrme liigutamiseks, nüüd aga on analoogilise impulsi (soovi) tagajärjeks pöidla aduktsioon. Samuti orienteerib ajukoort ekslikult võõraste paika kasvanud aferentne närvikiud; teatavat sõrme tabavat nõelatorget võib patsient sel puhul tunda hoopis mujal. Patsient peab sellistel puhkudel ärrituspaiga tähenduse ümber õppima ja lihastesse suunatavad impulsid vajalikult ümber rühmitama. Selline tsentraalnärvisüsteemi funktsionaalne plastilisus on aga inimese puhul suhteliselt hästi säilinud üksnes varases lapseas.

Närvikiudude regeneratsioon ei toimu tsentraalnärvisüstees-

mis. Sama kehtib spinaalnärvide dorsaalsete juurte kohta. Schwanni rakkude puudumise tõttu tähendatud paikades ei teki siin ka mitte regenereeruvate kiudude toetamiseks ja kasvusuuna määramiseks vajalikke Büngneri kiude.

Närvikoe histogenees

Domineerivalt kehtiva arvamuse kohaselt on kõik närvi- ja gliakoe elemendid ektodermaalset päritolu. Peaaegu kogu närvisüsteemi esmasteks algmeteks on neuraaalplaat ja sellest arenev neuraaalitoru koos viimase naabruse jäävate paariliste ganglioniliistudega. Neuraalitorust kujuneb kesknärvisüsteem koos siit arenevate valgus- ja haistmisretseptoritega ja siit väljakasvavate mootorsete närvidega, vahepeal segmenteerunud ganglioniliistust aga kraniaal- ja spinaalganglionid ning oletatavasti ka vegetatiivsed neuronid. Osa retseptoreid maitsemiskarikate ja kõrvalabürindi näol kui ka mõningad tsebraalnärvide ganglionid arenevad iseseisvatest ektodermi paksenditest, plakkoodidest.

Algul on neuraaalitoru kiiresti paljunevad rakud kõik ühesugused ja üksteisest ebaselgelt eraldatud. Hiljem diferentseeruvad nad esmalt kahes suunas — ependüümiks ja neurogliaks kujunevateks spongioblastideks, ja neuronite eellasteks — neuroblastideks. Analooiline on lugu ganglioniliistu rakkudega, millest osa kujuneb perifeerseteks neuroniteks, teised aga arenevad spongioblastidena kas satelliitrakkudeks või Schwanni rakkudeks.

Neuroblastideks kujunevad rakud omandavad pirnja kuju, nende tuuma lähedal ilmuvad esmased neurofibrillid ning nende peenemast otsast kasvab välja fibrille sisaldav rakujätke — akson. Kasvades ja amöboidselt liikudes tungib arenev akson naabruses esinevate koe-elementide vahele, kusjuures tema jämenenud, kasvukolviks nimetatavat otsa katvad peened ogajad jätked sirutuvad järjest ettejäävate rakkude ja kiudude suunas välja ja uuesti sisse tõmbudes kaovad. Kõik noored närviraku jätked on algul katmata, seda enam et müeliini ja neurolemmi moodustavad spongioblastid järgnevad aksonjätkele alles hiljem. Neuroblastid diferentseeruvad neuroniteks rühmiti, kusjuures kõik nende aksonjätked kasvavad närvikiudude kimbuna või juhteteena ühes suunas.

Ganglioniliistu segmentidest arenevate aferentsete neuronite kehad (ganglionirakud) jäävad kogu eluajaks tsentraalnärvisüsteemist väljapoole (kraniaal- ja spinaalganglionidesse). Nende perifeerne (dendriit-) jätke suundub aferentsete närvide telgslindrina mitmesugustesse organitesse, tsentraalne jätke aga kulgeb (seljaajunärvides dorsaalse juure kaudu) kesknärvisüsteemi. Ganglionirakud, millest väljuvad motoorsed ja vegetatiivsed kiud,

jäävad püsima kesknärvisüsteemi. Samuti on lugu assotsiatiivsete ganglionidega. Osa diferentseerumata rakke lahkub neuraaltuubist ja, rännanud keha erinevatesse osadesse, kujunevad neist vegetatiivsed ganglionid. Mõnede neurohistoloogide arvates võivad perifeersed neuronid tekkida kohapealsetest mesenhümaalse päritoluga rakkudest tsentrist siia kasvanud närvikiudude indutseerival toimel.

Närvikiudude kasvu suunda määravate teguritena iseloomustatakse eeskätt mehaanilisi momente (ümbritseva koe ehituse näol) ja lõpporgani ainevahetusproduktide indutseerivat või kemotaktilist toimet. Seejuures tuleb arvestada, et arenevate närvikiudude teekond on varajases embrüonaaleas innerveeritavate algmete neuraaltorule lähedase paigutuse tõttu väga lühike ja et närvikiudude teatavasunaalne väljakasvamine langeb ajaliselt ühte innerveeritava algme kujunemise või intensiivsema arenguga. Areneva organi kasvu suunda määravale osatähtsusele osutab muuhulgas asjaolu, et jäsemesse kasvav närvitüvi võib vastava jäsemealgme transplanteerimise puhul (amfiibidel) vastavalt viimase asukohale oma kasvu suunda muuta. Teisest küljest mõjustab närvitüvi omakorda ka vastava organi arengut. Kui teatavasse organi algmesse suunduv närvitüvi läbi lõigata, siis aeglustub organi areng ja on samal ajal mõnevõrra häiritud.

Kiudude müeliniseerumine, mis algab Schwanni rakkude tuumade naabruses ja kulgeb siit internoodiumide mõlema otsa suunas edasi, langeb ajaliselt ühte vastavate kiududerühma talitluse algusega. Üldiselt müeliniseeruvad esmalt aferentsed kiud ja seejärel nende impulsse edasiviivad eferentsed kiud. Asjaolu, et spinaalnärvide motoorsed juured sensiiiblitest juurtest varem müeliniseeruvad, seletub sellega, et esmased impulsid suunduvad siia vestibulaarnärvi ja trigeeminusnärvi poolt vastuvõetud ärrituste näol, mitte aga paiksete dorsaalsete juurte kaudu. Ka aju suurtes poolkerades toimub müelinisatsioon esmalt sensiiiblitest teedes ja alles siis algab motoorse püramiidtee müeliniseerumine.

Inimesel algab müelinisatsioon tsentraalnärvisüsteemis viiendast embrüonaalkuust ja lõpeb esimestel eluaastatel. Püramiidtee müelinisatsioonis on eristatavad seejuures kaks etappi. Müelinisatsioon algab siin inimloote puhul kaheksandal-üheksandal embrüonaalkuul, imikueas peatub ta mõnevõrra, kuid umbes kaheksandal kuul, mil laps alustab kõndimisharjutusi, jätkub müelinisatsiooniprotsess intensiivselt.

KUDEDE EVOLUTSIOON

Kudede evolutsiooni teid ja seaduspärasusi on kõige üksikasjalisemalt uuritud nõukogude histoloogide A. A. Zavarzini, N. G. Hlopini ja nende kaastöötajate poolt. Mõistes evolutsioonilise lähtekohta tähtsust kudede iseloomu õigel tõlgendamisel, töötas A. A. Zavarzin esimesena välja vastava evolutsiooniteooria. Tema poolt väljatöötatud kudede evolutsiooniõpetus kannab kudede ehk histoloogiliste struktuuride parallelismi teooria nimetust. N. G. Hlopini poolt on välja töötatud kudede divergentse evolutsiooni ja fülogeneetilise süsteemi teooria.

A. A. Zavarzini poolt rajatud kudede evolutsiooni parallelismi teooria ehk paralleelsete ridade seadus väidab, et kudede diferentseerumine on tingitud organismi suhetest väliskeskkonnaga, sest üksnes selline vastastikune sõltuvus tagab hulkrakse organismi põhilised elementaarsed funktsioonid. A. A. Zavarzin väidab, et hulkrakse organismi ja väliskeskkonna suhete esmaseks tagajärjeks on kudede ürgne eristumine. See seisneb pärilikult kinnitatud omadustega kahe koetüübi kujunemises, millest üks tüüp on piiristamisfunktsiooniga piirikude ja teine sisekeskkonna kude, millele üldised morfoloogilised tunnused kajastavad nende funktsionaalseid omadusi. Edasise evolutsiooni kestel ilmuvad piirikoe rüpes nimetatuile lisaks närvi- ja lihaskude, mis hiljem sulunduvad sisekeskkonda.

A. A. Zavarzin suunas erilist tähelepanu üksteisega suguluses mitteolevate loomarühmade kudede ehituse sarnastele joontele, lugedes kudede evolutsiooni karakterseks omapäraks nende fülogeneesis toimunud paralleelset ja konvergentset arengut.

Analoogiliste kudede ehituse sarnasus erinevates loomarühmades on Zavarzini arvates tingitud vaadeldavate kudede poolt sooritatud ühesugustest ülesannetest organismis. Seejuures on kudede evolutsiooni tingivaks jõuks nende funktsiooni muutumine seoses organismi muutunud vajadustega, mis omakorda on tingitud keskkonna muutustest. Koos organismi elamistingimuste muutumisega muutub Zavarzini väite järgi esmalt organite talitus ja alles seejärel ka erinevate kudede struktuur. Kudede (nagu kogu organismi) evolutsiooni primaarseks teguriks on seega väliskesk-

kond. Organismid luuakse nende olelemistingimuste ehk väliskeskonna kaudu, kudede kujundajaiks on aga organismisisesed talitlemistingimused. Morfoloogiliste muutuste paralleelsus või isegi konvergeerumine tekib kudedes seetõttu, et organismide eksisteerimistingimuste mitmekesisusele vaatamata jäävad funktsionaalsed nõudmised kudedele ka väga erinevates organismides põhijontes ometi sarnasteks. Zavarzin eristab kudede nelja põhi-funktsiooni: 1) piiristamisfunktsiooni (mis haarab endasse ka vahetusfunktsiooni väliskeskonnaga), 2) sisemist ehk sisekeskkonnas toimuvat ainevahetust, 3) liigutuslikku ehk mootorset talitlust ja 4) erutatavust. Ka väga erinevates keskkonnatingimustes tekkinud organismid esitavad oma kudede suhteliselt võrdseid nõudmisi, mistõttu kudede evolutsioon kulgeb ühtlaselt üksnes nende funktsionaalse jõudluse tõusu suunas. Samad põhjused, mis tingivad liikide hulga ja mitmekesisuse suurenemist, on ühtlasi tegureiks, mis tagavad nelja põhilise koerühma (epiteel- ehk piirikoed, tugikoed, lihaskoed, närvikoed) ühesuunalise täiustumise.

Zavarzin resümeerib kudede evolutsioonisse puutuva seisukoha järgnevalt: «Kõikide, ka kõige erinevama päritoluga loomade ühesugused koed teevad läbi evolutsiooni, mille kestel nad säilitavad alati oma süsteemilise kuuluvuse (koe evolutsiooni paralleelsete ridade seadus).»

N. G. Hlopin koolkond uuris seevastu homoloogiliste ja analoogiliste kudede ehituse erinevusi. Kudede iseloomu kujunemises on juhtivaks momendiks mitte niivõrd nende funktsioon kui geneetiline päritolu. Lugeses kudede arengut allutatuks evolutsiooni üldistele morfoloogilistele seaduspärasustele, suunas N. G. Hlopin oma tähelepanu selle seisukoha tõestamisele ja kudede ümberkujunemise jälgimisele nende evolutsioonis, s. o. fülohistogeneesi küsimustele.

Hlopin evolutsioonilise histoloogia õpetuses on kudede klassifikatsiooni alusena arvestatud mitte kudede normaalsetes tingimustes avalduvaid morfoloogilis-füsioloogilisi tunnuseid, vaid nende evolutsioonilise arengu ajalugu, mis kajastub nende ontogeneesis ja nende muutuste kogumikus, mis ilmnevad kudede erinevates eksisteerimise (transplantatsiooni korral, koekultuuride patoloogiliste muutuste puhul jne.) tingimustes. Arvestades seda, ütleb Hlopin, et kudede kui organismide elava ehitusmaterjali bioloogilised omadused on fülogeneetiliselt tingitud, on täiesti loomulik laiendada seda seisukohta mitte üksnes organismis tavalistes tingimustes eksisteerivate koeliste struktuuride morfoloogilistele ja funktsionaalsetele omadustele, vaid ka nende kõikide muutuste kogumile, mis ilmnevad eksperimentaalsetes või patoloogilistes tingimustes. Teiste sõnadega: peab arvama, et kudede struktuursete ja funktsionaalsete erinevuste kogumik, mis avaldub mitmekesisuses eksisteerimistingimustes, peab alluma kindlatele seaduspärasustele, mis sõltuvad histoloogiliste struk-

tuuride ajaloost. Iga tavalistes tingimustes nähtavat organismi histoloogilist struktuuri tuleb tõlgendada kui vastava koe eksisteerimise vormi tema mitmekesisete muutuste võimalikus ahelas. Viimaste kogum annab koetüüpide kohta kõige täielikuma ja mitmekesisema karakteristika.

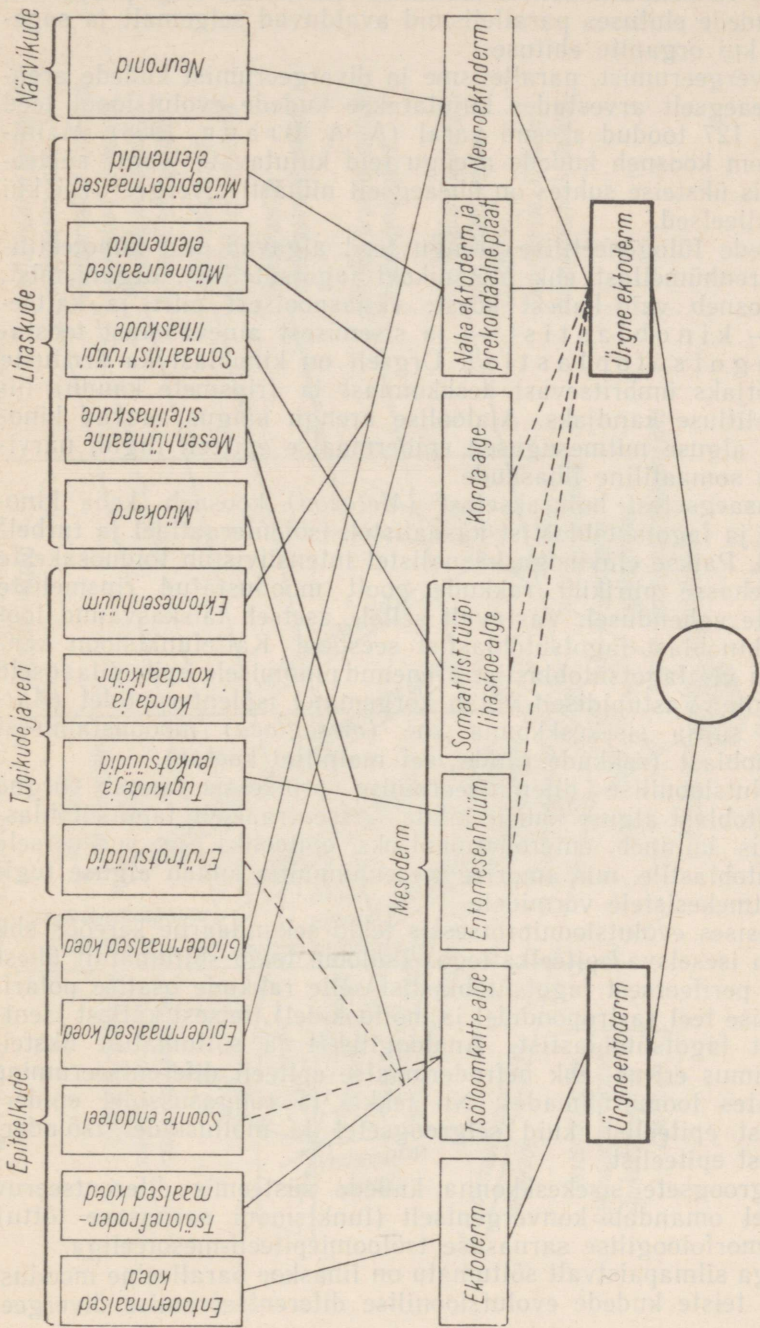
Vastavalt divergentse evolutsiooni teooriale arenevad koed fülogeneesis ja ontogeneesis lahknevalt, lahutamatus seoses organite arenguga. Kudede evolutsioon toimub olelemistingimustest sõltuvalt, kusjuures nad kas säilitavad kuuluvuse teatavas morfoloogilisse kudede rühma või lähevad üle hoopis teise morfoloogilisse rühmitusse, millel on koguni teine funktsionaalne tähendus. Loomade üldise ehituse komplitseerumine tingib reeglina ka koevormide rohkenemist ja nende funktsionaalse spetsialiseerumise mitmekesistumist. Nii näiteks arenes selgroogsetel mitmekihiline kate-epiteel (epidermis) koos karvade ja näärmetega, mis puuduvad selgrootuil; samuti arenes selgroogseil luukude. Iga koe omadusi määrab seejuures tema päritoluallika kõrval ka tema arengutee. Seetõttu on epiteelkoed, lihaskoed ja osaliselt ka sidekoed geneetilises mõttes kudede rühmad. Mõningad koed (näit. korda kude) on evolutsiooniprotsessis muutunud niivõrd tugevasti, et neid on võimatu paigutada ühessegi tavalise klassifikatsiooni puhul kasutatavasse nelja rühma.

Selgroogsete kudede geneetilise süsteemi ja tavalise (morfoloogilis-füsioloogilise) klassifikatsiooni võrdlus on esitatud joonisel 126. Kaheldavad geneetilised suhted üksikute kudede vahel on selles märgitud punktiirjoontega.

Zavarzini poolt väljatöötatud kudede paralleelse ehk konvergentse arengu ja Hlopini poolt püstitatud kudede divergentse arengu teooria selgitavad ühe ja sama keeruka arenguprotsessi erinevaid külgi. Esimene neist suunab tähelepanu peamiselt kudede arengu põhjustele, teine aga arengu suundadele. Edasine, veel väljatöötamist ootav üldine kudede evolutsiooni teooria peab suutma seletada niihästi fülohistogeneesi kui ka seda esilekutsuvaid tegureid.

Nõukogude evolutsioonilise histoloogia probleemide kaasaegsed uurijad on arvamusel, et kumbki tähendatud teooriatest kajastab kudede evolutsiooni üksnes ühtainsat, sealjuures erinevat külge ja et kudede evolutsioonilises arengus ilmestub tõepoolest vastandlikkuste — konvergentsi, parallelismide ja divergentsi ühtsus. Kudede areng toimub nende divergentsete muutuste parallelismide taustal.

Organismide ajaloolises arengus divergeeruvad kõik tunnuste kategooriad, sealhulgas ka koelised struktuurid. Fülogeneesiprotsessi käigus kasvab kudede mitmekesisus, kuid kogu see mitmekesisus mahub põhiliselt kudede nelja rühma vastavalt elavate süsteemide neljale põhiomadusele — piiristamisele, sisemisele ainevahetusele, kontraktiilsusele ja irritaablusele. Koed on materjalidena lihtsamad ja funktsionaalselt vaesemad kui neist moo-



Joonis 126. Histoloogiliste struktuuride loomuliku (ajaloolisel printsiibil rajaneva) süsteemi ja kudede morfoloogiliste rühmade vaheliste suhete skeem, (N, G, Hlopini järgi.)

dustuvad organid, mistõttu nad võrdsete nõudluste puhul reageerivad rohkem ühetaoliste muutuste kaudu. See ongi põhjuseks, miks kudede ehituses paralleelsed avalduvad selgemalt ja sagedamini kui organite ehituses.

Konvergeerumist, parallelisme ja divergeerumist kudede arengus üheaegselt arvestades kujutatakse kudede evolutsiooni teed joonisel 127 toodud skeemi varal (A. A. Braun, 1958). Mainitud skeem koosneb kudede arengu teid kujutavate joonte süsteemist, mis üksteise suhtes on üheaegselt niihästi divergeeruvad kui ka paralleelsed.

Kudede fülogeneetilise arengu teed algavad siin hüpoteetilisest parenhümellast ehk Metšnikovi fagotsütellast, organismist, mis koosneb vaid kahest koest: väljaspoolsest piiri- ja kaitsekoest — kinoblastist — ja sisemisest ainevahetust teostavast fagotsütoblastist. Ürgselt on kinoblast ka ärrituste vastuvõtjaks ümbritsevast keskkonnast ja (ripsmete kaudu) liikumistalitluse kandjaks. Ajaloolise arengu käigus saavad kinoblastist alguse mitmesugused epidermaalse epiteeli liigid, närvi-koed ja somaatiline lihaskude.

