

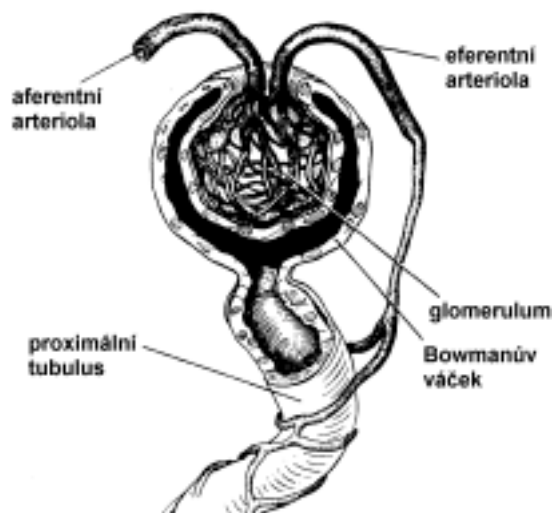
## Močopohlavní soustava obratlovců

U dospělých obratlovců vylučovací a rozmnožovací soustava spolu morfologicky úzce souvisejí a proto je nelze popisovat zvlášť. Embryonálně se však zakládají odděleně a rovněž funkčně nemají nic společného. V úvodech k předcházejícím kapitolám již bylo řečeno, že vylučovací soustava zajišťuje vylučování zplodin metabolismu mimo tělo a regulaci vnitřního prostředí organismu, tedy iontové rovnováhy mezi krví a mezibuněčnou tekutinou, zatímco rozmnožovací soustava produkuje pohlavní buňky a u vyšších obratlovců umožňuje vývoj embrya.

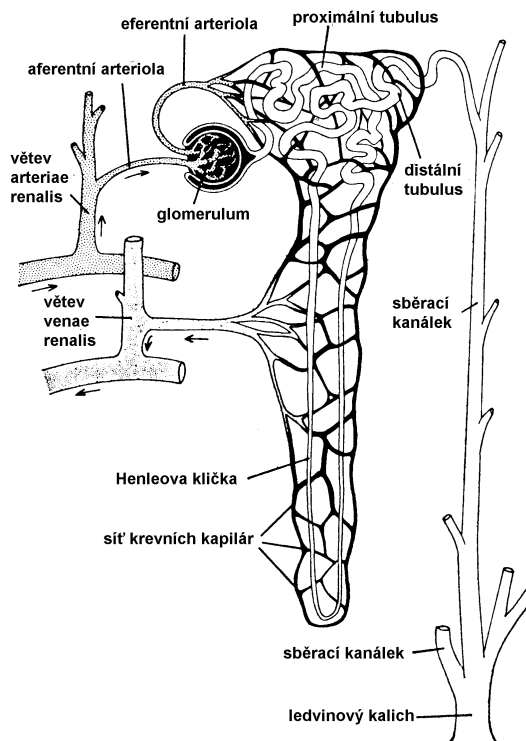
nephron

Základní strukturální a funkční jednotkou vylučovací soustavy obratlovců je **nephron**. Obecné stavební schema nefronu zahrnuje proximální ledvinové tělísko a tubulus. **Ledvinové tělísko (corpusculum renis, resp. Malpighiho tělísko)** má kulovitý tvar a skládá se z anastomozující sítě krevních vlásečnic tvaru klubička (tento soubor vlásečnic se nazývá **glomerulum**). Krev do periférních vrstev tohoto klubička vlásečnic přivádí drobná arteriola afferens a naopak ji z centrálních klíčků klubička sbírá arteriola efferens. Glomerulum je obalené dvouvrstevnou pochvou zvanou **Bowmanův váček**. Vnitřní vrstva váčku přiléhá těsně ke stěnám vnějších krevních vlásečnic glomerulu, takže krev je od šterbinovitého prostoru mezi oběma vrstvami Bowmanova váčku oddělena jen velmi tenkou epithelovou stěnou. Do tohoto prostoru je z krve filtrována primární, tzv. glomerulární moč (filtrát krevní plasmy). Šterbina uvnitř Bowmanova pouzdra ústí do poměrně dlouhé a různě stočené trubice zvané **tubulus**, která ve většině případů může být morfologicky rozlišena na proximální a distální úsek a jejíž stěny jsou rovněž opleteny sítí krevních vlásečnic. Morfologické rozdíly mezi proximálním a distálním tubulem jsou dány rozdílnou fyziologií těchto úseků. Hlavní fyziologickou úlohou tubulu je resorbovat vodu z glomerulární moči zpět do krve tak, aby nedošlo k dehydrataci organismu. Podobně se zde resorbuje glukóza (v proximální části tubulu) a soli (v distálním úseku). Výsledné složení moči je tedy značně odlišné od primární glomerulární tekutiny. Distální konec tubulu je napojen na cesty ústící na povrch těla.

Toto obecné schema nefronu se u příslušníků různých skupin obratlovců může do různé míry lišit. U sladkovodních ryb a obojživelníků je ledvinové tělísko relativně velké a tudíž i výdej vody je poměrně značný. Je to z toho důvodu, že sladkovodní prostředí je hypotonické (tj. o nižším osmotickém tlaku než mají tělní tekutiny). V takovém prostředí má okolní voda tendenci osmoticky pronikat do organismu celým povrchem těla a ten je nucen ji v odpovídajícím množství vylučovat (protože se tím vylučuje i značné množství solí,



Obr. 252 Základní stavba ledvinového tělíska savců. Podle Turnera, z Romera a Parsonse (1977).