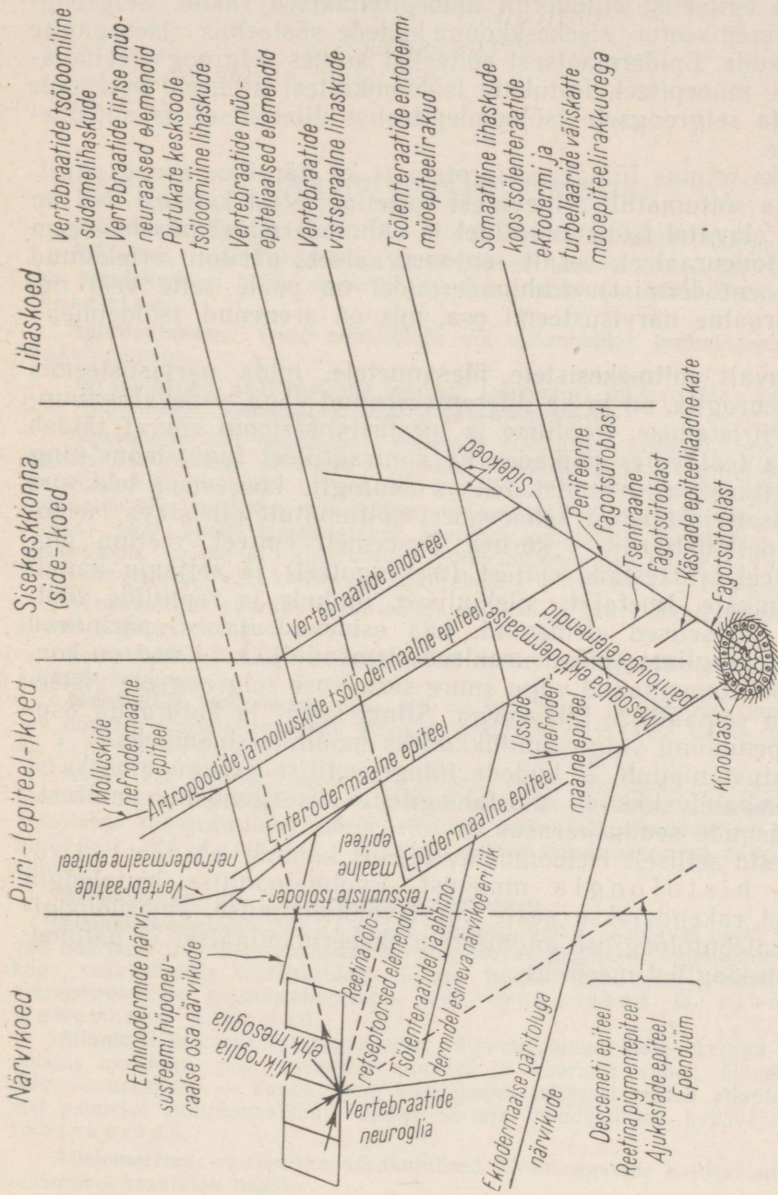
Kaasaegsetest hulkraksetest (*Metazoa*) koosneb keha kinoblastist ja fagotsütoblastist käsnaistel, tsölenteraatidel ja turbellaaridel. Paikse eluviisiga käsnaistel intensiivistub toiduosakeste vool kehasse piirikihi rakkude poolt moodustatud ripsmeliste kambrite vahendusel. Vastavalt sellele asetseb täiskasvanud loomadel kinoblast fagotsütoblastist seespool. Kattefunktsioon kandub siin üle fagotsütoblastist arenenud pindmisele epiteelilaadsele rakukihile. Vastupidiselt võtab kõrgematel tsölenteraatidel (*Anthozoa*) sültja sisekeskkonna koe (*mesogloea*) moodustamisest osa kinoblast (rakkude rände teel mainitud koesse).

Evolutsioonilise diferentseerumise protsessis annab ürgne fagotsütoblast alguse kahele kihile — tsentraalsele fagotsütoblastile, mis kujuneb enterodermaalseks epiteeliks, ja perifeersele fagotsütoblastile, mis amorfse mesenhüümina annab alguse tugi-koe mitmekesistele vormidele.

Edasises evolutsiooniprotsessis tekib sekundaarne kereõõs ehk tsöloom iseseisva epiteelkattega. Tsöloom tekib sõltumatult ühest küljest perifeersest fagotsütoblastist selle rakkude osalise polariiseerumise teel (artropoodidel ja molluskidel), teisest küljest tsentraalsest fagotsütoblastist. Analoogiliselt ja sõltumatult üksteisest toimus eritus- ehk nefrodermaalse epiteeli diferentseerumine erinevates loomarühmades. Nii tekkis ta rõngasussidel epidermaalsest epiteelist, kuid selgroogsetel ja molluskidel tsölodermaalsest epiteelist.

Selgroogsete sisekeskkonna kudede süsteemis diferentseeruv endoteel omandab konvergenselt (funktsiooni sarnasuse tõttu) suure morfoloogilise sarnasuse tsöloomiepiteeli-mesoteeliga.

Väga silmapaistvalt sõltumatu on lihaskoe paralleelne moodustumine teiste kudede evolutsioonilise diferentseerumise divergee-



Parenhümella (Mešnikovi fagotsüütella)

ruvas protsessis. Nii tekkis epidermaalsest epiteelist somaatilise lihaskude, kaasa arvatud tsölenteraate ektodermi müoepiteliasid rakud. Samal viisil arenesid tähendatud loomadel enterodermaalsest epiteelist entodermi müoepiteliasid rakud. Selgroogsetel diferentseerus sisekeskkonna kudede süsteemis siseorganite silelihaskude. Epidermaalsest epiteelist arenes selgroogsetel nahapäärmete müoepiteel. Putukate tsöloomkattest arenesid kesksöole lihased ja selgroogsete tsöloomiepiteelist diferentseerus südamelihaskude.

Lõpuks toimus fülogeneesiprotsessis ka närvikoe areng paralleelselt ja sõltumatult erinevatest epiteliasidest katetest. Nii on kaasajal elavatel tsölenteraatidel ja ehhinodermidel närvisüsteem osalt ektoneuraalset, osalt entoneuraalset päritolu (tekkinud ekto- ja entodermist). Ehhinodermidel on peale selle veel nn. hüponeuraalne närvisüsteemi osa, mis on arenenud tsöloomiepiteelist.

Vastavalt mitmekesisitele ülesannetele, mida närvisüsteemis täidab neuroglia, on ta ka diferentseerunud väga erinevates suundades. Piiristamise, troofilise ja toetusfunktsiooni kõrval täidab neuroglia teatavates paikades ka kontraktiilset funktsiooni ning isegi ärrituse vastuvõtmist. Nii on neuroglia koosseisus tekkinud paralleelselt ja teistest kehaosadest sõltumatult piiristava iseloomuga kostruktuurid — kornea Descemeti epiteel, reetina pigmentepiteel, ajukestade epiteel (meningoteel) ja seljaaju kanali endopneumokate. Imetajate silekiulised, lindude ja reptiilide võotkiulised lihased elemendid, mis esinevad iirises, pärinevad samuti neurogliast (müoneuraalsed elemendid), kuid nad on konvergentset omandanud väga suure sarnasuse selgroogsete visteraalse ja somaatilise lihaskoega. Silma kepp- ja kolbrakud osutuvad endopneumiumi valgustundlikkudeks modifikatsioonideks.

Esitatust nähtub, et kudede fülogeneetilise arengu aluseks on nende kohanduslikkude morfoloogiliste divergentsete muutuste paralleelismide seaduspärasus.

Kudesid selliselt iseloomustav õpetus kannab evolutsioonilise histoloogia nimetust. Evolutsioonilise histoloogia uurimisel rakendatakse peale võrdlevhistoloogilise, embrüoloogilise ja paleontoloogilise andmestiku eksperimentaalset ja patoloogilise-histoloogilist meetodit.

TERMINOLOOGILINE SÖNASTIK

Adenomeer ehk näärme lõpposa, sekreeti valmistav näärme osa.

Aferentne, (verd organisse, närviimpulssi kesknärvisüsteemi) juurdetoov ehk juurdekandev; näit. aferentne veresoon, aferentne närv. Vastandmõiste: eferentne.

Aglutinatsioon, (vere punaliblede või mikroobide) kokkukleepumine või kokkuliimumine.

Agranulotsüüt, tsütoplasmas terakesi (sõmeraid) mittesisaldav vere valge-
lible (lümfotsüüt, monotsüüt). Vrd. granulotsüüt.

Ainevahetus ehk **metabolism**, elusaines (rakkudes, kudedes, organites või organismides) toimuv protsess, mille varal väliskeskkonnast hangitud ained (toit) muudetakse (assimilatsiooni ehk anabolismi teel) vastavale organismile omasteks aineteks, mis hiljem (dissimilatsiooni ehk katabolismi teel) uuesti lammutatakse. Seeditud toitainete omastamises ehk assimilatsioonis seisnevat ainevahetust nimetatakse ka plastiliseks ja lammutusprotsessidest koosnevat ainevahetust energieetiliseks.

Akromaatiline aparaat, tsentrioolide, tähtede ja käävi ühine nimetus mitootiliselt jagunevas rakus.

Akromaatiline kääv, mitoosi puhul tekkiv tsentrioolidevaheline käävjas kiudude kogumik.

Akromatiin, tuumasisene aine, mis on fikseeritud ja värvitud tuumas nähtav nõrgalt värvunud kiudude võrguna (akromaatiline võrk, nimetatud ka lüüsi võrguks).

Akson ehk **neuriiit**, närviraku (ainus) jätke, mis juhib erutuslainet ehk impulssi tsellulifugaalselt teiste närvirakkude, lihaskiudude ja näärmerakkude (või teiste koe-elementide) juurde. Koosneb neuro- ehk aksoplasmast ja neurofibrillidest. Vrd. dendriit. Kitsamas mõttes müeliniseerunud närvikiu telg-silinder.

Aktsessoorne, lisa-; näit. aktsessoorne organ.

Albuminoossed ehk seroossed **näärmed**, valku sisaldavat nõret valmistavad näärmed, mis histoloogiliselt iseloomustuvad lõpposade kapillaarse valendikuga, rakuvaheliste kapillaaridega, ümara tuuma tsentraalse paigutusega ja sekreedisõmerate happelembesusega. Vrd. mukoossed ja albuminomukoossed näärmed.

Allantois, primitiivsest tagasoollest väljasopistunud loote uriiniga täitunud põisjas lootekest, mis, asetledes amnioni ja koorioni vahel, ühineb peene juha — urahhuse — kaudu loote kusepõiega. Inimesel esineb allantois (kolmel esimesel embrüonaalküül) umbse sõrmja moodustisena nabaväädis. Vt. lootekestad.

Allelomorfsed, vastastikku võrdkujulised. Kromosoomide kujuvariantide kirjeldamisel kasutatav mõiste.

Alveool, põieke (ehk somp), avarat valendikku omav näärme (ümar või ovaalne) lõpposa. Sageli kasutatakse näärme atsinusega võrdses tähenduses. Ka kopsu- ja hambasompude puhul kasutatav.

Alveolaarne, alveole sisaldav või kujult alveole meenutav moodustis.

Amitoos, raku jagunemine tsütoplasma ja tuuma pooleks nõordumise teel, kusjuures raku ehitus säilib enam-vähem muutumatuna. Vrd. mitoos ehk karüokinees.

Amnion, muna- või emakasiseselt arenevat loodet ümbritsev lootekest, mis lootega seostub nabaväädi kaudu ja mis oma õones sisaldab (amnioni-) vedelikku. Vrd. lootekestad.

Amnioidid, loomad (roomajad, linnud ja imetajad), kelle muna- või emakasiseselt arenevat loodet ümbritsevad lootekestad. Vastandmõiste: *anamnioidid*.

Amorfne, kujutu või struktuuritu.

Anabolism, vt. *assimilatsioon*.

Anafaas, mitoosifaas, milles toimub kromosoomide jaotumine tütarakkude vahel või mis iseloomustub kromosoomide liikumisega ekvatoriaalpinnalt raku-pooluste suunas. Vt. karüokinees ehk mitoos.

Anamnioidid, lootekesti mitteomavad (vees arenevad) selgroogsed — kalad ja kahepaiksed. Vastandmõiste: *amnioidid*.

Anastomoos, närvide, vere- ja lümfisoonte (kui ka teiste piklikkude moodustiste ja rakkude) seostumine ehk ühendumine harude kaudu.

Anastomoseeruma, anastomoose moodustama.

Angström (Å), mõõtühik, mis võrdub $\frac{1}{10\,000}$ mikroniga. Vt. mikroskoopilised mõõtühikud.

Animaalne ehk loomne, loomadele omane. Vastandmõiste: *vegetatiivne*.

Animaalne poolus, polületsitaalse (sauropsiidide ja enamiku kalade) ning mesoletsitaalse (enamiku amfiibide — vesiliku, konna) munaraku oša, milles esineb vähe rebuterakesi ja millest tekib suundekehake. Vastandmõiste: *vegetatiivne poolus*.

Anisotroopsus, aine omaduste ebavõrdsus ruumi erinevates suundades; histoloogias mõistetakse anisotroopsuse all eeskätt optiliste omaduste ebavõrdsust, mis avaldub näiteks skeletilihaskiudude nn. anisotroopsetes diskides. Vrd. *isotroopsus*.

Apikaalne, tipmine, raku tipus või tipu läheduses asetsev. Vrd. *basaalne*.

Aplicantsaalid, platsentat mitteomavad (munas arenevad) amnioidid — roomajad, linnud ning imetajaist ainupilulised ja kukkurloomalised. Vrd. *platsentaalid*.

Apokriinne sekretsioon, apokriinsetele näärmetele (apokriinsed higinäärmed, piimanäärmed) omane sekretsioonimoodus, mille puhul tekkinud nõre väljutatakse koos raku apikaalse, sekreeti sisaldava osaga. Vrd. *merokriinne* ja *holokriinne* sekretsioon.

Apositsionaalne kasv, kasv aine lisandumise ehk iadestumise teel kasvava struktuuri välispinnale (pealistuv kasv); omane puittaimedele ja loomorganismis tugevat konsistentsust omavatele organitele (luudele, kõhredele).

Argüofiilne ehk *argentafiinne*, hõbedalembene, hõbedasooladega impregneeritav ehk immutatav; hõbedat tema soolast taandav. Teatavate raku koostisosade või koe-elementide omadus.

Argüofiilsed kiud, vt. *retikuliinikiud*.

Assimilatsioon (ehk *anabolism*), sünteesiv ehk konstruktiivne ainevahetusfaas: protsesside kogum, mille varal toidu koostisosad muudetakse kehale omasteks aineteks. Vrd. *dissimilatsioon* ja *ainevahetus*.

Assotsiatsioon, seos, seostumine, omavaheline ühendumine.

Astrosfäär, tsentrosoomi ehk rakutsentri osa, mis koosneb radiaalse paigutusega tsütoplasmaalsetest niidikestest.

Astrotsüüt, liik gliarakke, mis karakteriseeruvad arvukate ja pikkade hargnevate jätketega.

Asurofiilne ehk *asuurilembene*, asuuriga (aniliinvärv) kergesti värvuv; mõningate (valgete vereliblede) tsütoplasmasiseste sõmerate omadus.

Atraksioonisfäär, vt. *astrosfäär*. Tarvitatakse mõnikord ka rakutsentri tähenduses.

Atreesia, avausetus, normaalse avause (väärarenguline) puudumine; histoloogias nimetatakse ovariaalfolliikulite hävimist nende atreesiaks (folliikulite atreesia).

Atroofia, rakkude, kudede või organite suuruse vähenemine häiritud ainevahetuse tagajärjel, mille puhul kvalitatiivsed muutused vähenenud struktuurides on vähem silmatorkavad. Eristatakse füsioloogilist atroofiat (näit. tüümuse, ovaaride ja piimanäärmete ealine taandareng ehk involutsioon, raukusatroofia jt.) ning mitmesuguste kahjustavate agensite toimel arenenud patoloogilist atroofiat. Vrd. aplaasia ehk agee-ees ja düstroofia.

Atsidofiilne ehk happelembene (ka oksüfiilseks ja eosinofiilseks nimetatav), happelise värviga värvuv raku või koe koostisosa. Vt. happeline värv.

Atsidofiilne granulotsüüt, vt. eosinofiilne granulotsüüt.

Atsinoosne, atsinusi sisaldav või atsinuse kuju meenutav. Vt. atsinus.

Atsinus, ümar või ovaalne näärme lõpposa, millel on kitsas (kapillaarne) valendik. Eriti pankrease näärme lõpposade tähenduses kasutatav mõiste. Sama mõistega tähistatakse ka kopsude teatavaid (kopsualveoole sisaldavaid) ehituslikke ühikuid (kopsuatsinused).

Autolüüs, rakkude ja kudede surmajärgne lagunemine ehk lahustumine (seedumine) nende eneste poolt produtseeritud ensüümide toimel (enese-seedimine).

Autosoom, tavaline kromosoom (vastandina sugukromosoomile).

Basaaline värv, värvilise orgaanilise aluse ja mineraalsoola (tavaliselt kloriidi) ühend.

Basaalkehakesed, tsütoplasma vaba pinna läheduses esinevad sõmerad, millest väljuvad rakkude ripsmed.

Basaalmembraan, katte- või näärme-epiteeli all seisvast sidekoest eralduv õhuke kile, mis koosneb struktuuritusse põhiainesse sulundunud argürofiilsete kiudude võrgust.

Basaalne, raku (eriti epiteeliraku) alusesse puutuv; aluses asetsev. Vrd. apikaalne.

Basofiilne, aluseliste värvidega hõlpsasti värvuv.

Basofiilne granulotsüüt, aluseliste värvidega tingeeruvat sõmerust tsütoplasmas sisaldav vere valgelible.

Bipolaarsed rakud, kaht jätket omavad (närv-)rakud.

Blasteem, morfoloogiliselt diferentseerumata rakkude koondis; uusi koe-elemente või organeid moodustada suutev elava koe osa; värske koedefekti pinnal ühetaoliste rakkude kogum, millest arenevad kaotsiläinud organi mitmesugused koed. Vrd. kambiaalne kude.

Blastoderm ehk iduketas, partsiaalse (osalise) lõigustumise puhul rebu pinnal tekkiv rakukiht.

Blastomeer ehk lõigustusrakk, lõigustumise, s. o. viljastunud munaraku esmaste jagunemiste teel tekkinud rakk. Blastomeerid karakteriseeruvad morfoloogilise ühetaolisusega ehk diferentseerumatuslega.

Blastotsööl (lõigustumis- ehk segmentatsiooniõõs), vedelikku sisaldav blastulasine õõs.

Blastotsüst ehk idupõis, idulase varasem arenguaste, milles ta koos trofoblastiga meenutab vedelikuga täitunud ümarat (inimesel), ovaalset (hobusel, lihatoidulistel) või pikka niiditaolist põit (mäletsejalistel, seal). Vrd. blastula.

Blastula, idulase kehaks kujuneva rakulise materjali arenguaste, millega lõpeb muna lõigustumine. Eristatakse vedelikuga täitunud kerajat tsöloblastulat (amfiibidel, lantsettkaladel), õõnsuseta sterrobblastulat (imetajail), rebuga täitunud (partsiaalse lõigustumise puhul tekkivat) periblastulat (lüliljalgetel) ja diskoblastulat, mille välimise seinna moodustab blastoderm ja allpoolse seinna lõigustumata rebu (kaladel, roomajatel ja lindudel).

Büngneri kiud, närvikiu degeneratsiooni tagajärjel kiu asemele Schwanni

rakkudest tekkinud sümplastiline niitjas moodustis perifeerses närvisüsteemis, mida oma kasvamisel kasutab «juhteteena» regenereeruv aksion.

Cohnheimi väljad, vöötlhaskiu ristlõikes nähtavad müofibrillide koondised, mis on üksteisest eraldatud lihaskiu tsütoplasma (sarkoplasma) alade kaudu.

Degeneratsioon, vt. düstroofia. Vrd. Walleri degeneratsioon.

Denaturatsioon, valgu loomulikkude omaduste muutumine keskkonna füüsikaliste või keemiliste muutuste tagajärjel. Denaturatsioon avaldub valkude lahustatavuse languses, nende lahuste viskoossuse kasvus, fermentatiivsete, antigeensete ja teiste omaduste muutustes jne.

Dendriit, närviraku erutust tellulipetaalselt juhtiv haru; morfoloogiliselt nimetatakse dendriidiks närviraku lühikest pöösasjalt hargnevat (tsütoplasma- list) jätket.

Dentiin, hambapulpi vahetult piirav ja väljast emailiga või tsemendiga kattunud substants, mida moodustavad pulbi pinnal asetsevad silinderjad (mesenühumaalse päritoluga) rakud — odontoblastid.

Derivaat ehk **tekis**, millestki (ürgsemast) arenenud või tekkinud.

Destruktiivne, lammutav, normaalset struktuuri vigastav.

Detriit, hävinud rakkude või koe peeneteraline lagumass.

Detsiidua, varikiht, raseduse (tiinuse) puhul vahav emaka limaskesta osa, mis sünnituse järel emakast eraldub.

Diapedees, vere rakuliste elementide läbitungimine ehk läbirändamine veresoonte (vigastamata) seinast.

Diaster ehk **kaksiktäht**, mitoosi anafaasis raku pooluste suunas rändavate kromosoomide kogumid. Vrd. *monaster*.

Diferentseeruma, kitsama spetsiaalsuse ehk morfoloogilise ja funktsionaalse täiustumise suunas arenema; eristuma.

Diploidne, kahekordne; somaatilise raku ühes tuumas leiduvate kromosoomide arvu (garnituuri) puhul kasutatav mõiste. Vrd. *haploidne*.

Dispersne faas, mikroheterogeense süsteemi või kolloidse lahuse erineva suurusega osakestest moodustuv (lahustatud) faas.

Dispersne keskkond, dispersse süsteemi või kolloidse lahuse pidev (lahustav) faas (gaas, vedelik või tahke keha).

Dispersne süsteem, kahefaasiline (disperssest faasist ja disperssest keskkonnast koosnev) mikroheterogeenne süsteem, mis võib esineda udu, suitsu, tolmu, emulsiooni, vahu, suspensiooni, kolloidsete lahuste ja tahkete kolloidsete lahuste näol. Kõrge disperssusega ehk väga suure faasidevahelise pinnaga ja püsiva kahefaasilisusega või heterogeensusega dispersseid süsteeme nimetatakse kolloidseteks süsteemideks ehk kolloidideks.

Dissimilatsioon ehk **katabolism**, ainevahetuse lammutuslik, energiat vabastav faas. Vrd. *assimilatsioon* ja *ainevahetus*.

Disügootsed kaksikud, kahest munarakust pärinevad kaksikud (võivad teineteisest erineda välimuselt ja soolt). Vrd. *monosügootsed kaksikud*.

Düstroofia (varem patoloogias *degeneratsiooniks* nimetatud), kvalitatiivsete orgaaniliste muutuste teke rakkudes, kudedes või organites häiritud ainevahetuse tagajärjel. Eristatakse valkude, rasvade, süsivesikute ja mineraalide ainevahetuse häiretest põhjustatud düstroofia liike. Vrd. *atroofia*, *nekroos*, *nekrobioos*.

Efektorsed närvilõpped, närvisentritest väljunud impuisside ülekande seadised lõpporganites, eeskätt lihastes ja näärmetes. Somaatilistes lihaskiududes kannavad nad mootorsete plaatide nimetust. Vrd. *aferentsed närvilõpped*.

Ekskreet, eritis, eritusprodukt (uriin, higi jt.).

Ekskreetorne, ekskreeidi moodustamisega seotud.

Ekskretsioon ehk **eritus**, ainevahetuse lõpp-produktide väljutamine nn. ekskreetorsete organite (neerud, maks, jämesool, kopsud, nahk) kaudu.

Ekskriinsed näärmed, näärmed, mis väljutavad oma nõre naha või limas-

kesta pinnale. Ulatuslikuma suuruse puhul on nad varustatud viimajuhadega. Vrd. endokriinnäärmed ehk -organid.

Eksplantatsioon, kudede kasvatamine väljaspool organismi.

Ekstra-, väljaspool asetsemist tähistav eesliide; näit. ekstratsellulaarne (rakuväline), ekstraembrüonaalne (looteväline) jne. Vastandmõiste: intra-

Ekstramuraalne ehk **seinaväline**, toruja või õõnsa organi seinast väljaspool asetsev. Näärmete, närvide jt. asendi kirjeldamisel ja nimetustes kasutatav mõiste. Vastandmõiste: intramuraalne ehk seinasisene.

Ekstratsellulaarne, rakuväline, väljaspool raku asetsev. Vastandmõiste: intratsellulaarne.

Ekto-, väljaspoolset asendit tähistav eesliide (näit. ektoderm, ektoplasma jne.).

Ektoderm, väline iduleht; väline rakukiht gastrula- ja neurulastaadiumis. Ka ektoblastiks nimetatud. Vrd. idulehed.

Ektoplasma, raku tsütoplasma tihedam ja homogeenem (sõmerusteta) väliskiht. Eriti mõningate sidekoerakkude (fibrotsüütide jt.) puhul kasutatav mõiste. Vrd. endoplasma.

Ekvatsioonjagunemine, sugurakkude küpsemisjagunemine, mille puhul kromosoomide arv jääb muutumatuks. Vrd. reduktsioonjagunemine.

Elastiin, vees mitte punduv ja keetmisel ning nõrkade aluste ja hapete mõjul vähe muutuv skleroproteiin, mis esineb elastsetes ehk kollastes kiududes ja membraanides. Vrd. kollageen ja retikuliin.

Elastsed kiud, mitmes tugikoe alaliigis (kiulises sidekoes, elastsetes sidemetes, elastses kõhrkoes) esinevad skleroproteiinist elastiinist moodustunud kollase värvusega ja väga erineva jämedusega (mikroni kümnendikku-dest kuni üle 10 mikroni) kiud, mis on kõikjal isekeskis võrgutaoliselt ühinenud. Nende varal tuakse organite liikuvad või paigast liikunud osad tagasi alg- ehk puhkeseisundisse. Elastsed ehk kollased kiud on histoloogilises preparaadis demonstreeritavad värvimise teel resortsiinfuksiini või ortseiiniga. Vrd. kollageensed kiud ja retikuliin- ehk argürofiilsed kiud.

Elektronmikroskoop, seadis, milles uuritava objekti nähtavaks muutmiseks või pildistamiseks kasutatakse (mitmekümne tuhande kordset suurendamist võimaldavaid) elektronkiiri. Vrd. mikroskoobid.

Elusaine, keerukas valke sisaldav aine, mille olemasolu põhiliseks ja vältimatuks tingimuseks on pidev uuenemine, s. o. bioloogiline ainevahetus. Elusaine moodustavad organismis rakud ning süntsütiaalsed ja sümplasmalised struktuurid ning ta koosneb peale valkude veel nukleiinhapetest koos nende derivaatidega, lipiididest, süsivesikuist, sooladest ja veest.

Embrüo ehk **idulane**, loode, kelle organid ja keha osad on veel arenemata või arenemas ja kes ei sarnane seetõttu ka väljumisel veel oma vanematega. Eeskätt imetajate loomade ja inimese puhul kasutatav mõiste. Vrd. loode.

Embrüogenees, idulase (loote) arenemisprotsess.

Embrüoloogia, õpetus loomade emakasisesest või munasisesest arengust ja kasvust.

Embrüonaalketas, paksem ja seetõttu vähem läbipaistev ala idupöie (blastotsüsti) seinas, millest areneb loote keha. Vrd. iduketas ehk blastoderm.

Endo-, sees asetsemist tähistav eesliide (näit. endoplasma, endoteel, endost jt.). Vrd. ekto-.

Endokriinnäärmed (sisesekretoorsed näärmed), verre ja lümfi suunatavaid toimeaineid — hormone — tootvad (juhata) näärmed: ajuepifüüs, hüpofüüs, kilpnäärre jt. Vrd. eksokriinsed näärmed.

Endomitoos, kromosoomide jagunemine (nende arvu suurenemine) tuumamembraani säilimisega. Vrd. mitoos ja amitoos.

Endoneurium, närvikimbu sees asetsev sidekoeline toestik. Vrd. epi- ja perineurium.

Endoplasma, raku tsentraalne, tuuma ümbritsev, tavaliselt sõmeraid ja

vakuole sisaldav osa. Fibrotsüüde, makrofaagide jt. rakkude puhul kasutatakse mõiste. Vrd. ektoplasma.

Endoplasmaatiline retiikulum ehk ergastoplasmaatiline retiikulum, tsütoplasmasiseste basofiilsete submikroskoopiliste õonesmoodustiste ehk vakuolaarsete struktuuride kogumik, mis esineb kõikides loomsetes rakkudes peale küpsenud erütrotsüütide. Mainitud struktuuri basofiilsust põhjustavad tema pinnal esinevad ribonukleiinhappe sõmerad.

Endost, luud luuõone poolt kattev sidekiuline ja rakuline kest. Vrd. periost.

Endoteel, mesenhüümist arenenud õonesorganite (vere- ja lümfisoonte, liigeste) ühekihilist lame-epiteeli meenutav (rakuline) pinnakate. Vrd. epiteel ja mesoteel.

Endoteliokoriaalne platsenta, kiskjalistele jt. omane platsentavorm, milles koorioniepiteel on lahustanud uteriinepiteeli ja uteriinrooma (kaasa arvatud osa veresoonte seinast), olles vahetus kontaktis emaka veresoonte endoteeliga. Vrd. platsenta.

Ensüüm, vt. ferment.

Enterodermaalne (ehk entodermaalne) koetüüp, idulase (primitiiv-) soole epiteelist arenenud seedekanali pärislimaskestast katte- ja näärmeepiteel. Vrd. epiteelkoed.

Ento-, seespoolset asendit tähistav eesliide (näit. entoderm).

Entoderm, seesmine iduleht; seesmine rakukiht gastrulastaadiumis. Nimetatud ka entoblastiks. Vrd. idulehed.

Eosiin, histotehnikas kasutatav punase värvusega plasmavärv.

Eosinofiilne, eosiiniga hõlpsasti värvuv; eosiinilembene. Eosinofiilsuse kõrval kõneldakse ka oksü- ja atsidofiilsusest.

Eosinofiilne ehk **atsidofiilne granuloosüüt**, happeliste värvidega värvuvat sõmerust tsütoplasmas sisaldav vere valgelible.

Ependümgliaaalsed koed, kesk- ja perifeerses närvisüsteemis esinevad, neuraalplaadist ja plakoodidest arenenud koed, milles ei esine neuronaalset diferentseeringut, vaid mis kannavad piiristamise, toestamise, troofilist, kaitse- ja mõnel puhul ka retseptoorset talitlust. Siia kuuluvad neuroglia, ependüüm, ajuepifüüs, reetina, ajukestad, närvide Schwanni rakud jt.

Ependüüm, ajuvatsakesi ja seljaaju tsentraalkanalit piirav, enamasti ainukihiline või mitmerealine gliosne rakukiht, mille üksikasjaline ehitus erineb regionaalselt. Teatavates paikades kattub pealt liikuvate ripsmetega. Basaalembraan puudub. Rakud heteropolaarse struktuuriga.

Epidermaalne koetüüp, ektodermaalse päritoluga epiteelkude, mille hulka peale epidermise ja kutaanse limaskestast katte-epiteeli ja näärmete paigutatakse mõnelt poolt ka hingamisteede ning osaliselt kuse ja seemne viimasüsteemi epiteel. Vrd. epiteelkoed.

Epidermis, marrask, naha väliskihti moodustav epiteel.

Epineurium, närvikiudude kimpe ühendav ja närvi väljast kattev sidekoeline kest, närviümbris. Vrd. endo- ja perineurium.

Epiteliokoriaalne platsenta, platsenta vorm, milles on säilinud kõik endomeetriumi (emaplatsenta) kihid, kaasa arvatud uteriinepiteel. Esineb näit. seal ja hobusel. Vrd. platsenta.

Epiteloidne, epiteelitaoline, epiteeli meenutav.

Epiteelkoed ehk **piirikoed**, ekto-, meso- ja entodermist arenenud koed, mis, koosnedes heteropolaarse ehitusega rakkudest, moodustavad keha ja organite pinda katvaid õhukeisi (tavaliselt verekapillaare mittesisaldavaid) epiteelikihte (*laminae epitheliales*). Epiteelkoed jagunevad katte-, näärme- ja neuroepiteelkudedeks. Geneetilisest ja võrdlevhistoloogilisest seisukohast lähtudes eristatakse epiteelkoe 1) epidermaalset, 2) enterodermaalset, 3) tsölonefrodermaalset ja 4) ependümgliiaalset tüüpi.

Epiteelikiht (*lamina epithelialis*), katte-epiteelist moodustunud organi sise- või välispinda kattev kiht, mis naha koostisosana kannab epidermise ja serooskestade koostisosana mesoteeli nimetust.

Ergastoplasmaatiline retiikulum, vt. endoplasmaatiline retiikulum.

Erütroblast, vere punalible arengu (tuumaga varustatud) noorvorm.

Erütrotsüüt, vere punalible, hemoglobiini sisaldav rakk, mis imetajatel on tuuma puudumise tõttu kaksiknõgusa ketta kujuline.

Eukromatiin, interkineetilises tuumas retikulaarsena esinev nõrgalt värvuv kromatiin. Vrd. heterokromatiin.

Faas, staadium, periood — bioloogiliste protsesside alajaotuste nimetus.

Faaskontrastne mikroskoop, mikroskoop, mis võimaldab väikeste (raku- või koesiseste) struktuursete elementide kontrastsuse suurendamist (värvimata preparaadis jälgimist) otseste ja uuritavate objektide poolt hajutatud valguskiirte faaside vahelise suuruse sobiva muutmise teel. Vrd. mikroskoop.

Fagotsütoos, mikroobide, rakurusude ja teiste mikroskoopiliste partikkelite aktiivne vastuvõtt (ja hävitamine või deponeerimine) teafavate sidekoe-rakkude — fagotsüütide poolt.

Fastsüükul, kimp, ühist teed kulgevate närvikiudude koondis kesknärvisüsteemis ja närvides.

Feetus, vt. loode.

Ferment ehk ensüüm, katalüsaatorse toimega elava raku (elusaine) poolt valmistatud (valk-)aine. Orgaaniliste ainete lõhustamise kõrval teostavad ferendid ka sünteesi.

Fertilisatsioon, vt. viljastus.

Fibriin, vere hüübimisel (veres lahustunud fibrinogeenist) tekkiv kiudjas valkaine.

Fibrillid, valgusmikroskoobis nähtavad kiulised elemendid maksimaalselt kuni 1-mikronise diameetriga. Nende koondised moodustavad kiude. Fibrillid koosnevad omakorda submikroskoopilistest (elektronmikroskoobis eraldatavatest) mikro- ehk subfibrillidest (diameetriga <1000 Å) ja viimased elementaar-, proto- ehk põhifibrillidest (diameeter kuni 100 Å). Vrd. tonofibrillid, müofibrillid, neurofibrillid.

Fibrinogeen, fibriini lahustunud eelaste vereplasmas.

Fibroblast, fibrotsüüdi noorvorm.

Fibroblastilise rea rakud, fibroblastid ja nende arenguvormid (mesen- hümiraakud, kambiaalsed rakud, fibrotsüüdid).

Fibroelastne kude, kollageensetest ja elastsetest kiududest koosnev sidekude.

Fibroosne, kiududest koosnev, kiuline; näit. fibroosne sidekude.

Fibrotsüüt, sidekoe rakuliik, mis iseloomustub raku piirjoonte ähmasusega, nõrgalt värvuva tolmutaolist kromatiini sisaldava tuumaga, tsütoplasma jagunemisega seespoolseks endo- ja väljaspoolseks ekto-plasmaliseks osaks jne.

-fiilne, lembesust ehk afiinsust tähistav järelliide; näit. eosinofiilne, kromofiilne jne. Vrd. -foobne.

Fikseerimine (fiksatsioon), kudede surmamine ja konserveerimine valke sadestavate vahendite (fikseerimisvahendite ehk fiksaatorite) abil.

-foobne, hülgamist ehk afiinsusetust tähistav järelliide; näit. kromofoobne.

Frondooskoorion ehk hatune koorion, detsiduaatidel (inimene, ahv jt.) esinev koorioniosa, mis kattub fetaalset (loote-)platsentat moodustavate hargnenud ja isekeksis anastomoseerunud hattudega. Vrd. silekoorion.

Funiikul, väärt, kiudjate moodustiste (närvikiudude) kogumik.

Fülogenees ehk liigiareng, organismide või nende osade ajalooline areng.

Ganglion, närvide teedel ja närvipõimikutes esinev närvirakkude kogum.

Gameet, valminud ehk küpsenud sugurakk; muna ja seemnekehakese ühisi nimetus.

Gastrula, blastulale järgnev idulase arenguaste, milles on diferentseerunud kolm idulehte: ekto-, meso- ja entoderm.

Gastrulatsioon, idulehtede moodustumine.

Geel, kolloidse lahuse seisund, milles ta meenutab pooltahket (sültjat) ainet. Vrd. sool.

Genees, moodustumine, teke, areng; näit. tsütogenees, histogenees, organogenees, embrüogenees, ontogenees jne.

Generatiivsed rakud, sugurakud (vastandina keha- ehk somaatilistele rakkudele).

Germinatiivne epiteel, sugurakke moodustav epiteel; eristatakse mees- ehk isassugurakke moodustavat spermio- ehk spermatogeenset ja nais- ehk emassugurakke moodustavat follikulaarset epiteeli. Ka ovvari (ja lootelist munandit) katvat epiteeli nimetatakse germinatiivseks epiteeliks.

Germinatiivne rakukiht, rakkude süvakiht mitmekihilises epiteelis, milles toimub uute rakkude loome; epiteeli kambiaalne kiht.

Gianuzzi poolkuud, mukoosse näärme lõpposa ümbritsev poolkuujas tumedalt tingeeruvatest albuminoosetest näärmerakkudest koosnev moodustis; tavaliselt nimetatakse näärme külge- või lõppkompleksiks.

Glia, vt. neuroglia.

Gliependümaalsed koed, vt. ependümoogiaalsed koed.

Golgi aparaat, raku organoid, mis esineb kas osmiofiilse võrgustiku või üksikosade näol ja mis adsorbeerib oma pinnal raku ainevahetusel tekkivaidprodukte.

Gradient, ruumiliselt orienteerunud kvantitatiivsed (järkiärgulised) erinevused organismi teatavates morfoloogilistes või füsioloogilistes omadustes (näiteks arengu kiiruses, rebusisalduses munaraku eri poolustes, teatavate rakuliste elementide sisalduses torujate organite kraniokaudaalses või proksimodistaalses suunas jne.). Organismi või organi osa, milles arvestatav tunnus on kõige ilmekam, nimetatakse gradiendi kõrgemaks tasemeks ja vastaspoolust madalamaks tasemeks.

Granulotsüüdid, (neutrofiilseid, atsidofiilseid või basofiilseid) sõmeraid sisaldavad vere valgelibled (neutrofiilsed, atsidofiilsed ja basofiilsed leukotsüüdid).

Haploidne, ühekordne, keharakkudes esinevate kromosoomide arvu nimetus. Vrd. diploidne.

Happeline värv, värvilise orgaanilise happe ja mineraal- (tavaliselt Na) aluse sool. Happelise värviga kergesti värvuvad struktuure nimetatakse happelembesteks, oksü- ehk atsidofiilseteks.

Haversi kanalid, vere- ning lümfisooni ja närve sisaldavad mikroskoopilised luukanalid, mis on piiratud kontsentrilistest luuõhikutest ehk luulamellidest.

Haversi lamellid, Haversi kanalit kontsentriliselt ümbritsevad luuõhikud (eeskätt luu kompaktses aines). Vrd. üld- ja vahelamellid.

Haversi süsteemid, vt. osteonid.

Hematoküliin, histotehnikas tuumavärvina kasutatav sinipuust valmistatud värvaine.

Hemoglobiin, erütrotsüütides leiduv rauda sisaldav värvaine, mis suure afiinsuse tõttu hapnikuga teostab viimase transportimist kopsudest kõikidesse organitesse. Vrd. pigmentid.

Hemokoriaalne platsenta, platsentavorm, milles koorioniepiteeli lahustava toime tõttu on emapoolse platsenta (emaka) pinnaepiteel koos uteriinstrooma ja veresoonte seinaga hävinud, mille tagajärjel koorionihatud on otseses kontaktis ema verega. Esineb näit. inimesel, ahvidel, närilistel jt. Vrd. platsenta.

Hemotsütopoees, vere rakuliste elementide moodustumine; erütrotsüütide moodustumist nimetatakse erütropoeesiks ja valgeliblede moodustumist leukopoeesiks.