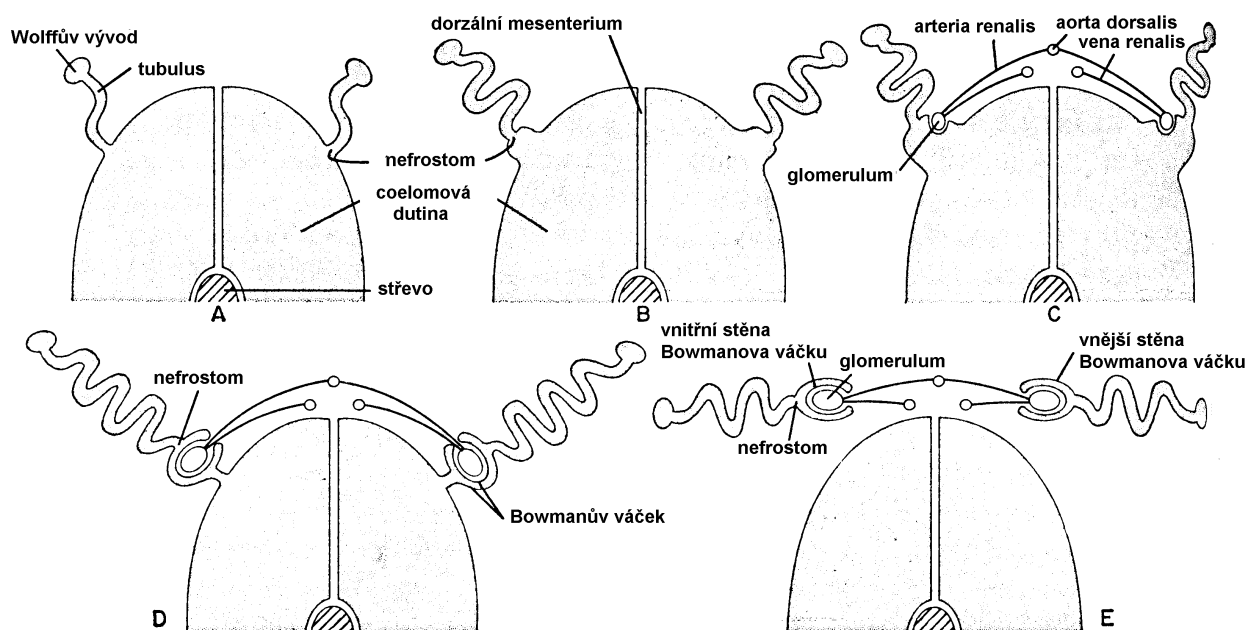


Obr. 253 Nephron savců a jeho cévní zásobení. Podle Quiringa, ze Smithe (1960).

mají některé druhy ryb schopnost nahrazovat jejich úbytek příjmem prostřednictvím žaber). U mořských ryb je naopak ledvinové tělísko malé nebo zcela chybí a podobně může chybět také celý distální úsek tubulu. To koresponduje s tím, že výdej vody je u těchto živočichů poměrně nepatrný. Je to logické, protože mořská voda představuje vůči tělním tekutinám mořských ryb hypertonické prostředí, do kterého voda z těla samovolně difunduje a tělo vylučuje vodu jen v nezbytné míře. Problém s odvodem odpadních produktů metabolismu je v takových případech řešen exkrecí přebytečných solí žábrami. Pozoruhodnou výjimkou jsou žraloci, kteří přestože žijí většinou v marinním (tedy hypertonickém) prostředí, mají relativně velké ledvinové tělísko a dlouhý tubulus. U nich je však osmotický tlak tělních tekutin vyšší nebo alespoň obdobný jako u mořské vody, což je způsobeno jejich unikátní schopností snášet bez problémů vysoké procento močoviny v krvi. Malé ledvinové tělísko a zkrácený tubulus je i u plazů, zde však jako adaptace k životu v aridním prostředí; voda se u nich z těla ztrácí odparem a proto jako dodatečné zařízení k resorpci vody z moči slouží stěny kloaky. U savců a do určité míry i u ptáků přechází proximální úsek tubulu v distální část poměrně dlouhou a tenkou kličkou, zvanou **Henleova klička**, ve které dochází k resorpci vody a sodíku (u některých pouštních savců se zde resorbuje veškerá voda z moči, takže mohou žít pouze z vody získávané metabolickým štěpením organických látek, bez nutnosti pít).

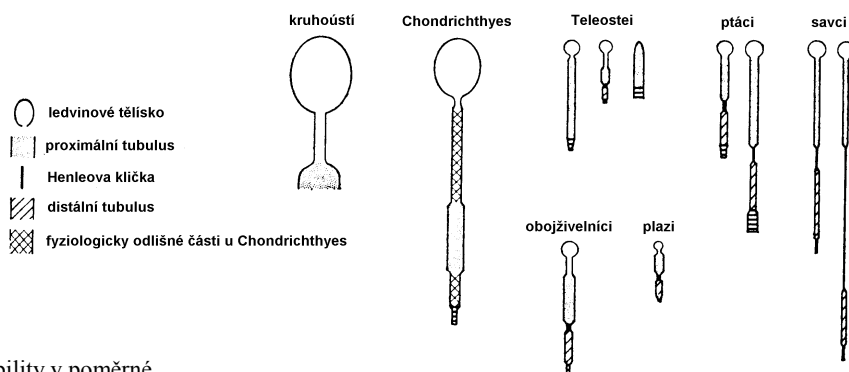
Nefron vzniká embryonálně tak, že s výjimkou glomerulu je celý derivátem coelomu. V raném stadiu embryonálního vývoje je základ glomerulu v kontaktu se stěnou coelomu. Tato

embryonální  
původ  
nefronu



Obr. 254 Embryonální vznik nefronu a jeho postupné odškrcení od coelomové dutiny. Podle Smithe (1960).

stěna se postupně vyklenuje a glomerulum obklopí, čímž vznikne Bowmanův váček. V konečné fázi se tubulus odštěpí od coelomové dutiny a vznikne tak definitivní nefron. Popsaný embryonální vývoj



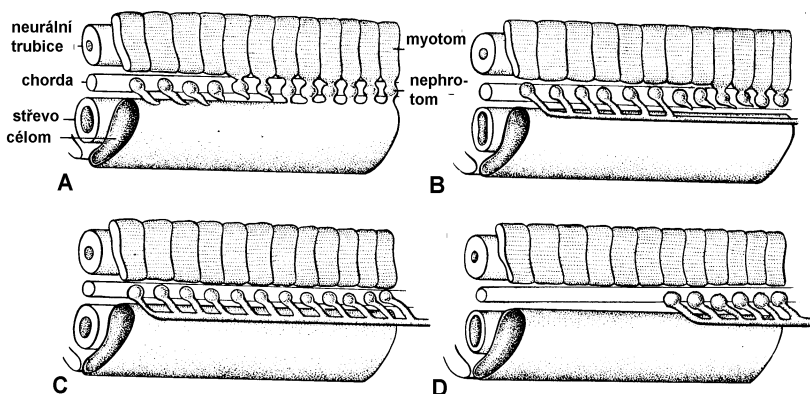
Obr. 255 Schematické znázornění variability v poměrné velikosti ledvinového tělíska a tubulu u různých skupin obratlovců. Podle Marshalla a Kamptona, ze Smithe (1960).

pravděpodobně rekapituluje evoluční vznik nefronu.

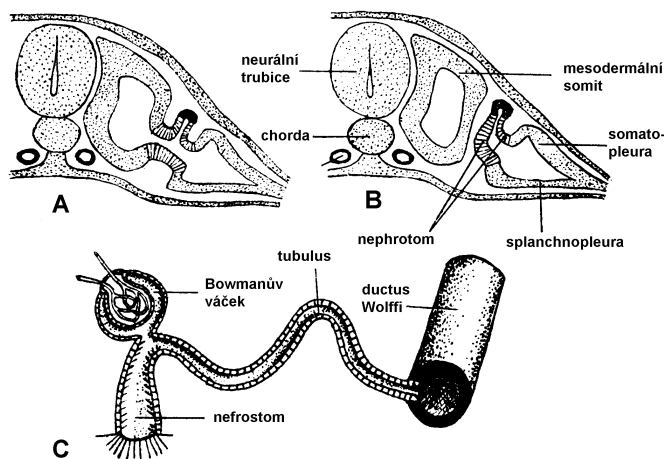
Nefrony jakožto základní strukturální a funkční jednotky mikroskopických velikostí jsou uspořádány do podoby makroskopických orgánů, ledvin. Ledvina obratlovců (lat. **ren**, řec. **nephros**) je párová tubulózni žláza s exkreční funkcí, umístěná v tělní dutině a fixovaná na její dorzální stěnu. Embryonálně se zakládají v podobě série drobných mesodermálních bloků zvaných **mesomery** (resp. **nephrotomy**), situovanými mezi somity a laterální destičkou, která tvořila stěny coelomové dutiny. Předpokládá se, že v primitivním prevertebrálním stadiu vznikl z každého nefrotomu jeden nefron, podle schématu popsaného v předchozím odstavci. Na každé straně těla tak vznikla série nefronů, tvořících dohromady ledvinu. Protože morfologická diferenciace nefrotomů v embryonálním vývoji probíhá od předu dozadu (stejně jako diferenciace somitů), zakládají se nejdříve přední nefrony a nejpozději zadní. Nefrotomy jsou umístěny na každé straně těla dorzálně od coelomové dutiny a z toho vyplývá i jejich fixace k dorzální stěně tělní dutiny, vně peritonea. Raný embryonální vývoj naznačuje, že u primitivních forem byl možná ještě tubulus spojen s coelomovou dutinou. Hypoteticky lze rovněž připustit, že u primitivních forem ústil každý nefron individuálně na povrch těla. Protože však svalstvo bočních částí těla, které je derivátem myotomů expandovalo ventrálním směrem a izolovalo tak nefrony od povrchu těla, došlo ke spojení ústí tubulů jednotlivých nefronů v jediný podélný vývod zvaný Wolffův vývod (**ductus Wolffii**), který se před vyústěním z těla spojoval s obdobným vývodem nefronů druhé strany těla v jediný. Toto spojení je buď v kloace nebo v její bezprostřední blízkosti.