Heterogeenne, mitteühtlane, erinevat struktuuri või koostist omav.

Heterokromatiin, puhke- ehk interkineetilises tuumas kompaktsena esinev ja tugevamini värvuvate kromosoomide osade või kromosoomide kromatiin. Vrd. eukromatiin.

Heteropolaarsus, raku supra- ja subnukleaarse osa ehituslik ja funktsionaalne ebavõrdsus. Karakterne epiteelkoe- ja ependüümirakkudele.

Histiotsüüt (nimetatud ka paigaliseks ehk soikuvaks makrofaagiks), sidekoe rakuliik, mis iseloomustub rakukeha selgete piirjoontega, väikesel neerukujulise või ovaalse, väikesi tuumakesi ja suhteliselt suuri kromatiinirikikese sisaldava tuumaga ning võimega muutuda ärrituse puhul aktiivselt liikuvaks makrofaagiks.

Histogenees, rakkude ja teiste koe-elementide erisuunaline areng ehk diferentseerumine. Vrd. organogenees ja tsütogenees.

Histoloogia, organismide mikroehitusega tegelev teadus, milles omakorda eristatakse rakuõpetusest ehk tsütoloogiast ja histoloogiast kitsamas mõttes ehk koeõpetusest koosnevat üldhistoloogiat ja erihistoloogiat ehk mikroskoopilist anatoomiat.

Holokriinne nääre, nääre, millele on omane holokriinne sekretsioon.

Holokriinne sekretsioon, holokriinsetele näärmetele (rasunäärmed ja nende modifikatsioonid) omane sekretsioonimoodus, mille puhul sekreediga täitunud rakk lagunedes ise sekreedi koostisosaks muutub. Siin esineb raku elus ainus funktsiooniperiood. Vrd. merokriinne ja apokriinne sekretsioon.

Homogeenne, ühtlane, ühesugune, märgatava struktuurita. Vrd. heterogeenne.

Homogenisaat, rakkude purustamise teel rakust vabastatud struktuursete koostisosade suspensioon.

Humoraalne, vedeliku kaudu üle- ehk edasikanduv; vedeliku kaudu toimuv.

Hortega rakud, vt. mikrogliia.

Hüaliinne, klaasjas, klaasitaoline (näit. hüaliinne kõhrkude).

Idulehed (nimetatud ka lootelehtedeks), embrüonaalkilbi rakukihid: ekto-, meso- ja entoderm.

Implantatsioon, idulase (idupõie) kinnitumine emaka limaskestale. Eristatakse inimesele ja kõrgematele ahvidele omast interstitsiaalset ehk intradetsiduaalset implantatsiooni ehk nidatsiooni (mille puhul idulane koos teda ümbritseva trofoblastiga sööbib üleni emaka limaskestasse), adetsiduaatidele (nende hulgas kõikidele põllumajandusloomadele), kiskjalistele ja madalamatele ahvidele omast tsentraalset implantatsiooni (mille puhul idulane areneb emaka valendikus telgmiselt) ja hiirtele ning siilile omast ekstsentrilist implantatsiooni (mille puhul idulane areneb emakavalendiku kõrvalsopistises, mis hiljem pealt sulgudes emakavalendikust eraldub).

Impregnatsioon, histotehniline mõiste, mis tähendab koe-elementide demonstreerimist metallide taandamise teel (nende hapenditest ehk sooladest) koe-elementide pinnale. Üldisemas tähenduses koe või koe-elementide immutamine või läbiimbumine millegi teist liiki ainega.

Indetsiduaadid, vt. adetsiduaadid.

Infiltratsioon, vedeliku või rakkude tungimine teiste koe-elementide vahele (seroosne, leuko- või lümfotsütaarne infiltratsioon jt.) või sisse.

Infranukleaarne, vt. subnukleaarne.

Inkapsuleerunud ehk kapseldunud, kapslisse ehk kihnusse sulgunud.

Innatsükkel, vt. östraaltsükkel.

Interkineetiline periood (interkinees), kahe teineteisele järgneva mitoosi vaheajale langev rakuelu periood. Sün.: intermitootiline ehk interfaasiline periood.

Interstitsiaalne kasv ehk kasv intusustseptiooni teel, organisene kasv, organi suurenemine tema kõikides osades; pehmete kudede ja organite kasvu moodus. Vrd. apositionaalne kasv.

Intertsellulaarne substants, rakkude vahel asetsev, nende vahendusel moodustunud ja rakke isekeskis ühendav substants.

Intra-, sees- ehk seespool asetsemist tähistav eesliide; näit. intratsellulaarne, intranukleaarne, intralobulaarne jne. Vrd. ekstra-.

Intratsellulaarne, rakusisene, raku sees asetsev. Vrd. ekstratsellulaarne.

Intrauteriinne, emakasisene, emakas asetsev või emakas toimuv.

Intrastseptitsionaalne kasv, vt. interstitsiaalne kasv.

Isogeenne, võrdse tekkega, ühest ja samast allikast (rakust) pärinev; näit. kõhrerakkude isogeensed rühmad.

Isotroopsus, aine (eeskätt optiliste) omaduste võrdsus ruumi eri suundade suhtes; ühekordselt murdev. Vrd. anisotroopsus. Isotroopne ja anisotroopne aine vaheldub korrapäraselt vöötilhaskiudude müofibrillides iso- ja anisotroopsete diskide näol.

Kambiaalsed rakud või **koed**, püsivalt (kogu ontogeneesi kestel) uuenduvad, sigimis- või regeneratsioonivõimet säilitavad rakud või koed (näit. epiteel- ja sisekeskkonna koed); liik verekapillaaride naabruses asetsevad vähediferentseerunud sidekoerakke.

Karikrakk, seedekanali, hingamisteede jt. katte-epiteelis ja näärmetes esinev ainurakuline limanäär.

Karunkulid, mäletsejaliste emaka limaskestast näärmevabad kõrgendid, millele kinnituvad lootekestade (koorioni) hatikud (kotüledoonid). Karunkuli nimetust kasutatakse peale selle veel mujal limaskestast kõrgendite nimetusena (*caruncula lacrimalis*, *caruncula sublingualis* etc.).

Karüo-, rakutuumale osutav eesliide.

Karüokinees ehk **mitoos**, raku kaudne jagunemine; üks raku paljunemise ehk sigimise vormidest, mille puhul tuum läheb ajutiselt kaotsi ning raku keskele ilmuvad akromaatiline kääv ja kromosoomid. Karüokineesis eristatakse pro-, meta-, ana- ja telofaasi. Vrd. meioos ja amitoos.

Karüoolüüs, tuuma lahustumine.

Karüoplasma, nukleoplasma ehk tuumamahl, rakutuuma protoplasma; optiliselt homogeenne aine, milles paiknevad kromosoomid ja tuumake.

Karüopüknoos, hävineva rakutuuma muutumine difuusselt ja tugevalt värvuvaks struktuurituks kortsunud kehaks.

Karüoreksis, tuuma lagunemine, mille tagajärjel erineva suurusega tuumakükikesed satuvad tsütoplasmasse.

Karüosoom, ümmargune kromatiinsubstantsi koondis rakutuumas. Harva kasutatav nimetus.

Karüotüüp, jaguneva rakutuuma morfoloogiline iseloomustus, milles arvestatakse kromosoomide arvu, suurust ja morfoloogilist (kujuvariantides avalduvat) omapära. Karüotüübi kaudu on võimalik määrata organismi liigi kuuluvust juba varajases arenguastmes. Karüotüübi uurimisele omistatakse väga suurt tähtsust kromosomaalses pärilikkusõpetuses.

Katabolism, vt. dissimilatsioon.

Kiirpärj, ovulatsiooni teel munasarjast vabanenud munarakku kattev (radiaalse paigutusega) folliikuli epiteelirakkude kogumik. Ka suuraju juhteede teatavat (koorealust) osa nimetatakse kiirpärjaks.

Kiud, koe pikad ja peened (niitjad) moodustised (näit. kollageensed kiud, lihaskiud jt.). Vrd. fibrillid.

Koagulatsioon, hüübimine, vedeliku (kolloidse lahuse) muutumine sültjaks ehk želatinoosseks massiks. Vastandprotsess on veeldumine.

Koekultuuride meetod, kudede kasvatamine väljaspool organismi või väljaspool nende normaalset organismisisest seost. Väljaspool organismi kasvatatakse kudesid steriilsetel, tavaliselt vereplasmast koosnevatel söötmetel, millele on lisatud embrüonaalekstrakti.

Kollageen, skleroproteiinide hulka kuuluv valkaine, millest moodustuvad side-, luu- ja kiulises kõhrkoes esinevad kollageensed (liimi moodustavad) ehk valged kiud.

Kollageensed kiud, liik tugikoos leiduvaid kiude, mis liimistuvad keetmisel,

punduvad nõrkades alustes ja hapetes, on valge värvusega (valged kiud) ja happeliste värvide lembesed (värvuvad punaseks pikrofuksiini toimel).

Kondriinkiud, kõhrkoe amorfse põhianes asetsevad kollaseks kiud.

Kondrioom, mitokondrite ehk kondriosoomide kogumik rakus.

Kondriosoomid, vt. mitokondrid.

Kondroblastid, kõhrkoe põhianet moodustavad rakud, kõhrerakkude noorvormid.

Kondromukoid, kõhrkoes esinev valgu, karbohidraatide ja kondroiin-vävelhappe ühend.

Kondrotsüüdid, kõhrerakud.

Kontaktplatsenta ehk **poolplatsenta**, selline lootekestade ja emaka limaskesta vaheline seos, mis sünnituse ajal katkeb ilma emaka limaskesta oluliselt vigastamata. Kontaktplatsentaga loomad kuuluvad adetsiduaatide hulka (koduloomad peale kiskjaliste). Vrd. **pärisplatsenta**.

Kontraktilised koed, (lihaskoed), mille ehituslikud elemendid (lihaskiud) on suutelised oma kuju aktiivseks muutmiseks (lühenemiseks ja samaaegselt jämenemiseks).

Koorion, väline lootekest, mille hatustik moodustab koos emaka limaskestaga platsenta: loote ja emaka vaheline sideorgan: on loote toite-, hingamis-, eritus-, kaitse- ja inkretoorseks organiks. Eristatakse silekkoorioni ja hattudega kaetud hatt- ehk frondooskoorioni. Lindudel ja reptiilidel kannab vastav lootekest seroosa nimetust. Vrd. lootekestad.

Korda ehk seljakeelik, kordaatide primitiivne embrüonaalne telgtoes.

Kotüledoonid ehk hatikud, platsenta sagarikud (inimesel) ja mäletsejaliste lootekestade (koorioni) välispinnal esinevate hattude põõsad, mis emaka karunklitega seostudes moodustavad käbisid ehk platsentoomi.

Kromatiin, kergesti värvuv tuumaaine, mis koosneb nukleoproteiididest ja esineb fikseeritud materjalis erineva suurusega sõmerate või känkude näol.

Kromatofoorid, musta või pruuni värvusega (melaniin-)pigmenti sisaldavad sidekoerakud.

Kromofiilne, kergesti värvuv, värvilembene. Vrd. kromofobne.

Kromofobne, raskesti või üldse mitte värvuv. Vrd. kromofiilne.

Kromomeerid (kromoneemide peal asetsevad), tugevasti värvuvad (kromatiini-)terakesed kromosoomides.

Kromoneemid, kromosoomide akromaatilised (nõrgalt värvuvad), toeskiud, mille pinnal asetsevad kromatiiniterakesed ehk kromomeerid.

Kromosoomid, tuumasisesed, kindlas arvus ja kujuvariantides esinevad moodustised, mis muutuvad eriti tugevasti värvuvateks ja seega selgesti nähtavateks mitoosi ajal.

Kromotsentrid, kromosoomide jämenenud alad intermitoosilises tuumas (ebatuumakesed); korrapäratu kujuga kromatiinitükikesed tuumas.

Kroomafiiin, kroomisooladega värvuv, kroomilembene.

Krusta, pikkamööda tsütoplasmaks üleminev raku pinnakate. Vrd. kutiikula.

Kude (*histos*), organismi «ehitusmaterjal», mis moodustub (päritolult, ehituselt jne.) enam-vähem ühesugustest rakkudest ja rakuvälistest struktuuridest või rakuvahelistest ainetest. Eristatakse epiteelkude, tugikude, lihaskude ja närvikoe rühmi.

Kude evolutsiooni teooriad, nõukogude histoloogide A. A. Zavarzini histoloogiliste struktuuride parallelismi teooria ja N. G. Hlopin'i poolt väljatöötatud kude divergentse evolutsiooni teooria; neist esimeses pööratakse peamist tähelepanu kude rühmade sarnasusele erinevates loomarühmades vastavalt kude peamiselt neljasuunalisele talitlusele (piiristamisfunktsioon, sisemine ainevahetus, kontraktsioon ja erutusfunktsioon); divergentse evolutsiooni teooria omistab seevastu suuremat tähelepanu homologiliste ja analoogiliste kude erinevustele ja kude klassifikatsioonile geneetilise printsiibi alusel. Praegu püütakse

välja kujundada evolutsiooniõpetust, mis küsimust edasi arendades kasutaks sünteesisvalt ära mõlema teooria faktilise ja teoreetilise materjali.

Kutiikula, õhuke, selgesti piiritletud pinnakate epiteelirakkudel. Vähendusvorm sõnast kuutis (nahk). Vrd. krusta.

Labiiline, ebapüsiv, hõlpsasti erinevasse seisundisse üleminev või kergesti mõjustatav.

Lakuunid, koe-elementide vahel asetsevad korrapäratud ruumid, mis on täitunud koevedeliku või verega.

Lakunaarne, lakuune sisaldav.

Lamell ehk õhik, koe õhuke kiht (luulamell, basaallamell jne.).

Leukotsüüdid, vere valgelibled; sageli kasutatakse leukotsüütide nime-tust vaid vere (neutrofiilsete, oksüfiilsete ja basofiilsete) granulotsüütide ühisnimetusena.

Liniin, nõrgalt värvuv (akromaatiline) tuuma toesaine.

Lipofustsiin, rakkudes tilgakeste või terakeste näol esinev, rasvataolisi aineid sisaldav kollase, oranži või punase värvusega rauavaba pigment, mis lahustub osaliselt rasvalahustites, mitte aga hapetes ja alustes; värvub rasva-värvidega (sudaan III jt.) ja värvitustub vesinikülihapendis. Esineb maksa, nee-rude, neerupealistes rakkudes ja (raugastuvates) närvirakkudes.

Longitudinaalne, organi või koe-elementide pikiteljega paralleelne. Vrd. tsirkulaarne.

Loobus ehk *sagar* (*lobus*), organist tavaliselt väliselt eristatav, säl-kude ehk intsiisuuride kaudu eraldunud osa. Vrd. loobul ehk *sagarik*.

Loobul ehk *sagarik* (*lobulus*), sidekoe kaudu eraldatud organi osa, millele (näärmete olemasolu korral) tavaliselt kuulub ka iseseisev juha-süsteem, veresoonestik ja iseseisvad närvid. Sagarikud on mõnedes organites (maksas, munandites) kõik enam-vähem ühesuguse suurusega, enamasti aga moodustuvad organid (kopsud, näärmed) suurustel mitmejärgulistest *sagarikku*-dest, kusjuures väiksemad on suuremate koostisosadeks. Vrd. *loobus*.

Loode, areneva noore organismi nimetus. Kitsamas mõttes tähistatakse selle nimetusega imetajate loomade (mammaalide) puhul intrauteriinse arengu hilisemat, idulasele ehk embrüole järgnevat astet, *feetust* (*fetus*), millal areneval indiviidil on juba teatav sarnasus oma vanematega. Vrd. *embrüo*.

Lootekestad, loote toite- ja kaitsekestad: *amnion*, *koorion*, *allan-tois*. Tavaliselt paigutatakse lootekestade hulka ka *rebupõis*.

Lootevedelikud, lootekestade — *amnioni* ja *allantoisi* — õõntes leiduvad vedelikud (*amnioni-* ja *allantoisivedelik*).

Luteiinrakud, ovulatsiooni järel granuloosast ja siseteekast tekkinud kollaskeha rakud, mis sisaldavad kollase värvusega lipoidpigmenti — luteiini. Päritolu järgi eristatakse *granuloosa-luteiinrakke* ja (väiksemaid) *teeka-* (ehk *para-*) *luteiinrakke*.

Luukude, toestusfunktsiooniga tugikudede liik, mis täiskasvanud kõrge-matel vertebraatidel karakterse (õhikulise ehk lamellaarse) ehituse kõrval iseloomustub lubjasoolade sisaldusega.

Luulamellid ehk *luuõhikud*, 3—7 mikroni paksused luukoekihid. Vrd. *Haversi lamellid*.

Luumen ehk *valendik*, toruja organi telgmine (sisene) ruum (seede-kanalis, hingamisteedes, veresoontes jm.).

Läikevöödid, südamelihaskiududes teatava distantsi tagant korduvad 1-kuni 1,7-mikronise paksusega riststruktuurid, mis läbivad kiudu kas sirg-jooneliselt või ühe- või mitmeastmelise trepi kujuliselt.

Lümfotsüüdid, liik vere valgeliblesid (*agranulotsüüte*), mis karakterisee-ruvad ümara kromatiinrikka tuuma ja vähese tsütoplasmaga. Vrd. *agranulotsüüdid*.

Makrofaagid, sidekoerakud, mis on kohanenud hävinud rakkude, võoraste osakeste ja mikroobide fagotsüteerimiseks ja rakusiseseks seedimiseks. Eris-tatakse amööboidset liikuvaid vabu makrofaage ja paigalisi makrofaage; viimaste hulka kuuluvad histiotsüüdid, monotsüüdid, retiku-laarsed rakud ja sinusoidsete kapillaaride endoteelirakud. Ärrituse puhul muu-

tuvad paigalised makrofaagid liikuvaeks makrofaagideks. Vrd. mikrofaagid.

Makroglia ehk **astroglia**, neuroglia alaliik, mis moodustub tähekujuliselt hargnenud rakkudest — astrotsüütidest. Eristatakse protoplasmalisi ja kiulisi astrotsüüte. Vrd. mikroglia.

Maturatsioonjagunemised, muna- ja seemnerakkude (I järgu ootsüütide ja I järgu spermatotsüütide) kahekordne jagunemine, mille tagajärjel munarakk eraldab endast kaks polotsüüti ja seemnerakust tekib neli spermatiidi ehk spermidi.

Meioos ehk **sugurakkude küpsemisjagunemine**, sugurakkude küpsemisel esinev erilaadne mitoos, milles tuuma kahekordse jagunemisega käib kaasas üksainus kromosoomide pooldumine, mille tõttu suguraku kromosoomide diploidne ehk kahekordne garnituur muutub haploidseks (ühekordesteks). Viljastumise puhul taastub kromosoomide diploidne arv küpsenud isas- ja emassugurakkude (gameetide) tuumade liitudes. Meioosi profaasis toimub kromosoomide konjugatsioon (vastastikune liibumine).

Melaniin, pigmendirakkudes sömeratena leiduv pruun või must rauavaba värvaine, mis ei lahustu hapetes, alustes ega rasvalahustites; värvitustub vesinikülhipendi mõjul ja taandab hõbedat.

Melanofoorid, melaniini sisaldavad rakud.

Membran, kile, õhuke koeikiht.

Merokriinne sekretsioon, merokriinsetele näärmetele (seedenäärmetele, hingamisteede näärmetele jt.) omane sekretsioonimoodus, mille puhul talitlusvõimeliseks jääv rakk väljutab endast vastava ärrituse puhul üksnes sekreedi (ilma tsütoplasmata). Vrd. apokriinne ja holokriinne sekretsioon.

Meningoteel, ajukestade epiteelilaadne kate.

Menstruaaltsükkel, naistel ja inimlaadsetel emasahvidel esinev seksuaaltsükkel; tsükliiselt korduvate (ja teataval määral kogu organismi haaravate) orgaaniliste ja funktsionaalsete muutuste summa naissuguorganites, mille algus- ja lõppmomenti tähistab menstruaatsioon. Menstruaaltsükliks eristatakse 3—4 päeva kestvat deskvamatsioonifaasi (menstruaalperioodi), siit kuni 13.—17. tsükklipäevani ulatuvat proliferatsioonifaasi (limaskestast funktsionaalse kihi taastamise) faasi ja munaraku vabanemisega (ovulatsiooniga) algavat tsükli lõpp-perioodi — sekretsioonifaasi.

Menstruaatsioon, sigimisealistel (14. kuni 45-aastastel) naistel ja antropoidsetel emasahvidel reeglipäraste intervallide (naistel keskmiselt 28 päeva) tagant esinev keerukas füsioloogiline, umbes 3 päeva kestev protsess, mille kestel toimub emaka limaskestast (endomeetriumi) pindmise (funktsionaalse) kihi eraldumine koos kaasneva veritsusega. Vrd. menstruaaltsükkel.

Mesenhüüm, primitiivne lootesisene toestustroofilise talitlusega kude (diferentseerumata loeteline sidekude), mis moodustub süntsüüaalselt liitunud tähekujulistest rakkudest ja nende vahel asetsevast sültjast põhiainest. Mesenhüüm areneb peamiselt mesodermist ja temast diferentseeruvad (arenevad) kõik tugikoe (mesenhüümalaiste kudede) liigid. Vrd. mesenhüümalaisted koed.

Mesenhüümalaisted koed ehk **sidekoed** ehk **sisekeskkonna koed**, mesenhüümist arenenud toite-, toetus-, kaitsefunktsiooniga koed: vedelkoed, sidekoed, kõhr- ja luukoed.

Meso-, keskel ehk vahepeal asetsemist tähistav eesliide; näit. mesoderm, mesoteel.

Mesoderm, keskmine iduleht.

Mesoteel, serooskesti (epikardi, pleurat ja peritoneumi) kattev epiteel.

Meta-, vahel või kõrval asetsemist tähistav eesliide; näit. metafaas, metaplasma, metakromaatiline.

Metabolism, vt. ainevahetus.

Metafaas, mitoosifaas, milles kromosoomid, mitokondrid ja Golgi aparadi osakesed (diktüosoomid) on koondunud raku ekvatoriaalpinnale ja milles teostub kromosoomide pikilõhestumine.

Metaplasia, diferentseerunud koe ehituslik ja funktsionaalne ümberkujunemine teistsuguseks koetübiks.

Metaplasma, rakutsitoplasmast arenenud rakusiseste või rakuväliste moodustiste (tonofibrillide, neurofibrillide, intertsellulaarse substantsi) aine, mis on kaotanud mitmed elusaine omadused.

Metaplasmaalsed struktuurid, tonofibrillide, müofibrillide ja neurofibrillide ühisnimetus. Vrd. metaplasma.

Metöstrum, östraaltsükli faas, mis järgneb innaajale ja lõpeb emaka limaskesta soikeseisu jõudmisega — diöstrumiga.

Mikrofaagid, mõnikord neutrofiilsete granulotsüütide puhul kasutatav mõiste, milles arvestatakse nende fagotsüteerivat talitlust mikroobide, mitte aga suuremate partiklite suhtes, mida fagotsüteerivad makrofaagid. Vrd. makrofaagid.

Mikroglia (ehk Hortega rakud), lõplikult selgitamata (mesodermaalse?) päritoluga gliarakkude liik, mille (kolmnurkse tuumaga varustatud käävja raku) vastasotestest väljuvad lühikeste jätkete kimbud; närvisüsteemi makrofaagid. Vrd. makroglia.

Mikron, histoloogias kasutatav mõõtühik, mis võrdub $\frac{1}{1000}$ mm-ga. Vrd. mikroskoopilised mõõtühikud.

Mikromeetriväärtus, arvuline suurus, mis näitab, kui suur vahemaa (mikronites) on näha mikroskoobi varal vaadeldavas preparaadis okulaar-mikromeetri ühe jaotuse ulatuses. Mikromeetriväärtus sõltub mikroskoobi tuubi pikkusest ning objektiivi ja okulaari suurendusvõimest.

Mikroskoop, optiline vahend väikeste (mikroskoopiliste), varustamata silmaga eristamatute struktuuride vaatlemiseks. Eristatakse valgusmikroskoopi (milles kasutatakse illuminaatorina nähtavat valgust), ultraviolettmikroskoopi (milles valgustajaks on ultravioletvalgus), elektronmikroskoopi (milles osakeste suurendamiseks kasutatakse elektronkiiri), polarisatsioonmikroskoopi (milles valguslained muudetakse vaid ühes tasapinnas kulgevaiks), faaskontrastmikroskoopi (osakeste kontrasti suurendamiseks kasutatakse mikroskoobis mööda erinevat teed kulgevate kiirte interferentsi).

Mikroskoopiline, mikroskoobi varal uuritav.

Mikroskoopilised mõõtühikud, mikron (μ), millimikron ($m\mu$) ja angström (Å). Nende isekeskne vahekord ja suhe millimeetriga on järgmine:

$$\begin{aligned} 1 \text{ mm} &= 1000 \mu = 1\,000\,000 m\mu = 10\,000\,000 \text{ Å} \\ 1 \mu &= 1000 m\mu = 10\,000 \text{ Å} \\ 1 m\mu &= 10 \text{ Å} \end{aligned}$$

Mikrosoomid, loomsete rakkude tsütoplasma submikroskoopilised sõmerad, mis, koosnedes lipoididest, valkudest ja ribonukleiinhapetest, eralduvad homogeniseeritud rakkudest tsentrifuugimise puhul.

Mikrotoom, lõikeaparaat õhukeste (mikroskoopiliste) lõikude valmistamiseks.

Mikrurgia, operatsioonide teostamine rakkude ja teiste mikroskoopiliste olendite juures mikroskoobi all peente instrumentide või vastava seadise — mikromanipulaatori — varal.

Millimikron, $\frac{1}{1000}$ mikronit ehk 10 angströmi. Vrd. mikroskoopilised mõõtühikud.

Mitokondrid ehk kondriosoomid, liik niidi-, kepi- või sõmerakujulisi rakuorganoide (-organelle), mis, koosnedes valkudest, lipoididest ja ribonukleiinhapetest ning sisaldades rikkalikult fermente, võtavad suunavalt osa rakusisest ainevahetusest.

Mitoos, vt. karüokinees.

Mitsellid, kolloidse süsteemi disperse (ehk disperseerunud) faasi väiksemad (ultramikroskoopilised) osakesed, mis veest ümbritsetuna kannavad endas elektrilaengut. Mitsellide iseloom ja paigutus tingib elusaine peenehituse ja optilised (valgusmurduvuse) omadused.

Mon-, di- ja polüovulatoorsed loomaliigid, imetajate jaotus vastavalt ühel innaperioodil toimuva ovulatsiooni või ovulatsioonide teel vabanevate muna-

rakkude arvule. Innaajal vabanenud munarakkude arv määrab tavaliselt pesakonna maksimaalse suuruse.

Monaster ehk üksiktäht (emataht), metafasis rakuekvaatorile koonduvad kromosoomide kogumik. Monastristaadium = metafaas. Vrd. diaster.

Monofüleetiline, ühest allikast, tüvest või rakuvormist pärinev. Vastandmõiste: polüfüleetiline.

Mononukleaarid, kliinilises hematoloogias lümfotsüütide ja monotsüütide ühisnimetusena kasutatav mõiste.

Monotsüüdid, liik vere agranulotsüüte diameetriga 12–20 mikronit, iseloomustuvad tsütoplasma suhtelise ohtruse kõrval peeneteralise tuuma ovaalse, neeru- või hobuserauataolise kuju ja tavaliselt ekstsentrilise asendiga.

Moorula, kobaridulane, lõigustusrakkude ehk blastomeeride kobarjas või kerajas moodustis.

Mukoidsed näärmed, mukoosnäarmetega morfoloogiliselt sarnanevad, kuid tüüpiliste limavärvidega (mutsikarmiin jt.) mittevärvuvad (kardia-, pülooruse-, duodenaal-, sapiteede jt.) näärmed. Vrd. mukoossed näärmed.

Mukoossed näärmed, lima produtseerivad näärmed; karakteriseeruvad histoloogiliselt lõpposade avara valendikuga, tuumade basaalse asendiga ja mõnikord korrapäratute piirjoontega ning nn. limavärvidega (mutsikarmiin, Delafieldi hematoksuülin jt.) värvuva limamassiga raku apikaalses osas. Vrd. mukoidsed näärmed ja albuminoossed näärmed.

Multitsellulaarne, hulkrakne, paljudest rakkudest koosnev.

Muna (*ovum*), küpsenud (küpsemisjagunemiste tagajärjel tekkinud) emasugurakk.

Munanemine, vt. ovulatsioon.

Müeliin, mitmesuguste lipoidide segu, millest koosneb närvikiudude läikiv (müeliin-)tupp telgsilindri ümber.

Müeliintupp, teatavates närvikiududes neurogliaalsete (Schwanni) rakkude poolt moodustatud kate, mis koosneb müeliinist ja mille ülesandeks on närvimpulsi laialivalgumise vältimine ja närvikiu kaitsmine keemiliste ja füüsikaliste ärrituste eest.

Müeliniseerunud, müeliintuppe omavad (närvikiud).

Müelotsüüdid, vereloomeorganites (luuüdis) esinevad (hemotsütoblastidest arenenud) ümara või ubajalt nõgustunud tuumaga ja basofiilselt värvuva tsütoplasma rakkudest, millest arenevad vere (basofiilsed, atsidoofiilsed ja neutrofiilsed) granulotsüüdid.

Müoblastid, lihaskiude moodustavad rakud.

Müoepiteelirakud, epiteelkoest arenenud ja epiteeliga tihedasti seostuvad kontraktsioonivõimelised kiulised või tähekujuselt hargnenud rakud, mis esinevad mitmekihilisest epiteelist arenenud (sülje-, higi-, piima-) näärmetes. Hargnenud ja isekeskis anastomoseerunud müoepiteelirakke nimetatakse korvrakkudeks.

Müofibrillid, (sile-, vööt- ja südame-)lihaskiududes asetsevad kontraktsioonilised niitjad moodustised.

Natiivne, looduslik, tehniliselt ettevalmistamata või töötlemata.

Nefrodermaalne epiteel, neeru- (kuse-)torukeste epiteel.

Nekrobioos, vt. nekroos.

Nekroos ehk kärbus, kohalik surm; üksikute rakkude, organi osade või kehaosade surm, kusjuures organism jääb ellu. Nekroosi arenguprotsessi nimetatakse nekrobioosiks.

Nervism, õpetus, mille järgi kõikide organite areng ja talitlus toimuvad närvisüsteemi, eeskätt ajukoore reguleerival vahendusel; õpetus närvisüsteemi juhtivast ja koordineerivast osatähtsusest organismis.

Neurakson, vt. akson.

Neuriit, vt. akson.

Neuroblastid, neuroektodermaalse päritoluga rakud, millest arenevad neuronid. Vrd. spongioblastid.

Neurofibrillaarsus teooria, õpetus närvisüsteemi ehitusest, mille põhjal

side üksikute neuronite vahel on pidev, süntsüüaalne. Vrd. neuron-teooria.

Neurofibrillid, fikseeritud närvirakkudes ja nende jätketes leiduvad peened neuroplasmatisesed (metaplasmalised) kiud. Nende esinemine elavas neuronis on kaheldav.

Neuroglia, närvisüsteemis asetsev toetus-, troofilise ja kaitseülesandega kude, mis ümbritseb närvirakke ja nende jälkeid. Tsentraalnärvisüsteemis eristatakse makro- ning mikrogliaid ja perifeerses närvisüsteemis satelliite ja Schwanni rakke.

Neurokeratiin, keratiinide rühma kuuluv valkaine, millesse ei toimi proteolüütilised ensüümid ja mis ei lahustu vees ega nõrkades soolalahustes, hapetes ja alustes. Esineb närvikiudude müeliintupes.

Neurokriinia, närvirakkudes teostuv sekretsiooniprotsess.

Neurolemm ehk Schwanni tupp, närvikiudude kate närvides, mis moodustub gliosse päritoluga Schwanni rakkude tsütoplasma pindmisest kihist.

Neuron, närvikoe põhiline geneetiline ja struktuurne ühik, mis moodustub närvi- ehk ganglionirakust (perikaarüonist ehk neuroni kehast) koos kõikide selle jätketega. Sageli kõneldakse neuroni asemel ka närvirakust. Vrd. närvirakk.

Neuroplasma, närvirakkude tsütoplasma.

Neuronteooria, närvikoe ehituse teooria, mis väidab, et närvisüsteem koosneb morfoloogiliselt üksteisest eraldunud struktuursetest ja talitluslikest elementidest — neuronitest, mis on üksteisega vaid kontaktis (sünaptilises seoses), mitte aga süntsüüaalselt liitunud. Vrd. neurofibrillaaruse teooria.

Neurulation, kordatide ja inimese arengus gastrulatsioonile järgnev arenguprotsess, mis iseloomustub neuraalplaadi moodustumisega ja selle ümberkujunemisega neuraaloruks. Selles staadiumis (milles juba üksikute organsüsteemide algmed hakkavad välja kujunema) kannab idulane neurula nimetust.

Neutrofiilne, happeliste ja aluseliste värvide seguga värvuv.

Neutrofiilsed granulotsüüdid, tsütoplasmas neutrofiilselt värvuvaid sõmeraid sisaldavad vere valgelibled. Talitluse alusel mikrofaagideks ja tuuma näilise ehituse tõttu polünukleaarideks nimetatud. Vrd. eosinofiilne ja basofiilne granulotsüüt.

Nissli kehakesed, baasiliste aniliinvärvidega (näit. tioniiniga) tugevasti värvuvast (kromofiilsest) substantsist koosnevad närvirakkude ja dendriitide tsütoplasmas esinevad mitmesuguse kujuga kangud.

Nukleaarne, tuumasse puutuv.

Nukleoloneema, tuumakesesise niitjas struktuur, mis raku mitootilise jagunemise ajal võtab osa kromosoomide kujundamisest.

Nukleool, tuumake, ümar või ovaalne keha intermitootilises tuumas; mitoosi ajal läheb tuumake ajutiselt kaotsi.

Nukleus, tuum.

Numrakud (mastotsüüdid, heparinotsüüdid, labrotsüüdid, koebasofiilid), metakromaatilise värvuvat sõmerust sisaldavad sidekoerakud.

Närvikude, ektodermaalsest neuraalorust ja plakoididest arenenud koeliik, mis moodustub kõrge erutatavusega ja erutuse kiire edasijuhtimise võimega rakulistest elementidest — neuronitest — ja viimastega arenguliselt, ruumiliselt, toitetalitluselt jne. tihedasti seostunud neurogliast.

Närvilõpmed, närvikiudude lõpphargused, mille kaudu teostub seos teiste neuronitega või mitmesuguste teiste koe-elementidega. Eristatakse retseptoorseid (ärritust vastuvõtvaid) lõpmeid ja efektoorseid (erutust lõpporganitele ülekandvaid) lõpmeid.

Närvirakk ehk ganglionirakk, neuroni tsentraalne (tuuma ümbritsev) osa; mõnikord ka perikaarüoniks nimetatud. Laiemas mõttes tähendab närvirakk neuronit; sel puhul loetakse tema juurde kuuluvaiks ka kõik närviraku (dendriit- ja akson-) jätked.

Näärmed, epiteliaalsed organid, mille spetsiaalseks funktsiooniks on verest hangitavatest lähteainetest sünteetiliselt teel uute ainete — nõrede ehk sekreetide — valmistamine. Enamikus hulkrakseis näärmeis eristatakse nõret valmistavat adenomeeri ehk näärme lõpposa ja nõret väljajuhtivat viimakäiku või viimasüsteemi. Näärmete jaotuse alusena kasutatakse neid moodustavate rakkude arvu (ainu- ja hulkraksed näärmed), lõpposade kuju ja hargnemist (torujad, alveolaarsed, hargnemata, hargnevad näärmed), viimasüsteemi hargnemist (liht- ja liitnäärmed).

Oksüdatatsioon, hapnikuga ühinemine või vesiniku või negatiivse laengu suhtes vaesumine. Vrd. reduktsioon.

Oligodendrotsüüdid (oligodendroglia), ümaratuumalised ja ümara kehaga gliarakud, millest väljuvad üksnes vähesed (3—5) vähehargnenud jätked.

Oligoletsitaalne ootsüüt, vähest rebuhulka sisaldav munarakk; esineb imetajail ja mõningatel putukatel. Vrd. polületsitaalne ootsüüt.

Ontogenees, organismide individuaalse arengu protsess, mis haarab embrüonaalset ja postnataalset arenguperioodi (alates viljastusmomendist kuni organismi surmani).

Oogenees, vt. ovogenees.

Oogoonid (ovogoonid), nais- ehk emassugurakkude nimetus nende arengu paljunemisfaasis. Oogoonid leiduvad emas- ehk naissugunäärmeis üksnes lootelises ja varajases postnataalses eas.

Ootsüüdid ehk munarakud, emas- ehk naisindiviidi sugurakkude nimetus nende kasvu- ja küpsemisfaasides. Eristatakse kasvuaegset (primaarse, sekundaarse ja tertsiaarse folliikulis asetsevat) I järgu ootsüüti ja esimese küpsemisjagunemise sooritanud II järgu ootsüüti.

Organogenees, organite arenemine vastavatest algmetest ehk sugemetest. Vrd. tsütogenees, histogenees.

Ortsein, elastsete koe-elementide värvimiseks kasutatav värvaine.

Osmeerimine, osmiumtetroksüüdi (OsO_4) aurudega või vesilahusega mõjustamine (koe-elementide eristamise otstarbel).

Ossein, luukoe kollageensetes fibrillides esinev valkaine (skleroproteiin).

Ossifikatsioon, luustumine.

Osteoblastid, luukude moodustavad rakud; osteotsüütide noorvormid.

Osteogenees, luuteke, luuareng.

Osteoklastid, suured multinukleaarsed rakud, mida peetakse luuaine lammutajaks.

Osteonid ehk Haversi süsteemid, luukanaleid ümbritsevate kontsentriliste luulamellide kogumid.

Osteotsüüdid ehk luurakud, luoõntes paiknevad pikkade ja peente jätketega varustatud lamedakehalised rakud.

Ovariaalfolliikul, munarakust ja teda ümbritsevatest rakkudest koosnev moodustis munasarjas. Eristatakse soikuvaid ehk primaarseid, kasvavaid, kuid veel umbseid sekundaarseid ja vedelikuga täitunud õõnt sisaldavaid tertsiaarseid ehk Graafi ehk põisfolliikuleid.

Ovogenees, emassugurakkude (munarakkude) areng, milles eristatakse sigimis-, kasvu- ja küpsemisfaasi. Vrd. spermioogenees.

Ovulatsioon ehk munanemine, munaraku vabanemine munasarjast folliikuli lõhkemise teel.

Paranekroos ehk paranekrootiline seisund, vigastatud raku elu ja surma vaheline (kuid paranev ehk parandatav) seisund. Paranekroos võib tekkida ebatavalise temperatuuri, kiirgava energia, narkootiliste vahendite, hapniku puudumise, mehaanilise vigastuse jt. valku denatureerivate tegurite toimele, kuid ka neuuraalse ärrituse tagajärjel.

Parenhüüm, näärmete peamine talitluslik (epiteliaalne) kude; harvemini kasutatakse parenhüümi mõistet ka teiste organite talitluslikkude elementide (näit. lihaskiudude, närvirakkude jt.) kogumiku tähenduses. Vrd. strooma.

Perforatoorium, spermatozoidi pea terav eesserv.

Perifeerne, tsentrist eemal seisev, kaugmine või pindmine. Vrd. tsentraalne.

Perikonder ehk kõhreümbris, kõhre ümbritsev sidekiuline ja raku-line (kondroblaste sisaldav) kest.

Perimüüsium, lihaskiudude koondiste sidekoeline kest.

Perineurium, närvikimpu ümbritsev sidekoeline kest.

Periost ehk luuümbris, luud ümbritsev sidekoeline kest.

Pigmentid, rakkudes ja rakkudevahelises aines (organismides) kujustatauna (sõmeratena, kristallidena) või lahustunult esinevad värvilised ained: melaniin, hemoglobiin, lipofustiin, hemosideriin, hemotoidiin.

Pikilõik, lõik, mis on valmistatud paralleelselt organi pikiteljega. Vrd. ristlõik.

Plakoodid, varajases embrüonaaleas esinevad ektodermi paksendid, millest arenevad mõningad kranaalnärvid (trigeeminuse, fatsiaalise, glossofarüngeuse ja vaaguse) ganglionid ja teatavad meeleorganid (kõrvalabürint, maitsmiskarikad jt.).

Plasmarakud, erineva suurusega kerajad või ovaalsed rakud, mis sisaldavad korrapäraselt asetsevaid känkjate kromatiinitükikestega varustatud tuumi ja basofiilselt tingeeruvas tsütoplasmas heledat tuuma naabruses asetsevat ala.