Během embryonálního vývoje se tento typ ledvin zakládá tak, že se nefrony začínají diferencovat na předním konci série nefrotomů, a s postupným přidáváním dalších nefronů ústí jejich tubulů spolu postupně splývají ve Wolffův vývod (proto tento primitivní močodvod směřuje dozadu). Takto utvářený typ ledviny se nazývá **holonephros** (protože se zde zachovává úplný počet nefronů) a vyskytuje se u raných stadií kruhoústých a červorů.

Z tohoto primitivního typu ledviny postupně vznikaly typy odvozené. V první fázi přední nefrony, tvořící dohromady tzv.

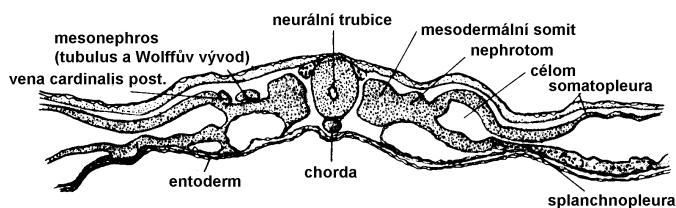


Obr. 256 Schematické znázornění vzniku Wolffova vývodu a redukce pronephros. Podle Romera a Parsonse (1977).

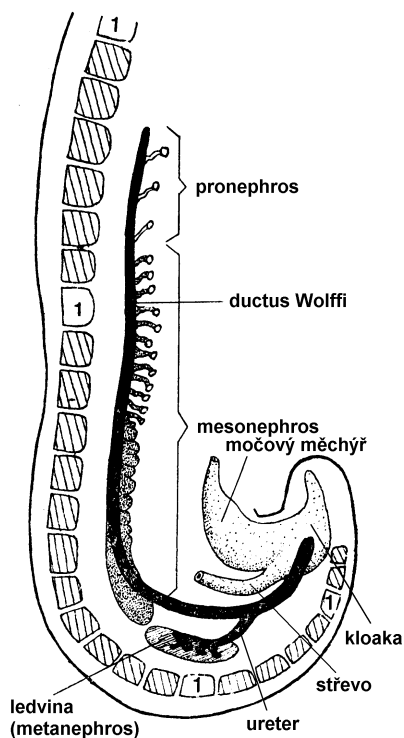


Obr. 257 Embryonální původ ledvin (A, B) a schema nefronu (C). Podle Felixe, z Grodzinského a kol. (1976).

holonephros

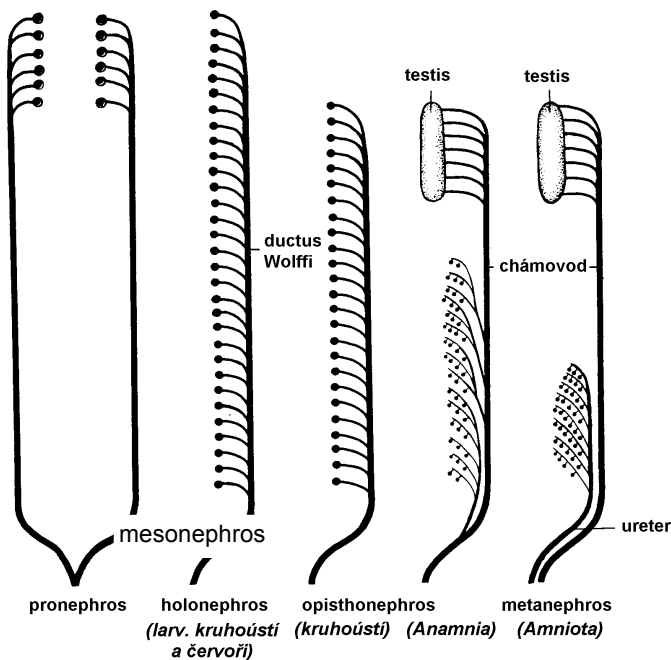


Obr. 258 Příčný řez dorzální částí embrya kuřete s vyznačením pozice nefrotomu (vpravo) a larvální ledviny mesonephros (vlevo). Podle Areye, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 259 Základ vylučovací soustavy člověka. Embryo délky 5-6 mm. Podle Brause, z Grodzinského a kol. (1976).

somitu. Ještě více vpředu ležící nefrotomy (tedy nefrotomy předních hlavových somitů) mají úzký vztah k brzlíku (thymus), tedy orgánu s lymfocytopoetickou funkcí (viz též str. 136), jehož větší část vzniká z entodermu 3.-6. žaberní štěrbině a který si (alespoň v embryogenezi) zachovává rovněž segmentární uspořádání.



Obr. 260 Schematické znázornění různých typů ledvin obratlovců při pohledu z dorzální strany, hlavový konec těla směřuje nahoru. S výjimkou pronephros jsou všechny ostatní typy znázorněny jen pravou polovinou. Podle Romera a Parsonse (1977).

embryonální ledviny se nazývají **mesonephros**. Mají ještě segmentární uspořádání (zpočátku na

**pronephros**, začaly degenerovat; to se projevuje již u dospělých kruhoustých. Zbývající úsek se jako celek nazývá **opisthonephros** (protože zahrnuje soubor nefronů, které tvořily zadní část primitivní ledviny). Opisthonephros již postrádá segmentární uspořádání nefronů (výjimkou jsou kruhoustí, kde se ještě uchovalo). Všichni čelistnatci mají opisthonephros tvořeno velkým množstvím nefronů (mnohem větším než byl původní počet nefrotomů). Protože přední část opisthonephros se u samců přeměnila ve varlata (viz dále), stal se z původního Wolffova vývodu chámovod (trubice odvádějící z varlat pohlavní buňky) a močovod pro odvod moče z opisthonephros se konstituoval druhotně. Nicméně opisthonephros si u vodních čelistnatců obecně zachovává ještě protáhlý tvar. U obojživelníků jsou však již ledviny v kompaktnější podobě a produkce moči se koncentruje do té části, která je homologická se zadními segmenty původní holonephros. Je však nutné podotknout, že u larválních stadií ryb (Osteichthyes) a obojživelníků pronephros persistuje poměrně dlouho jako tzv. **hlavová ledvina** (tento termín se vztahuje k topografické pozici, nikoliv k funkci); až do dospělosti se však zachovává u některých Teleostei. Vysvětlení existence hlavové ledviny spočívá v tom, že nefrotomy se zakládají i v hlavovém mesodermu (viz str. 22 a obr. 33) a nejvíce dopředu ležící nefrotomy s vylučovací funkcí (a tvořící součást pronephros) patří 8. a 9. hlavovému

pronephros

opisthonephros

mesonephros

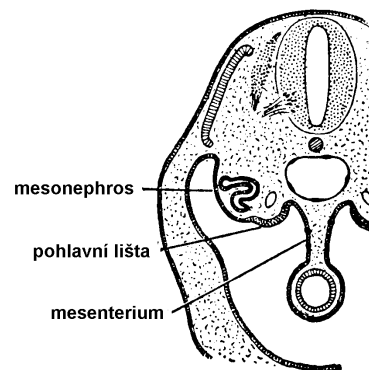
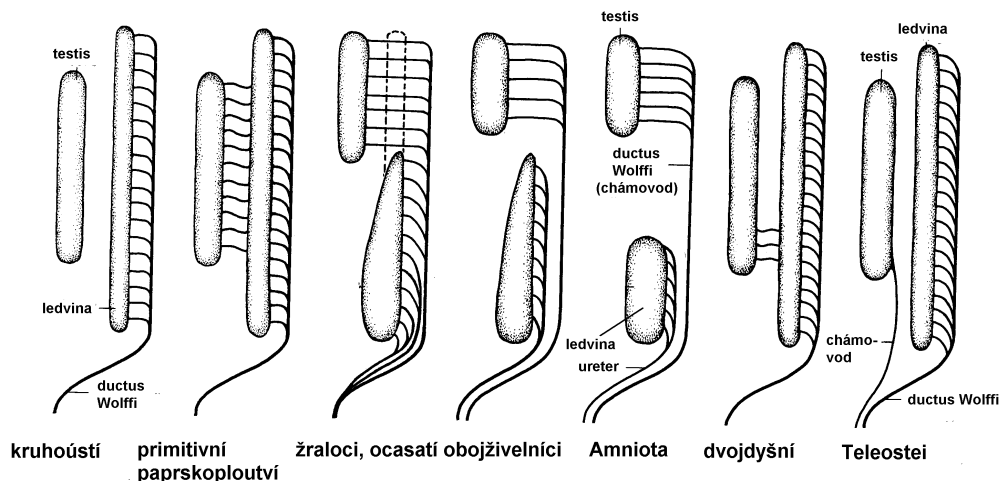
každý tělní segment připadá jeden nefron; obr. 259) a u savců zasahují až do lumbální části těla. Teprve později se počet nefronů zvyšuje.

Poté, co se diferencovaly zadní nefrony mesonefros, dochází k postupné degeneraci předních nefronů mesonefros. Již v prenatálních stádiích se na ně u samců začínají napojovat varlata (viz dále). Tubuli a Wolffův kanál se však zachovávají, i když získávají jinou funkci. Zadní část embryonální nefrogenní tkáně již není segmentována a postupně vytváří sférický kompaktní orgán, který slouží u dospělých amniot jako definitivní ledvina, **metanephros**. K odvodu moči se vytváří zcela nová trubice tzv. **močovod (ureter)**. Je zajímavé, že močovod se zakládá jako výchlípka Wolffova kanálu, roste směrem dopředu a teprve sekundárně se spojuje s ústím tubulů. Močovod se uvnitř ledviny savců rozšiřuje do tzv. **ledvinové pánvičky (pelvis renalis)**, která může být členěna na **ledvinové kalichy (calices renales)**. V těchto prostorách se shromažďuje moč. Ledvinu savců lze makroskopicky rozlišit na povrchovou **kůru (cortex)**, která obsahuje nefrony včetně proximálních tubulů, a **dřeň (medulla)**, která je paprskovitě žíhaná (do podoby tzv. dřeňových pyramid), protože v ní centripetálně probíhají vývodné močové cesty.