Plasmoodium, rakkudeks jagunemata paljutuumaline elusaine koondis, mis on tekkinud tuumade korduva jagunemise tagajärjel.

Platsenta, lootekestade ja emaka limaskesta vaheline kompaktne moodustis, mis koosneb koorionihattudest ja emaka limaskesta vohanud sisekihist; laiemas mõttes tähendab ta lootekestade ja emaka limaskesta vahelist seost üldse; platsenta on loote toite-, hingamis-, inkretoorne ja ekskretsiooniorgan. Eristatakse koorioni hatustikust koosnevat looteplatsentat ja muutunud emaka limaskestast moodustunud emaplaysentat. Vastavalt lootekestade ja emaka limaskesta vahelise seose tugevusele eristatakse pool- ja pärisplatsentat (viimasel puhul eraldub sünnituse ajal koos lootekestadega ka osa emaka limaskestast — detsiidua —, mis on koorionihattudega tugevasti kokku kasvanud). Koorionihattude leviku ja rühmitumise alusel eristatakse difuusset platsentat (hatud on koondunud omavahel pöösasteks ehk kotüledooniks) ning ema- ja lootevere vahele jäävate koekihide arvu alusel epiteliokoriaalset, sündesmokoriaalset ja hemokoriaalset platsentat.

Platsentaalid, platsentat omavad loomad — imetajad peale ainupiluliste ja kukkurloomaliste.

Polotsüüt ehk **polaarkehake** (suundekehake), munarakust küpsemisjagunemisel eralduv kehake, mis koosneb tuumast ja ooplasmast ning mis asetseb oolemmi all.

Polükromaatiline, mitme värviga värvuv.

Polületsitaalne, rohkesti rebu sisaldav; mõningate loomade (lindude, roomajate jt.) munarakkude puhul kasutatav mõiste.

Polünukleaarid, vt. neutrofiilsed granulotsüüdid.

Polüploidsus, kromosoomide mitmekordse garnituuri esinemine ühes rakus.

Polüptühsed näärmed, mitmekihilisest epiteelist moodustunud (rasu-) näärmed.

Polüblastid, põletikulolde piirkonnas monotsüütidest, histiotsüütidest ja retiikulumirakkudest arenenud fagotsütoosivõimelised rakuvormid, mis puhastavad kudesid surnud rakurusedest ja mis vigastatud paikades võtavad osa noore sidekoe moodustamisest.

Postembrüonaalne, pärast embrüonaalset arenguastet toimuv; laiemas tähenduses: pärast sündi toimuv.

Postganglionaaresed närvikiud, väljaspool kesknärvisüsteemi asetsevatest vegetatiivsetest ganglionirakkudest algavad ja lõpporganitesse (efektoritesse) suunduvad närvikiud. Vrd. preganglionaaresed närvikiud.

Postnataalne, sünnijärgne, pärast sündi toimuv, näit. postnataalne ehk postembrüonaalne areng.

Preganglionaarsed närvikiud, kesknärvisüsteemist algavad ja vegetatiivsetes ganglionides lõppevad (siin perifeersele ganglionirakule ümberlülituvad) närvikiud. Vrd. postganglionaarsed närvikiud.

Preformeeritud, juba varem ehk ette kujunenud.

Pregraviidne, raseduseelne, enne viljastumist esinev.

Prekollageensed kiud, kollageensete kiudude eelastmeks peetavad retikuliin- ehk argürofiilsed kiud.

Prenataalne, sünnieelne.

Prespermatiid ehk II järgu spermatotsüüt, esimese küpsemisjagunemise teel tekkinud isassugurakk.

Primitiivorgan, definitiivne ehk lõpliku organi looteline eelaste, mis koosneb tavaliselt diferentseerumata blastemirakkudest.

Primordiaalne, algeline, esialgne, ürgne.

Prifaas, mitoosi algusfaas, mis iseloomustub akromaatilise käävi ja kromosoomide kujunemisega.

Prospektiivne potents, diferentseerumata raku või idulase kehaosa arenemisvõime määr ja suund.

Protoplasma, eluprotsesse kandev aine, mis esineb loomade ja taimede rakkudes, süntsüütiumides ning sümplastilistes moodustistes. Protoplasma koosneb tuuma moodustavast karüoplasmast ja rakukehana esinevast tsütoplasmast. Vrd. metaplasma.

Puberteet, suguküpsuse väljakujunemise algusfaas. Vrd. suguküpsus ehk seksuaalne matuursus.

Purkinje kiud, endokardi all asetsevad glükogeenerikkad südame erutusjuhtesüsteemi moodustavad erilaadsed südamelihaskiud, milles perifeerse asendiga müofibrillid paiknevad korrapäraselt.

Pärisplatsenta, lootekestade ja emaka limaskesta vaheline seos, mis tekib nende kokkukasvamisel; vabanedes viivad lootekestad osa emaka limaskestast — detsiidua — endaga kaasa. Pärisplatsentat omavad detsiiduaadid (inimene, ahvid, kiskjalised jt.).

Rakk (*cellula*, *kytos*), väikseim elusaine struktuuriline tuuma sisaldav moodustis, mis tekib omasugustest rakkudest jagunemise teel.

Rakuinklusioonid, vt. rakusisaldised.

Rakuorganoidid, enamasti kõikides elavates rakkudes leiduvad ja püsivalt esinevad moodustised, mis võtavad aktiivselt osa raku ainevahetusest: kondriosoomid ehk mitokondrid, Golgi aparaat ja rakutsenter. Mainitud üldiste organoidide kõrval eristatakse tsütoplasma sees või pinnal esinevaid spetsiaalseid organoide, mis on seotud vaid teatavate rakuliste või sümplastiliste moodustiste funktsionaalse omapäraga (müofibrillid, neurofibrillid, rakuripsmed).

Ranvier' soonised, rõngasjad müeliinitud alad müeliniseerunud närvikiududes, mille varal müeliintupp jaguneb erineva pikkusega interannulaarseteks segmentideks ehk internoodiumideks.

Rakusisaldised ehk **rakuinklusioonid**, raku terakeste, tilgakeste, vakuolide jne. kujul ajutiselt esinevad ainevahetus- või varuproduktid; nad pole tsütoplasma koostisosad, vaid esinevad selles kas toitematerjalina või väljutamisele kuuluvate (sekretoorsete, ekskretoorsete) produktidena.

Rakutsenter (*cytocyentrum*), vt. tsentrosoom.

Rakutuum (*nucleus*, *karyon*), elusa ja sigimisvõimelise raku alaline koostisosa, mis eraldub ümbritsevast rakukehast selge piirjoone (tuuma-membraani) kaudu.

Rasvarakud, rasvatilgakesega täitunud (neutraalset rasva salvestavad) sidekoerakud, mis hulgaliselt koondununa moodustavad rasvkoet. Tsütoplasma ümbritseb neis ainsat rasvatilgakest vaid õhukese tuuma sisaldava kihina. Tekivad diferentseerumata mesenhüümirakkudest ja võivad rasvatilga kadudes nendeks uuesti tagasi muutuda.

Rasvavärvid, neutraalset rasva värvivad värvid — sarlakpunane ja sudaan III.

Reaktiivsus, elusaine omadus vastata välis- või sisekeskkonna muutustele ainevahetuse ja ehituse ümberkujundamisega, liikumisega jne.

Rebupõis, idulaset väljajääv idupõie ehk blastotsüsti osa, mille sein moodustub ento- ja mesodermist; imetajate idulase esialgne toiteorgan.

Redoks-süsteem, keemiliste ainete süsteem, mis vastavalt tingimustele toimib kas oksüdeerivalt või redutseerivalt.

Reduktsioon, vesinikuga või positiivse laenguga seostumine või hapniku äraandmine. Vrd. oksüdatsioon.

Reduktsioonjagunemine, üks kahest sugurakkude küpsemisjagunemisest, mille juures tekkivate sugurakkude kromosoomide arv väheneb (redutseerub) poole võrra (kromosoomide arv muutub ühekordseks ehk haploidseks). Vrd. ekvatsioonjagunemine.

Regeneratsioon ehk taasteke, kaotsiläinud, hävinud või operatiivselt kõrvaldatud rakkude, kudede või organite asendumine uute endotaolistega. Eristatakse füsioloogilist regeneratsiooni, mis toimub organismi normaalses eluprotsessis kaotsiminevate struktuuride asendamise näol pidevalt, ja reparatiivset regeneratsiooni, kus asenduvad vigastuse teel kaotsiläinud struktuurid.

Remaki kiud, müeliinitud närvikiud.

Resortsiinfuksiin, elastsete koe-elementide värvimiseks kasutatav histotehniline värv.

Retikuliin, skleroproteiini liik, mis esineb argürofiilsetes ehk retikuliinkududes.

Retikuliinkiid ehk argürofiilsed kiud, sidekoe ja teiste kudede vahelistes piirikihtides ja retikulaarkoes esinevad hõbedaga impregneeritavad (hõbedalebused ehk argürofiilsed) kiud, mis on isekeski võrgutaoliselt seostunud. Vastandina kollageensetele kiududele nad ei pundu (tursu) nõrkades hapetes ning erinevalt kollastest kiududest puudub neil elastsus.

Retikuloendoteliaal- ehk **makrofaagide süsteem**, fagotsüteerimisvõimeliste rakkude kogum organismis.

Retseptorid, närvilõpmed või neuroepiteliaalsed struktuurid, milles mehaaniline, termiline jne. energia muutub närvikiudepidi närviotsentritesse edasikulgevaks närviimpulsiks ehk erutuslaineks. Eristatakse üksikult esinevaid lihtretseptoreid ja organiks koondunud liitretseptoreid (nägemis-, haistmis- ja kuulmis- ning tasakaaluretseptorid). Lihtretseptorid jagunevad omakorda kapseldunud ja kapseldumata retseptoriteks. Retseptoreid, mille ärritus jõuab teadvusse, nimetatakse tavaliselt meelegaorganiteks.

Retseptatsioon, ärrituse vastuvõtt.

Ristlõik, organi pikitelje suhtes risti valmistatud lõik. Vrd. pikilõik.

Sarkolemm, skeleti- ja südamelihaskiudude õrn väliskest. Vrd. neurolemm ja oolemm.

Sarkomeer, kahe teineteisele järgneva Z-diski (telofragma) vahel asetsev skeleti- või südamelihaskiu osa.

Sarkoplasma, lihaskiudude tsütoplasma.

Schwanni rakud, närvides esinevad ja närvikiude ümbritsevad gliarakud.

Seerum, defibreeritud (fibriinist vabastatud) vereplasma.

Segmentatsioon ehk lõigustumine, sügodi (viljastatud munaraku) jagunemine blastomeerideks ehk lõigustusrakkudeks. Vastavalt rebu hulgalet munas haarab segmentatsioon kas kogu muna (totaalne segmentatsioon) või vaid selle osa (partsiaalne segmentatsioon).

Sekreet ehk nõre, verest hangitud lähteainetest näärmerakkudes sünteesilisel teel tekkiv ja rakkudest väljutatav produkt.

Sekretatsioon, sekreedi ehk nõre valmistamine näärmerakkude poolt.

Seksuaaltsükkel, kahe teineteisele järgneva menstruatsiooni või innaaja vahel emassuguorganites toimuvate muutuste kogusumma. Inimese puhul kannab seksuaaltsükkel menstruaaltsükli ja imetajatel loomadel östraaltsükli nimetust.

Sept ehk vahesein, plaatjas sidekoeline kiht organi talitluslike elementide kogumikkude (sagarikkude) vahel.

Sertoli rakud, rakud väänilistes seemnetoruketes, millesse sulundunult teostub spermatiidide ümberkujunemine spermatozoidideks.

Siirde-epiteel (transitoorne epiteel), kuseteedes esinev katte-epiteeli liik, mis iseloomustub ehituse (rakukihtide arvu, rakkude kaju) muutumiseiga vastavalt organi seina pingutusele. Nimetatud ka ülemineku-epiteeliks.

Silekoorion (*chorion laeve*), koorioni hattudevaba osa. Vrd. frondoos- ehk hatune koorion.

Sisekeskkonna koed, vt. mesenhümaalsed koed.

Somaatilised rakud, keharakud vastandina sugu- ehk generatiivsetele rakkudele.

Somiidid, mesodermirakkude segmentaalsed koondised mõlemal pool neu- raalтору, millest diferentseeruvad mesenhüümkoed kõrval skeletilihaste ja pärisnaha ehk kooriumi algmed (dermatoomide ja müotoomide näol).

Sool, kolloidse lahuse vedelikku meenutav (nõrga konsistentsiga) seisund. Vrd. geel.

Sperm, vt. spermatozoid.

Sperma ehk seeme, seemnerakkudest ja seemnevedelikust koosnev munandite ja lisasugunäärmete poolt valmistatud produkt.

Spermatiid, kaks küpsemisjagunemist läbiteinud isassugurakk. Igast I järgu spermatotsüüdist tekib kahekordse küpsemisjagunemise tagajärjel neli spermatiidi.

Spermatozoid, ehk sperm, isassuguraku lõppkuju, milles eristatakse pead, sideosa ja saba.

Spermatotsüüdid, isassugurakkude nimetus nende kasvu- ja küpsemis- faasis. Eristatakse kasvuaegset I järgu spermatotsüüti ja esimese küpsemisjagunemise sooritanud II järgu spermatotsüüti ehk prespermatiidi.

Spermiogenees ehk spermatogenees, isassugurakkude areng, milles erista- takse sugurakkude sigimise ehk paljunemise, küpsemise ja ümberkujunemise (metamorfoosi) faase. Vrd. ovogenees.

Spermiogoonid ehk spermatogoonid, korduvalt paljunevad isassugurakud, mis leiduvad seemne väänoruketes puberteediaast alates.

Spireem, päsmastunud niitjas (kromosoomidest koosnev) moodustis, mis tekib tuumas mitoosi profaasi ja telofaasi ajal.

Splanhnotoom (splanhnopleura), mesodermi vistseraalne leht.

Spodogramm, mikrolõigu põletamisel järelejääv tuhastauspilt, mille varal uuritakse mineraalainete iseloomu ja paigutust kudedes või rakkudes.

Spongioblastid, ependüümi ja neuroglia embrüonaalsed lähterakud.

Strooma, näärmete (laiemas mõistes ka teiste organite) sidekiuline sõres- tik talitluslikkude (parenhüüm-)elementide vahel. Nimetatud ka interstit- siaalkoeks.

Struktuur, ehitus; moodustis.

Sub-, all asetsemist tähistav eesliide (näit. subnukleaarne, subepite- liaalne jne.).

Submikroskoopiline, optilise ehk valgusmikroskoobi varal (väikeste mõõt- mete tõttu) nähtamatu.

Subnukleaarne ehk infranukleaarne, tuuma all (tuumast allpool) asetsev. Epiteeli- ja epiteloidsete (heteropolaarsete) rakkude sisaldiste kirjel- damisel kasutatav mõiste. Vrd. supranukleaarne.

Substants, aine.

Substraat, materiaalne alus, milles toimub teatav protsess.

Suguküpsus ehk seksuaalne matuursus, indiviidide iga, mil sugu- organid ja organism on sigimistalitluse seisukohalt lõplikult välja kujunenud. Suguküpsus algab puberteedia lõppemisega.

Sulgeliistud, tihenenud sideainest koosnevad liistud, mis sulevad pealt prismalist epiteelirakkude vahel asetsevaid ruume.

Supranukleaarne, tuuma peal ehk kohal asetsev. Heteropolaarsete epiteeli- rakkude puhul kasutatav mõiste. Vrd. subnukleaarne ehk infra- nukleaarne.

Sügoot, gameetide ehk valminud sugurakkude ühinemise produkt, viljastunud munarakk.

Sümplast, rakuterritooriumideks eraldumata paljutuumaline tsütoplasma-mass; esineb näiteks skeletilihaskiudude näol.

Sünaps ehk sünaptiline seos, neuronitevaheline (interneuronaalne) või neuroni ning lõpporgani vaheline kontakt; viimase puhul kõneldakse perifeersest ehk heterogeensest sünapsist. Meioosiprotsessis tähendab sünaps kromosoomide liitumist homoloogiliste paaride kaupa.

Sündesmokoriaalne platsenta, platsenta, milles koorionihattude epiteel on (emaka epiteeli kaotamiseks tõttu) otseses kontaktis emaka limaskestast roo-maga. Vrd. platsenta.

Süntsüütium, rakkude kogum, milles tuumadega varustatud rakuterritooriumid on isekeskis seotunud peente rakujätkete kaudu. Üksikrakkude liitumist tekkinud paljutuumaline plasmamass.

Telofaas, mitoosi lõppfaas, mis karakteriseerub intermitootilise tuuma taasmoodustumisega.

Termin, teatava kindlalt piiritletava mõiste nimetus.

Telofragma, võõtlihaskius anisotroopse (heleda) vöödi keskel paiknev membraan, mille kohal toimub lihaskiu lagunemine üksikuteks osadeks (sarkomeerideks).

Tetraadid, mitoosi puhul paariti liitunud ja seejuures pikipooldunud homoloogiliste (võrdkujuliste) kromosoomide koondised.

Tigroidsubstants, närvirakkudes ja dendriitides (Nissli kehakeste näol) esinev baasiliste värvidega tugevasti värvuv (kromofiilne) aine.

Tonofibrillid, teatavaid epiteelirakke isekeskis siduvad ja rakke toetavad metaplasmaalsed moodustised (fibrillid), mis kaovad mitoosi korral. Ka fibroblastides kirjeldatakse rakusiseid tonofibrille.

Toonus, kestev pingeline (lihaskoes) või erutus seisund (närvitsentrites).

Trofoblast, idupõie väline (ektodermaalne) kiht, mille varal toimub idulase toitumine; muutub pärast mesodermigaga kokkukasvamist koorioniepiteeliks. Eristatakse rakulise ehitusega tsütotrofoblasti ja sümplastilist süntsüütiofrofoblasti.

Troofiline, toitumuslik, toitumiseks määratud; toitev.

Troofilised koed, tugi- ehk sisekeskkonna koed, mille peamiseks ülesandeks on teiste kudede varustamine toitainetega või toitainete ümbertöötamine.

Tsellulaarne, rakuline, rakkudest koosnev; rakkuderikas.

Tsentrioolid, sõmerjad rakutsentri koostisosad; kahekaupa esinedes moodustavad nad diplosoomi.

Tsentrodesmoos, tsentrioolidevaheline ühendusniit.

Tsentrosoom ehk rakutsentri, tsentrioolidest ja neid ümbritsevast modifitseerunud tsütoplasmast koosnev moodustis. Teiselt poolt nimetatakse tsentrosoomiks tsentriooli ümbritsevat sisaldistevaba tsütoplasma ala.

Tsiliaarne, ripsmeline, ripsmetega kaetud.

Tsirkulaarne, rõngasjas. Vrd. longitudinaalne.

Tsölodermaalne epiteel, mesoteeli ja sugunäärmete epiteeli ühine nimetus.

Tsöloom, loote sekundaarne ehk päris-kereõõs, kaetud serooskestaga.

Tsütogenees, rakkude areng (diferentseerumine) ja paljunemine.

Tsütoloogia, teadus rakkude ja rakkudevahelise aine ehitusest, arengust ja talitlusest.

Tsütoplasma, raku tuumaväline protoplasma vastandina tuumaainele ehk karüoplasmale.

Tugikoed, koed, mis tekivad mesenhüümist ja koosnevad rakkudest ja rakkudevahelisest ainest ja mis teostavad organismis troofilist, kaitse- ja toetusfunktsiooni. Sünonüümid: mesenhümaalsed koed, sisekeskkonna koed, sidekoed.

Tuumavõrk, fikseeritud ja värvitud preparaadis nähtav võrgustik, mis moodustub nõrgalt värvuvast (akromaatilisest) ja tugevasti värvuvast (kromatiin-)ainest. Tuumavõrgu esinemine elavas raku on kaheldav.

Tyndali efekt, aineosakeste helendumine tumedal foonil nendele küljelt suunatud valgusejoas. Nähtust rakendatakse nn. pimefoonkondensori varal raku- või koesisaldiste uurimisel.

Ultramikroskoopia (tumevälja mikroskoopia), mikroskoopiline uurimisviis, mis võimaldab erilaadse kondensori kaudu helendavaina nähtavaks teha väiksemaid kui 0,1 mikronit aineosakesi.

Ultramikrotoom, aparaat elektronmikroskoobi varal uuritavate üliõhukeste lõikude valmistamiseks.

Ultraviolettmikroskoop, mikroskoop, milles illuminaatorina kasutatakse ultraviolettlagust.