Vývodné močové cesty jsou v nejjednodušším případě reprezentovány Wolffovým vývodem. U těch obratlovců, kde se přední část opisthonefros podílí na formování samčího pohlavního orgánu, je moč z ledviny (tzn. zadní části opisthonefros) odváděna zvláštní trubicí, paralelní s původním Wolffovým vývodem (viz výše). Avšak u některých dvojdyšných a primitivních paprskoploutvých (ale také u některých obojživelníků) je Wolffův vývod jediným, který odvádí jak moč, tak i pohlavní buňky. Postupně (u amniot) se však diferencoval oddělený močovod (viz výše), čímž se močové a pohlavní vývodné cesty oddělily. Močovod se před svým ústím většinou rozšiřuje do podoby **močového měchýře (vesica urinaria)**, kde se moč před vyloučením mimo tělo akumuluje; to umožňuje periodické vyměšování moči a rovněž resorpci vody. U primitivních paprskoploutvých ryb je vyvinuto podobné zařízení před ústím splynulých Wolffových vývodů. U pokročilých Actinopterygii (Teleostei) však vzniká jako výchlípka kloaky a stejně tak tomu je u suchozemských tetrapodů s výjimkou savců, u nichž je kloaka značně redukována a měchýř je opětovně součástí vnějších močových vývodů. U řady plazů a téměř u všech ptáků močový měchýř zanikl a moč se shromažďuje v kloace (kde se mísí s produkty trávicí soustavy; odtud kašovitá konzistence).

Z předchozího výkladu je zřejmé, že pronefros, mesonefros a metanephros jsou fylogeneticky i ontogeneticky postupně vznikajícími (případně zanikajícími) částmi původní ledviny zvané holonefros, které lze odlišit podle jejich funkce, a není to tedy vývojová sekvence zcela různých orgánů. Důležité

Obr. 262 Schematické znázornění vztahu vylučovací a pohlavní soustavy u různých skupin obratlovců. Znázorněna je pouze pravá strana. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 261 Příčný řez lidským embryem celkové délky 7 mm. Je patrné, že základ ledviny a mediálně od ní umístěné gonády jsou na dorzální straně coelomové dutiny. Podle Arreye, z Romera a Parsonse (1977).

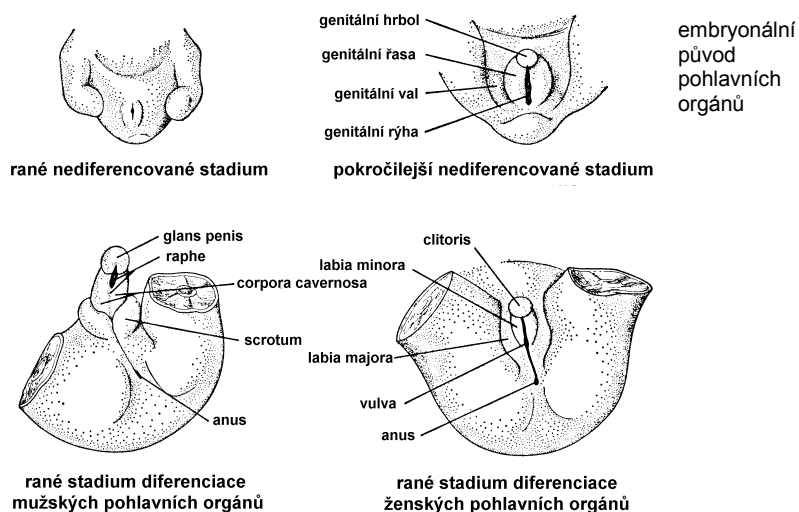
meta-nephros

vývodné močové cesty

rovněž je, že ledvina ryb a obojživelníků není homologon mesonephros amniot, nýbrž homologon opisthonephros, i když se někdy (např. u obojživelníků) mohou sekundárně vyvinout močovyody nezávisle na původním Wolffově vývodu.

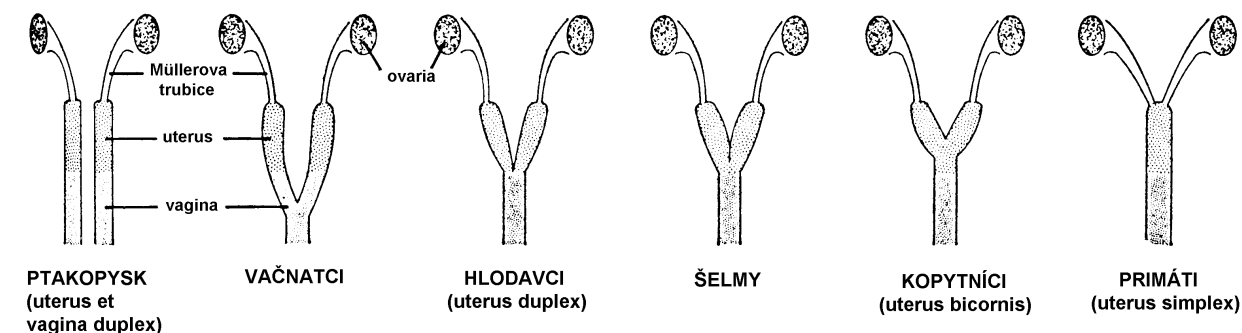
Obratlovci jsou s výjimkou několika málo partenogenetických druhů plazů a anomálních jedinců (funkční hermafroditismus; viz dále) gonochoristé, tzn. lze u nich odlišit samčí a samičí pohlaví nejen co se týče pohlavních orgánů, ale často také podle řady dalších morfologických znaků. Rozmnožovací orgány (gonády) produkují samčí a samičí pohlavní buňky. V raném embryonálním vývoji se samčí gonády (**varlata**, **testes**) i samičí gonády (**vaječníky**, **ovaria**) zakládají z morfologicky indiferentního základu a stejné platí i o jejich vývodech. V průběhu embryogeneze se však tyto základy u obou pohlaví morfologicky diferencují, přičemž se sice všechny struktury zakládají i u opačného pohlaví, ale zůstávají zde v rudimentárním stavu. Indiferentní stadium sexuálního vývoje může někdy přetrvávat až do dospělosti a projevuje se v tom, že odlišné okrsky jediné gonády produkují jak samčí tak i samičí pohlavní buňky, což se označuje jako funkční hermafroditismus (juvenilní kruhoústí, některé ryby, vzácně obojživelníci). Diferenciace gonád nastává v normálně probíhající ontogenezi až v době, kdy coelomové dutiny jsou dobře vyvinuty a ostatní orgánové soustavy jsou již založeny. Gonády vznikají z páru pohlavních listů, které probíhají podélně při dorzální stěně coelomové dutiny laterálně od úponu mesenteria a mediálně od základů ledvin. Základem gonád je zárodečný epitel těchto listů a mesodermální výstelka coelomu.

**Vaječníky (ovaria)** jsou párové struktury nejčastěji oválného tvaru, které periodicky mění svoji funkci a tím i morfologii (např. velikost). U kruhoústých a některých ryb mohou splývat v jediný nepárový orgán. Uvolňují se z něj vajíčka, která se dostávají do coelomové dutiny a u kruhoústých se dostávají genitálním pórem mimo tělo. Tento systém se v zásadě zachovává i u čelistnaticů (také zde se vajíčka uvolňují z vaječníků do coelomové dutiny; výjimkou jsou ryby, kde v důsledku velkého množství produkovaných vajíček by hrozilo nebezpečí, že budou masově unikat do coelomové dutiny a proto jsou vaječníky přímo napojeny na vejcovody), zde jsou ale zachycována **nálevkou (infundibulum)** do primitivního **vejcovodu (oviductus)**, resp. **Müllerova trubice**. Tento vejcovod embryonálně vzniká z dorzolaterální stěny coelomu a může



Obr. 263 Morfoloická diferenciace vnějších pohlavních orgánů člověka. Podle Wildera, ze Smithe (1960).

**Vaječníky (ovaria)** jsou párové struktury nejčastěji oválného tvaru, které periodicky mění svoji funkci a tím i morfologii (např. velikost). U kruhoústých a některých ryb mohou splývat v jediný nepárový orgán. Uvolňují se z něj vajíčka, která se dostávají do coelomové dutiny a u kruhoústých se dostávají genitálním pórem mimo tělo. Tento systém se v zásadě zachovává i u čelistnaticů (také zde se vajíčka uvolňují z vaječníků do coelomové dutiny; výjimkou jsou ryby, kde v důsledku velkého množství produkovaných vajíček by hrozilo nebezpečí, že budou masově unikat do coelomové dutiny a proto jsou vaječníky přímo napojeny na vejcovody), zde jsou ale zachycována **nálevkou (infundibulum)** do primitivního **vejcovodu (oviductus)**, resp. **Müllerova trubice**. Tento vejcovod embryonálně vzniká z dorzolaterální stěny coelomu a může



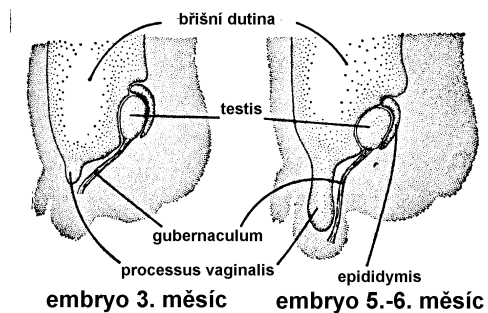
ovaria a diferenciace primárního vejcovodu

Obr. 264 Různé stupně splývání distálních částí Müllerovy trubice u savců. Podle Smithe (1960).

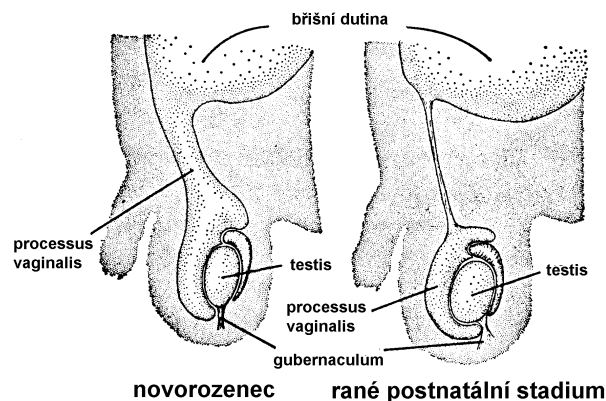
být k němu fixován speciálním závěsem, který je rovněž derivátem coelomové stěny. Běží paralelně s Wolffovým vývodem. U žraloků a ocasatých obojživelníků vzniká Müllerova trubice po-