Urahhus, loote kusepõit allantoisiga ühendav (nabaväadis asetsev) juha (mis inimesel kaob kolmandast raseduskuust alates).

Vahelamellid, osteonide vahel asetsevad luulamellid.

Vakuool, vedelikku sisaldav põisjas moodustis rakus või rakkudevahelises aines.

Valgusmikroskoop, mikroskoop, milles illuminaatorina kasutatakse nähtavat valgust. Vrd. ultraviolettmikroskoop ja elektronmikroskoop.

Van Giesoni värvustus, värvimismeetod, milles kontrastvärvina kasutatakse pikriinhappe ja hapufuksiini (pirofuksiini) vesilahust ning mis annab kollageenkiulisele sidekoele, lihaskoele ja epiteelkoele erineva värvuse.

Veri, toite- ja kaitseülesandega tugikoe liik, mis koosneb vere rakulistest elementidest (punalibled, valgelibled ja vereliistakud) ja vedelast rakkudevahelisest põhjainest — vereplasmast.

Vereliistakud (nimetatud sageli ka trombotsüütideks), kergesti lagunevad ja seejuures vere hüübimisel osalevat fermenti (protrombiini) vabastavad rakuosakesed imetajate veres.

Viljastus ehk fertilisatsioon, sügooti tekkimine küpsenud munaraku ja spermatozoidi konjugatsiooni (ühinemise) teel.

Volkmani kanalid, toruluude pinnale või õõnde avanevad ja Haversi kanalitega seostuvad radiaalsed, luusisesed, veresooni ja närve sisaldavad mikroskoopilised kanalid, mis pole ümbritsetud kontsentrilistest luuõhikutest. Sünonüüm: perforatsioonikanalid.

Walleri degeneratsioon, närvirakust eraldatud närvikiu düstroofiline protsess, mille puhul akson (telgniit) hävib ja müeliintupp lammutatakse ning endise närvikiu asemele tekib Schwanni rakkudest sümplastiline niit — Bünngneri kiud.

Östraalperiood, innaaeg, östraaltsükli faas, mille kestel emasloom laseb end paaritada.

Östraaltsükkel, paaritusesoonil emassuguorganis kindla ajavahemiku kestel kulgevate iseloomulike muutuste summa.

Östrogeenne, inda põhjustav.

Üldlamellid, kogu luud ümberhaaravad luulamellid.

Ülemineku epiteel, vt. siirde-epiteel.

Ürgjutt, embrüonaalketta paksenenud longitudinaalne rakuväät, mis toimib rakkude kasvu tsentrina.

Ürgsõlm (Henseni sõlm), ürgjuti kraniaalse otsa paksend.

Ürgvagu, ürgjuti kohal asetsev pikisüvend.

AINEREGISTER

- adenomeer 95
 adventitsiaalrakud 142
 aferentsed närvikiud 225
 agoon 12
 agranulotsüüdid 117, 121
 ainevahetus 7, 47
 ainevahetuse assimilatoorne faas 48
 ainevahetuse dissimilatoorne faas 49
 aju hallaine 205
 A-kiud 225
 akromatiinvõrk 40
 akson 207, 213, 214, 215, 219
 aksoni algsegment 214
 — initsiaalsegment 214
 aksoplasma 212, 219
 aktiin 193
 aktomüosiin 193
 albuminoid 158
 amitoos 52
 anafaas 54, 58, 59
 anastomooskiud 196
 animaalset tüüpi lihaskude 203
 anisotroopne ketas 189
 anisotsütoos 119
 apoferment 11
 asendusluud 173
 assimilatoorsed protsessid heterometatroofilistes organismides 48
 assimilatsioon 7, 47
 astroglia 216, 217
 astrosfäär 28
 astrotsüüdid 217
 — kiulised 217
 — protoplasmalised 217
 auksiin 60
 autosoomid 42
 autotroofilised organismid 48
- basaalfilamendid 26
 basaalkehakesed 77, 78
 basaallamellid 26, 100
 basaalmembraan 73, 79
 biogeensed elemendid 9
 bipolaarsed närvirakud 207
 bivalentid 58
 B-kiud 225
 Büngneri kiud 241
- C-kiud 225
 Cobot' rõngad 120
 Cohnheimi väljakesed 189
 C-vööt 191
- dediferentseerumisperiod 202
 degeneratsioon, primaarne 240
 — sekundaarne 241
 — Walleri 241
 Deitersi-tüübilised ganglionirakud 215
 dendriidid 207, 208, 213, 229
 dentiin 171
 desmofiilia 112
 desoksüribonukleinhape 11
 diakneesistaadium 58
 diaster 54
 diplosoom 28
 diploteenstaadium 58
 disk, anisotroopne 189
 — Henseni 189
 — isotroopne 189
 diskid 35
 dispersioonikeskkond 14
 dispersne faas 14
 dissimilatoorsed protsessid 7
 dissimilatsioon 47
 dissimilatsiooni energeetiline funktsioon 49
 — struktuuriline funktsioon 49
 düaadid 58
- efektoorsed närvilõpmed 233
 eferentsed närvikiud 225
 ekskrettoorsed inklusioonid 36, 37
 ekskretsiion 81, 106
 ektoderm 70
 ektoopiline ossifikatsioon 180
 ektoplasma 140
 ekvatoriaalplaat 54
 ekvatsioonjagunemine 52, 58
 elastiin 136
 elatsiin 137
 elektriline ärritus 51
 elektronmikroskoop 16
 elemendid, biogeensed 9
 — kambiaalsed 142
 — makro- 9

elemendid, mikro- 9
 elusaine elemendid 9
 — füüsikalised omadused 13
 — iseloomustus 7
 — keemilised ühendid 10
 — mõiste 7
 — plastilisus 9
 emulsioon 14
 endokriinnäärmete ehituslik omapära 97
 endomüüsium 194
 endoneurium 226
 endoplasma 140
 endoplasmaatiline retiikulum 19, 26
 endoteel 90, 107
 endotenoonium 156
 entoderm 70
 eosinofiilia 126
 ependüüm 216
 epidermaalset tüüpi lihaskude 204
 epidermis 84, 112
 epifüüsplaadid 176
 epimüüsium 194
 epineurium 227
 epiteel, ainukihiline 81
 — ainukihiline, anisomorfne 81
 — ainukihiline, kõrgprismaline 88
 — anisomorfne 81
 — isomorfne 81
 — katte- 69, 80
 — kuup- 89
 — kuup-, ainukihiline 81
 — lame-, ainukihiline 81, 90
 — lame-, mitmekihiline 83, 84
 — meele- 91
 — mitmekihiline 81
 — mitmekihiline, kõrgprismaline 86
 — mitmerealine 81, 87
 — neuro- 69
 — näärme- 69, 80, 91
 — siirde- 81, 83, 86
 — silinder-, ainukihiline 81
 — silinder-, mitmekihiline 83
 — silindriline 81
 — transitoorne 81, 83, 86
 — ühekihiline 81
 epiteeli basaalne pind 73
 — leukotsütaarne infiltratsioon 91
 — lümfotsütaarne infiltratsioon 91
 — vabapind 73, 76
 epiteelirakkude kuu 75
 — omavaheline seos 79
 — polaarne diferents 74
 — suurus 75
 — vaba pinna katted 76
 epiteeliraku alad 75
 — basaalpind 75
 — külgpinnad 75
 — pinnad 75
 — tsütoplasma 76
 — tuum 75

epiteelirakud 75
 — batüprismalised 81, 83
 — isoprismalised 81
 — kuubikulised 81
 — lamedad 81
 epiteeliseses närvikoe elemendid 91
 epiteelkoe alaliikide asend kudede geneetilises klassifikatsioonis 107
 — regeneratsioon 110
 epiteelkude, sümplastiline 80
 epiteelkudede morfoloogilis-füsioloogiline liigitus 80
 epiteelkudedest üldiselt 73
 ergastoplasma 26, 99
 ergastoplasmaatiline retiikulum 26
 eritus 81
 — primaarsed 130
 — sekundaarsed 130
 erütropoes 119, 131
 erütrotsüüdid 117, 118
 — primaarsed 130
 — sekundaarsed 130
 evolutsiooniline histoloogia 252
 eukromatiin 43
 faaskontrastmikroskoop 15
 fagotsütoblast 250
 fagotsütoos 150
 fagotsütoosi kokkupuutefaas 150
 — seedefaas 151
 fastsiad 156
 fermendid 11
 fermentide prosteetiline rühm 11
 feroon 11
 fertilisatsioon 57
 fibriin 117, 118
 fibrillaarlamellid 167
 fibrillväljastus 189
 fibrinogeen 118
 fibroblastid 140, 141
 fibrotsüüdid 140
 fototroofilised organismid 47
 fülogeneetiline arenemine, elusaine 8
 füsioloogiline mitmekihilisus 107
 gameedid 57
 ganglionid 205
 ganglioniliistud 244
 ganglionirakud 205, 208
 — Deitersi-tüübilised 215
 — Golgi-tüübilised 215
 geel 15
 gelatsioon 15
 gemmulid 229, 230
 geneetika 8
 genitaalkehakesed 237
 Gianuzzi poolkuud 102
 gliakiud 217
 globiin 119
 globulaarne valk 11

- glükogeen 36
glükoproteiidid 10, 12
Golgi aparaat 19, 29
— põhiaine 30
— tsoon 30
— tsütomembraanid 30
— tüübilised ganglionirakud 215
— võrk 29
granulooskiht 85
granulopoes 131
granulotsüüdid 117, 121, 124
— atsidofiilsed 117, 124, 126
— basofiilsed 117, 124, 126
— eosinofiilsed 124, 126
— heterofiilsed 117
— neutrofiilsed 117, 124
granulotsüütide, neutrofiilsete, intravaskulaarne faas 125
— neutrofiilsete, koefaas 126
— neutrofiilsete, küpsemisfaas 125
— neutrofiilsete, migratoorne faas 126
— neutrofiilsete, tsirkulatoorne faas 125
Gurvitši kiired 60
hambatsement 171
harjasäär 77
Haversi kanalid 167, 168
— lamellid 167
— süsteem 167
heem 120
hemaglutinatsioon 120
hemoglobiin 119
hemokriinia 240
hemokromogeen 120
hemolüüs 120
hemopoes 129
hemosideriinkängud 37
hemotsütoblastid 130, 131
Henle tupp 226
Henseni disk 189
heparinotsüüdid 145
hepariin 145
Herbsti kehakesed 237
heterokromatiin 43
heterokromosoomid 42
heterometatroofilised organismid 48
heteropolaarsus 74
heterotroofilised organismid 47
heterotüüpiline mitoos 58
Hisi kimp 199
histiotsüüdid 90, 142
histokeemia 17
histoloogia 9, 68
— evolutsiooniline 252
— uurimise meetodid 15
histoloogiliste struktuuride parallelismi teooria 246
holokriinne sekretsioon 98
homöotüüpiline mitoos 58
Hortega rakud 219
Howell-Jolly kehad 120
Howshipi lakuunid 177
H-võõd 189
hüaliinkõhrkude 161
hüalomeer 127
hüdroentsefalokriinia 240
hüpofüsookriinia 240
immuunkehad 121
immuunsus, tsellulaarne 121, 150
immuunsusõpetus 150
inklusioonid 19, 36
— ekskretoorsed 36, 37
— sekretoorsed 36, 37
— troofilised 36
inofragmad 189
inokommad 190
interannulaarsegmentid 221
interlobulaarne substants 160
internoodiumid 221
interterritoriaalne substants 160
intertsellulaarsed ruumid 79
— sillakesed 85
intertsellulaarsubstants 158
intisuurid 221
involutatsioon 104
irritaablus 49
isolatsioonipreparaat 17
isotroopne disk 189
istmus 102
juttosa 103
kaabelkiud 224
kaksiktäht 54
kallus 179
kambiaalsed elemendid 142
kapillaarid, sekreedi- 99
kapseldunud kehakesed 236
— närvilõpmed 234
karbohüdraadid 12
karbohüdraatide süntees 48
karikrakud 87, 89, 95
karüokinees 52
karüoklastilised ained 62
karüoplasma 20
karüotüüp 42
kasvukolb 243, 244
kataforeesi hüpotees 56
katmata kiud 224
katte-epiteel 69, 80, 81
katte-epiteeli areng 112
— liigid 84
— morfoloogiline liigitus 81

- katte-epiteeli rakkude mõõtmete muu-
 tus 83
 katteluud 172
 keemiline ärritus 51
 kemotroofilised organismid 47
 kihid, germinatiivsed 111
 — kambiaalsed 111
 kiirgav sfäär 54
 kiirguseline ärritus 51
 kimpväljastus 189
 kineetiline soonis 43
 kinoblast 250
 kittjooned 167
 kiud, A- 225
 — B- 225
 — C- 225
 — argürofiilsed 115, 137
 — elastsed 114, 135
 — heledad 187
 — kaabel- 224
 — katmata 224
 — kollageensed 114, 132
 — kollased 114, 135
 — perforerivad 172
 — prekollageensed 138
 — retikuliin- 115, 137
 — Sharpey' 172
 — tumedad 187
 — valged 114, 132
 kiudvalgud 11
 koed 68
 — epiteel- 69, 73
 — kontraktiilsed 69
 — lihas- 69
 — närvi- 69
 — piir- 69, 73
 — sisekeskkonna- 69
 — toetusfunktsiooniga 69
 — troofilised 69, 116
 — tsölonefrodermaalsed 108
 — tugi- 69
 — tugi-, toetusfunktsiooniga 116
 koekultuuritehnika 18
 koetüüp, enterodermaalne 107
 — ependümglaalne 107, 110
 — epidermaalne 107
 — tsölonefrodermaalne 107
 koevedelik 128, 129
 kohev sidekude 69
 koheva sidekoe rakulised elemendid 140
 kolhitsiin 62
 kollageenid 132, 165
 kollagenaas 133
 kollateraamid 215
 kolloidsed lahused 14
 kondriin 133, 160
 kondriinikerad 160
 kondriokondid 34
 kondriomiidid 34
 kondrioom 34
 kondriosoomid 19, 33, 34
 kondronid 160
 kondromukoid 158
 kondroitiin-väävelhape 158
 kondrotsüüdid 158, 161
 kondrotsüütide isogeensed grupid 162
 konjugatsioon 58
 kontraktiilsed koed 69
 kontraktiilsete kudede geneetiline klas-
 sifikatsioon 203
 kontraktisioonivõõt 191
 kontrastvärvustus 17
 korteks 205
 kraniokriinia 240
 Krause kolb 237
 kromatiidid 43, 58
 kromatiin 40
 — eu- 43
 — hetero- 43
 kromatiinsubstants 20
 kromatolüüs 210
 kromidiaalsubstants 26
 kromomeerid 42, 127
 kromoneem 42
 kromoproteiidid 10
 kromosoomi maatriks 42
 — satelliidid 43
 kromosoomid 41
 — hetero- 42
 — sugu- 42
 — X- 42
 — Y- 42
 kromosoomide diploidne garnituur 42
 — ehitus 42
 — garnituur 42
 — haploidne garnituur 42
 — homoloogilised paarid 42
 — permanentsuse teooria 45
 — soonised 43
 kromotsentrid 40, 43
 krusta 76
 kude, elastne 116
 — kõhr- 69
 — luu- 69, 116
 — närvi- 69
 — rasv- 69, 116, 152
 — retikulaar- 116
 — side-, kohev 69, 116
 — side-, retikulaarne 69
 — side-, tihe 69, 116
 — silelihas- 69
 — südamelihase- 69
 — vedel- 116
 — võõllihas- 69
 kudede divergentse evolutsiooni teooria
 246
 — evolutsioon 246
 — fülogeneetiline süsteem 246
 — metaplaasia 71
 — spetsiifilisus 71

- kudede paralleelsi teooria 246
- kutiikula 76
- kutikulaaräris 77, 89
- kuupepiteel 89
- kõhred 157
- kõhrekerad 160
- kõhrekinnud 160
- kõhrerakud 158, 161
- kõhreõoned 160
- kõhreümbris 158
- kõhrkoe histogenees 163
 - intertsellulaarsubstants 158
 - interstitsiaalne kasv 164
 - kasv apositsiooni teel 164
 - lubjastus 161
 - protokondraalne staadium 164
 - põhiaine 158
 - regeneratsioon 163, 164
- kõhrkude 69, 157
 - elastne 116, 158, 163
 - fibroosne 116, 158, 163
 - hüaliinne 116, 158, 160
 - kiud- 158
 - klaas- 158
- kõõlused 154
- kõõluskäävid 238
- käävkeha 54
- külgkompleks 102
- küülus 128

- lamellid, fibrillaar- 167
 - generaal- 167
 - Haversi 167
 - interstitsiaal- 167
 - kitt- 167
 - spetsiaal- 167
 - tsemnt- 167
 - tsirkumferents- 167
 - vahe- 167
 - üld- 167
- lamellkehakesed 236
- Lantermanni sälgud 221
- latentsusperiood 51
- leptoteenibukett 58
- leptoteenstaadium 58
- leukotsüüdid 117, 121
 - spetsiaalsed 124
- lihasklasteemid 201
- lihaseümbris 194
- lihaskestad 181
- lihaskihid 181
- lihaskiud 181
- lihaskiudude seostumine kõõlusega 194
- lihaskiuliikide erinevus 182
- lihaskoed 69, 181
- lihaskude, animaalsel tüüpi 203
 - epidermaalsel tüüpi 204
 - mesenühmaalsel tüüpi 204
 - neuraalsel tüüpi 204
- lihaskude, sile- 69, 181
 - somaatilist tüüpi 203
 - südame- 69, 181
 - tsöloodermaalsel tüüpi 203
 - vööt- 69, 181
- lihaskäävid 237
- lihastorukesed 201
- lihtvalgud 10
- lihtvärvustus 17
- liitvalgud 10
- liiniivõrk 40
- lipiidid 12
- lipiidide süntees 48
- lipofustiiniterakesed 37
- lipoidid 12
- lipokondriid 31
- lipoproteiidid 10
- luu areng 176
- luu epifüüsplaadid 176
- luud, asendus- 173
 - katte- 172
- luude apositsionaalne kasv 176
 - dekaltsineerimine 164
 - kaltsineerimine 165
 - kittaine 165
- luukanalid 168, 169
- luukoe ehitus 165
 - histogenees 172
 - lamellaarne ehitus 165
 - põhiaine 165
 - regeneratsioon 179
- luukude 69, 116, 164
 - jämedakiuline 170
 - lamellaarne 170
 - põimikuline 170
- luukõhr 165
- luulakuunid 169
- luurakud 165, 170
- luusisesed ümberehituse protsessid 177
- luutuhk 164
- luuõõned 169
- luuüdi, primaarne 174
- luuümbris 171
- lõikepreparaat 17
- lõppkompleks 98, 102
- läikekiht 85
- läikevõõdid 198, 200
- lümfi 69, 116, 128
- lümfiõõlmed 92, 128
- lümfioblastid 123, 131
- lümfiotsüüdid 117, 121
 - keskmised 123
 - suured 123
 - väikesed 123
- lümfiotsüütide loome 131

- makroelemendid 9
- makrofaagid 123, 142
 - hematogeensed 147

makrofaagid, histogeensed 147
 makrofaagide blokaad 148
 — süsteem 148
 makroglia 216
 maksa ehituslik omapära 97
 Malpighi kiht 85
 mantelrakud 212, 218
 marrask 84
 meele-epiteel 91
 meelerakud, primaarsed 215
 — sekundaarsed 215
 — ürgsed 215
 mehaaniline ärritus 51
 Meibomi näärmed 98
 meioos 52, 57
 Meissneri kehakesed 237
 melaniinsõmerad 37
 Merkeli kehakesed 236
 mesakson 224
 mesenhümaalset tüüpi lihaskude 204
 mesoderm 70
 mesofragma 189
 mesoteel 90
 mesotroofilised organismid 48
 metabolism 7
 metafaas 54, 58
 metaplaasia, kudede 71
 metaplasmaalsed moodustised 20
 metatroofilised organismid 48
 mikrodissseksioon 17
 mikroelemendid 10
 mikrofaagid 123, 150
 mikroglia 216
 mikrogliaarakud 219
 mikrohatud 76
 mikroskoop 15
 — elektron- 16
 — faaskontrast- 15
 — pimefooni- 15
 — polarisatsioon- 16
 — valgus- 15
 mikrosoomid 19, 27
 mikirurgia 17
 mineraalsoolad 12
 mitmekihilisus, füsioloogiline 107
 — tõeline 107
 mitogeneetilised kiired 60
 mitokondrid 19, 33, 34, 209
 mitokondrite harjad 35
 mitoos 52, 53
 mitoosi kestus 56
 mitootiline aktiivsus 54, 60
 — indeks 110
 — koefitsient 56
 mitsellid 14
 monaster 54
 monotsüüdid 117, 121, 123, 131
 motoorne ühik 196
 motoorsed plaadid 239

müelin 218
 müeliinita närvikiud 223
 müeliinkiud 223
 — neurolemmiga 223
 — neurolemmita 223
 müeliintupp 219
 müeliniseerimata närvikiud 223
 müeliniseerunud närvikiud 223
 müeloblastid 131
 müelotsüüdid 131
 müoblastiline staadium 201
 müofibrillid 181, 183, 188, 189, 198
 müogeen 193
 müoglobiin 187
 müokard 181
 müokroom 192
 müoseptid 201
 müosiin 193
 müosümplastiline arenguaste 201
 müotoomid 201

 neuraalplaat 244
 neuraalset tüüpi lihaskude 204
 neuraalitoru 244
 neurid 207, 208, 213, 214
 neuroblastid 244
 neuroepiteel 69
 neurofibrillid 210, 219
 neuroglia 69, 205, 216
 neurokeratiinvõrk 221
 neurokriinia 37
 neurolemm 219, 222
 neurolemmiga müeliinkiud 223
 neurolemmita müeliinkiud 223
 neuromuskulaarsed käävid 237
 neuronite omavaheline seos 227
 — seos teiste kudede 231
 neuroplasma 212, 219
 neurosekretsioon 239
 neutrofiilid, keptuumalised 124
 — segmenttuumalised 124
 Nissli kehakesed 209
 — substants 26, 209
 nukleoloneem 40
 nukleolid 20, 40
 nukleoproteiidid 10, 11
 numrakud 144
 nõre 92, 104
 nõristus 81
 närvid 225
 — aferentsed 225
 — eferentsed 225
 — sekretoorsed 225
 — sensiiblid 225
 — sensoorsed 225
 — vasomotoorsed 225
 — vistseromotoorsed 225
 närvikimbud 225
 närvikiud 205, 219

- närvikiud, müeliinita 223
 - müeliniseerimata 223
 - müeliniseerunud 223
 - postganglionäärsed 225
 - preganglionäärsed 225
- närvikiudude füsioloogiline jaotus 223
 - morfoloogiline jaotus 223
 - regeneratsioon 240
- närvikoe histogenees 244
 - regeneratsioon 240
- närvikude 69, 205
- närvilõpmised 231, 233, 234, 238
 - efektoorsed 233, 238
 - kapseldunud 234
 - perifeersed 231
 - polüvalentsed 233
 - retseptoorsed 233
 - vabad 234
 - vabad, põõsasjad 234
- närvirakkude arv 212
 - katted 212
 - kuju 207
 - suurus 207
 - struktuur 208
 - tuum 208
- närviraku jätked 213
- närvirakud 205
 - bipolaarsed 207
 - unipolaarsed 207
 - multipolaarsed 208
- närvituumad 205
- näärmed 91, 92
 - ainukihilised 93
 - ainuraksed 93, 95
 - albuminomukoossed 99
 - albuminoossed 93, 99
 - alveolaarsed 93, 96
 - amfitroopsed 100
 - amfoteersed 100
 - apokriinsed 93, 99
 - atsinoossed 93, 96
 - ekskretoorsed 93
 - eksoepiteliaalsed 93, 95
 - ekskriinsed 93
 - endoepiteliaalsed 93, 95
 - endokriinsed 93
 - epiteelisisesed 93
 - epiteelivälised 93
 - hargnemata 93
 - hargnenud 93
 - heterokriinsed 93, 99
 - holokriinsed 93
 - homokriinsed 93, 99
 - hulkraksed 93, 95
 - liht- 93
 - liit- 93
 - lima- 93
 - marijad 93
 - merokriinsed 93, 99
- näärmed, mitmekihilised 93
 - monoptühsed 93, 98
 - mukoalbuminoossed 99, 102
 - mukoidsed 102
 - mukoossed 93, 99, 101
 - muljad 93
 - polüptühsed 93, 98
 - rasu- 98
 - sekretoorsed 93
 - seroossed 93
 - torujad 93, 96
 - tubuloatsinoossed 96
 - tubuloossed 93, 96
- näärme-epiteel 69, 80, 91
- näärmejuha 95, 103
- näärme juttosa 103
 - kitsus 102
 - lõpposa 95
 - peaosa 95
- näärmete areng 112
 - liigitus 93
 - mõiste 91
 - sekreet 104
 - taandareng 104
 - viimasüsteem 102
 - üksikud liigid 95
- näärmeväljad 95
- ogakera kujud 120
- ogakiht 85
- oligodendroglia 216, 218
- oligodendrotsüüdid 218
- ontogeneetiline arenemine 8
- organismid, autotroofilised 48
 - fototroofilised 47
 - heterometatroofilised 48
 - heterotroofilised 47
 - kemotroofilised 48
 - mesotroofilised 48
 - metatroofilised 48
- osmootne ärritus 51
- osseiin 133
- ossealbumiin 165
- osseomükid 165
- ossifikatsioon, ektoopiline 180
 - endokondraalne 172, 174
 - enokondraalne 172
 - intramembranoosne 172, 173
- osteoblastid 168, 173
- osteoklastid 168, 177
- osteoid 173
- osteonid 167
- osteotsüüdid 165, 170, 174
- ovidid 241
- pahhüteenstaadium 58
- papillaarkeha 85
- papillid 85
- paralleelkontakt 230

- paranekroos 65
 paranekrootiline seisund 65
 parietaalrakud 98
 partenogeneetiline sigimine 8
 perforerivad kanalid 168
 — kiud 172
 perifeersed närvilõpmed 231
 perikaarion 205
 perikonder 158
 perimüüsium 194
 perineuraalne ruum 227
 perineurium 226
 periost 171
 periostaalpung 174
 periosti fibroosne kiht 172
 — kambiaalne kiht 172
 peritenoonium 156
 pigment 212
 piirimembraanid 216
 piiritupp 169
 piirkoed 69, 73
 pimefoonimikroskoop 15
 plakoodid 244
 plasmamembraan 24
 plasmarakud 143
 poikilotsütoos 119
 polarisatsioonmikroskoop 16
 polüaksonaalsed struktuurid 224
 polüblastid 124, 142, 147
 polükromaasia 120
 polüploidus 62, 63
 polüvalentne innervatsioon 233
 polüvalentsed närvilõpmed 233
 postganglionaarsed närvikiud 225
 preganglionaarsed närvikiud 225
 preparaadid 17
 — isolatsiooni- 17
 — lõike- 17
 — äige- 17
 primaarne degeneratsioon 240
 — üdi 174
 primaarsed meelerakud 215
 primordiaalne skelett 173
 profaas 53
 prokallus 179
 proliferatsioonikihilisus 107
 promonotsüüdid 131
 promüelotsüüdid 131
 proteiidid 10
 — glüko- 10, 12
 — kromo- 10
 — lipo- 10
 — nukleo- 10, 11
 proteiinid 10
 protoplasma 13
 pseudoeosinofiilid 124
 pseudounipolaarsed ganglionirakud 208
 punalibled 117, 118
 pungakesed 229
 Purkinje kiud 199
 põhitsuotoplasma 23
 pärilikkus 8
 radiogeneetika 59
 rakk 9
 rakkude diferentseerumisastmed indi-
 viidi ontogeneetilises arengus 63
 rakkude ehitus 23
 — eluavaldused 47
 — kasvu stimuleerivad tegurid 60
 — kuju 21
 — paljunemine 52
 — sigimist stimuleerivad tegurid 60
 — surm 65
 — suurus 21
 — üldine iseloomustus 19
 raku apikaalne ala 75
 — ehituse skeem 20
 — infranukleaarne ala 75
 — subnukleaarne ala 75
 — supranukleaarne ala 75
 rakud 19
 — adventitsiaal- 142
 — basaalsed 88
 — enterokromafiinsed 89
 — meele- 215
 — nuum- 144
 — parietaal- 98
 — plasma- 143
 — rasva- 145
 — retseptoorised 215
 — spetsiaal- 215
 — tsentroatsinoossed 102
 rakukeha 19, 205
 rakuorganoidid 19, 28
 rakusisaldised 36
 rakuteooria 66
 rakuterritooriumid 160
 rakutsenter 19, 28, 209
 rakutuum 19, 37
 rakutuuma kuju 38
 rakuvahelised sillad 79
 rakuõued 160
 Ranvier' soonised 221
 rasunäärmed 98
 rasvad 12, 36
 rasvarakud 145
 rasvkoe sagarikud 153
 rasvkude 69, 116, 152
 reduktsioonjagunemine 52
 refraktaarsusfaas 51
 regeneratsioon, epiteelkoe 110
 — füsioloogiline 110
 — reparatiivne 110, 112
 regeneratsiooni konstruktiivne periood
 202
 Remaki kiud 223
 retiikulum, endoplasmaatiline 19, 26

retikulum, ergastoplasmaatiline 26
retikulaarne aparaat 29
retikuloendoteliaalsüsteem 148
retikuloendoteliaalsüsteemi blokaad 148
retikulotsüüdid 120
retraktoensüümid 127
retseptoorsed närvilõpmed 233
— rakud 215
ribonukleiinhape 11
ripsmed 77, 87
Rouget-Neumanni luukihn 170

sagarikud, rasvkoe 153
sarkolemm 188
sarkomeerid 189
sarkoplasma 183, 188, 192
sarkosoomid 193
sarvkiht 85
satelliitrakud 212, 218
Schwanni rakud 218, 222
— tupp 219
seedefaas, fagotsütoosi 151
seerum 117, 118
sekreedikapillaarid 99
sekreet 92, 104
sekretoorsed inklusioonid 36, 37
— närvid 225
sekretsioon 81
— holokriinne 98
sekretsiooniprotsess 105
sekundaarne degeneratsioon 241
sekundaarsed meelerakud 215
sensiiblid närvid 225
sensoorsed närvid 225
Sharpey' kiud 172
sidekoe amorfne põhiaine 138
— ehitust mõjustavad tegurid 139
— kiulised elemendid 132
— rakulised elemendid 140
sidekoelliigid 151
sidekoerakkude ümberkujunemise po-
tentsid 147
sidekoerakud 140
sidekude 132
— elastne 156
— kohev 69, 116, 152
— retikulaarne 69, 151
— tihe 69, 116, 154
sigimine, partenogeneetiline 8
— vegetatiivne 8
siinussõlm 199
silelihaskiud 182
silelihaskude 69, 181
silinderkiht 85
sisekeskkonnakoed 69
sisekolb 236
sisemembraanid 35
skelett, primordiaalne 173
skeletilihased 181

solatsioon 15
somaatilist tüüpi lihaskude 203
sool 15
soonkanalid 168
spetsiaalrakud 215
spongioblastid 244
stereotsiilid 78
strepsiteenstaadium 58
struktuurid, polüaksonaalsed 224
substants, interlobulaarne 160
— interterritoriaalne 160
— Nissli 209
— tigroid- 209
sugukromosoomid 42
sulgeliistud 80
suspensioon 14
sõmerkiht 85
südamelihaskoe anastomooskiud 196
— peakiud 196
südamelihaskude 69, 181, 196
sügoot 8, 57
sümplastiline epiteelkude 80
sünaps, akrodendriidiline 230
— aksondendriidiline 229
— aksonsomaatiline 227
— apositsionaalne 230
— peridendriidiline 229
— perikorpuskulaarne 227
sünapsid 227
sünapteenstaadium 58
sünoovia 128
süntees, karbohüdraatide 48
— lipiidide 48
— valgu 48
süntüütium 80
taldplaadid 239
Tawara sõlm 199
telgsilinder 215, 219
telodendronid 215
telofaas 54
telofragma 189
terminiline ärritus 51
tetraadid 58
tetraploidne garnituur 63
tigroidsubstants 209
tihe sidekude 69
toetusfunktsiooniga koed 69
tonofibrillid 79, 85
trefoonid 121
triploidne garnituur 63
trombokinaas 118, 127
trombotsüüdid 127
troofilised inklusioonid 36
— koed 69
tsellulaarne immuunsus 121, 150
tsellulifugaalne juhtesuund 214
tsellulipetaalne juhtesuund 214
tsementlamellid 167

- tsentrioolid 28
- tsentrodemoos 28
- tsentromeer 43
- tsentrosfäär 28
- tsentrosoom 28
- tsisternid 26
- tsölodermaalset tüüpi lihaskude 203
- tsöloteel 90
- tsütoloogia 19
- tsütomembraanid 24
 - α - 26
 - β - 26
 - γ - 30
- tsütoplasma 19
 - epiteeliraku 76
- tsütosoom 19
- tugikoed 69, 114
 - toestusfunktsiooniga 116
- tuuma struktuur 39
- tuumad 188
- tuumakesed 40
- tuumamahl 20
- tuumamembraan 39
- tuumaplasma suhe 38
- tõeline mitmekihilisus 107

- unipolaarsed närvirakud 207

- valgelibled 117, 121
- valgu süntees 48
- valgud, kiud- 11
 - liht- 10
 - liit- 10
- valgusaldised 37
- valgusmikroskoop 15
- valk, globulaarne 11
- Walleri degeneratsioon 241
- valuretseptorid 234
- vasomotoorsed närvid 225
- Vater-Pacini kehakesed 236
- vegetatiivne sigimine 8
- vere histoloogiline koostis 116
- vereliistakud 117, 127, 131
- vereloome 129
 - hepatolienaalne periood 129
- vereloome mesoblastiline periood 129
- vereloometeooriad 132
- vereloometeooria, dualistlik 132
 - monofüleetiline 132
 - trialistlik 132
 - unitaarne 132
- vereplasma 117
- vererakkude ümberkujunemise potentsid 147
- veresaarekesed 130
- verevari 119
- vere vormelemendid 117
- veri 69, 116, 117
- vesi 13
- viimajuhad 93
- viimakäigud 93, 95, 103
- viimasüsteem 95
- viljastumine 57
- vistseromotoorsed närvid 225
- Volkmani kanalid 168
- värvustus, kontrast- 17
 - liht- 17
- vöötlhaskiu struktuur 188
- vöötlhaskiud 185
- vöötlhaskiudude suurus 185
 - värvus 185
 - seostumine lihaseks 194
- vöötlhaskoe histogenees 201
 - regeneratsioon 202
- vöötlhaskude 69, 181, 185

- äigepreparaat 17
- ärritus 49
- ärritused, elektrilised 51
 - keemilised 51
 - kiirguselised 51
 - mehaanilised 51
 - osmootsed 51
 - termilised 51

- üdi, primaarne 174
- üksiktäht 54
- ürgkõhrkude 163
- ürgsed meelerakud 215

SISUKORD

Eessõna	5
Sissejuhatus	7
Elusaine üldine iseloomustus	7
Elusaine mõiste	7
Elusaine koostisse kuuluvad elemendid	9
Elusaines esinevad keemilised ühendid	10
Rakulise elusaine füüsilised omadused	13
Histoloogilised uurimismeetodid	15
R a k u d	19
Rakkude üldine iseloomustus	19
Rakkude kuju ja suurus	21
Rakkude ehitus	23
• Põhisisütoplasma	23
• Endoplasmaatiline retiikulum	26
Mikrosoomid	27
Raku organoidid	28
• Rakutsenter	28
• Golgi aparaat	29
• Mitokondrid ehk kondriosoomid	33
Rakusisaldised ehk inklusioonid	36
Rakutuum	37
• Kromosoomid	41
Rakkude eluavaldused	47
Ainevahetus	47
Irritaablus	49
• Rakkude paljunemine	52
Amitoos	52
Mitoos	53
• Meioos	57
• Rakkude kasvu ja sigimist stimuleerivad ja pidurdavad või kahjustavad tegurid	60
Polüploidus	62
Rakkude diferentseerumisastmed indiviidi ontogeneetilises arengus	63
Paranekroos ja rakkude surm	65
Rakuteooria	66
K o e d	68
Kudedest üldiselt	68
Kudede spetsiifilisus ja metaplaasia	71
Epiteelkoed	73
Epiteelkudedest üldiselt	73
Epiteelirakud	75
Epiteelirakkude vaba pinna katted	76
Basaalmembraan	79
Epiteelirakkude omavaheline seos	79
Epiteelkudede morfoloogilis-füsioloogiline liigitus	80
Katte-epiteel	81
Katte-epiteeli morfoloogiline liigitus	81
Katte-epiteeli ja teda moodustavate rakkude mõõtmete ning iseloomu muutuvus	83

Katte-epiteeli liigid	84
Mitmekihiline lame-epiteel	84
Transitoorne ehk siirde-epiteel	86
Mitmekihiline kõrgprismaline epiteel	86
Mitmerealine epiteel	87
Ainukihiline kõrgprismaline epiteel	88
Kuupepiteel	89
Ainukihiline lame-epiteel. Mesoteel ja endoteel	90
Epiteeli lümfo- ja leukotsütaarne infiltratsioon	91
Epiteelisesed närvikoe elemendid	91
Näärme-epiteel ja näärmed	91
Näärmete mõiste	91
Näärmete liigitus	93
Näärmete üksikud liigid	95
Endoepiteliaalsed näärmed	95
Eksoepiteliaalsed näärmed	95
Tubuloossed, atsiinoossed või alveolaarsed ja tubuloatsinoossed näärmed	96
Maksa ja endokriinnäärmete ehituslik omapära	97
Polüptühised näärmed	98
Monoptühised näärmed	98
Apokriinsed näärmed	99
Merokriinsed näärmed	99
Albuminoossed näärmed	99
Mukoossed näärmed	101
Mukoalbuminoossed näärmed	102
Näärmete viimasüsteem	102
Näärmete taandareng	104
Näärmete sekreet	104
Sekretsiooniprotsess	105
Ekskretsioon	106
Epiteelkoe alaliikide asend kudede geneetilises klassifikatsioonis	107
Epiteelkoe regeneratsioon	110
Katte-epiteeli ja näärmete areng	112
Tugikoed	114
Tugikudedest üldiselt	114
Veri ja lümf	116
Verest üldiselt	116
Vereplasma	117
Erütrotsüüdid	118
Leukotsüüdid	121
Agranulotsüüdid	121
Granulotsüüdid	124
Vereliistakud	127
Lümf	128
Koevedelik	129
Vereloome	129
Vereloometeooriad	132
Sidekude (kitsamas mõistes)	132
Sidekoe kiulised elemendid	132
Sidekoe amorfne põhiaine	138
Sidekoe ehitust mõjustavad tegurid	139
Koheva sidekoe rakulised elemendid	140
Fibrotsüüdid	140
Histiotsüüdid	142
Kambiaalsed elemendid	142
Plasmarakud	143
Nuumrakud	144
Rasvarakud	145
Sidekoe ja vererakkude ümberkujunemise potentsid	147

Retikuloendoteliaalsüsteem	148
Fagotsütoos	150
Sidekoelligid	151
Retikulaarne sidekude	151
Kohev sidekude	152
Rasvkude	152
Tihe sidekude	154
Elastne sidekude	156
Kõhrkude	157
Kõhrkoest üldiselt	157
Hüaliinne kõhrkude	160
Elastne kõhrkude	163
Fibroosne kõhrkude	163
Kõhrkoe histogenees ja regeneratsioon	163
Luukude	164
Luukoest üldiselt	164
Luukoe ehitus	165
Luukoe histogenees	172
Luu areng	176
Luukoe regeneratsioon	179
Ektoopiline ossifikatsioon	180
Lihaskoed	181
Lihaskudede üldine iseloomustus	181
Silelihaskude	181
Vöötlihaskude	185
Vöötlihaskiud	185
Vöötlihaskiudude seostumine lihaseks	194
Südamelihaskude	196
Vöötlihaskoe histogenees	201
Vöötlihaskoe regeneratsioon	202
Kontraktilsete (lihaskude) geneetiline klassifikatsioon	203
Närvikude	205
Närvikoe ehitusest üldiselt	205
Närvirakud	205
Närviraku jätked	213
Retseptorsed (meele-)rakud	215
• Neuroglia	216
• Närvikiud	219
Närvid	225
Neuronite omavaheline seos <i>SÕNAARSIO</i>	227
Neuronite seos teiste kudede ga. Perifeersed närvilõpmed	232
• Retseptorsed närvilõpmed	234
• Efektorsed närvilõpmed	238
Neurosekretsioon	239
Närvikoe regeneratsioon	240
Närvikoe histogenees	244
Kudede evolutsioon	246
Terminoloogiline sõnastik	253
Aineregister	276

1.03

A

22849

92454

TARTU ÜLIKOOI RAAMATUKOGU



1 0300 00064984 0