dělným rozštěpením Wolffova vývodu, a stejný embryonální původ Müllerovy trubice lze předpokládat také u dalších skupin primitivních čelistnatců, kde je reprezentována postranní větví Wolffova vývodu. Naproti tomu u většiny suchozemských tetrapodů vzniká vejcovod odlišně, jako záhyb coelomového epithelu, nicméně jeho embryonální návaznost na Wolffův vývod se dá předpokládat, i když je v embryogenezi již značně zastřena. U některých obratlovců se vejcovod může diferencovat v různě specializované úseky, ve kterých se např. zadržují vajíčka v případě ovoviviparie, nebo kde se vylučují přídatné ochranné vaječné obaly. U amniot se tak rozlišuje vlastní vejcovod (**tuba uterina**), kterou sestupuje vajíčko, od specializované svalnaté části, která se nazývá **děloha (uterus)**. U primitivních amniot a dokonce některých savců je vyvinuta na každém vejcovodu (**uterus duplex**), u pokročilejších však dělohy obou stran spolu splývají (**uterus simplex**). Zde se shromažďují vejce před vykladením a u živorodých plazů (např. u vymřelých ichthyosaurů) a savců se zde vyvíjela či vyvíjejí embrya. Distální část původní Müllerovy chodby se nazývá **pochva (vagina)**; může být buď párová nebo jediná, a vyúsťuje buď do kloaky nebo přímo na povrch těla (u savců, kde je kloaka rudimentární a zachovaná jen v podobě tzv. urogenitálního sinu). Je to orgán sloužící pro příjem penisu a má tak význam při vnitřním oplození. Müllerova chodba se zakládá v indiferentním stadiu pohlavního vývoje i u samců, v dospělosti se však u nich zachovává jen výjimečně (např. u některých obojživelníků nebo dvojdyšných). Náhodné uvolnění vajíčka mimo infundibulum (tedy do coelomové dutiny) může způsobit jev označovaný u člověka jako mimoděložní těhotenství.

testes



descensus testicularum



Obr. 265 Posloupnost stadií při descensus testicularum u člověka. Za povšimnutí stojí přesun z původní dorzální pozice do výsledné ventrální pozice. Podle Nettera, ze Smithe (1960).

dutiny. Bylo již řečeno v souvislosti s vylučovací soustavou, že tyto cesty vznikají modifikací primitivního močovodu, tedy Wolffova vývodu. Embryonální základ varlat je lokalizován mediálně od předního konce opisthonephros a po degeneraci nefronů této části ledviny byly semenotvorné kanálky varlete (tubuli seminiferi) napojeny na reziduální tubuly a jejich prostřednictvím na Wolffův vývod. Semenotvorné kanálky se však ještě předtím spojují v jediný

**Varlata** (lat. **testes**, sing. **testis**; řec. sing. **orchis**) jsou rovněž párové orgány oválného tvaru. U kruhoustých splývají v nepárový mediální orgán zcela izolovaný od ledvin a pohlavní buňky jsou podobně jako u samic uvolňovány do coelomové dutiny, odkud se dostávají na povrch těla genitálním pórem. Varlata u většiny obratlovců si i v dospělosti zachovávají původní umístění na dorzální straně coelomové dutiny, u většiny savců však klesají na ventrální stranu coelomové dutiny (v menší míře to platí i o vaječnicích) a dokonce mohou být definitivně umístěny v mimotělní výchlipce břišní dutiny (a rovněž coelomové dutiny), v tzv. **šourku (scrotum)**. Tento proces se označuje jako sestup varlat (descensus testicularum) a postupuje po trase vymezené záhybem mesenteria (**gubernaculum**). U mnoha druhů savců zůstává i v dospělosti spojení mezi břišní dutinou a dutinou šourku otevřené (tzv. **inguinální kanál**), kterým mohou být varlata v periodách inaktivity zatahována do břišní dutiny (k tomu slouží m. cremaster). Cesty pro odvod samčích pohlavních buněk jsou však vždy uzavřené a oddělené tudíž od coelomové

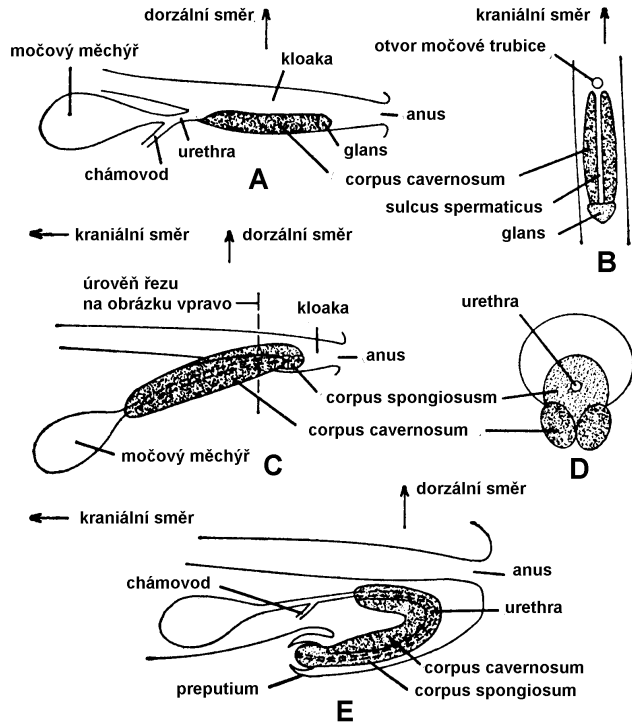


centrální kanálek nebo (u ptáků a savců) v pletěň kanálků označovanou jako **rete testis (rete Halleri)**. Odtud však přecházejí množstvím paralelních tubulů zvaných **ductuli efferentes** do Wolffova vývodu. Tento vývod slouží tedy u amniot jako **chámovod (ductus deferens)**. Proximální úsek Wolffova vývodu je však u paryb a savců stočen do mnoha kliček, které ve svém souhrnu vytvářejí těleso zvané **nadvarle (epididymis)**, které se přikládá k povrchu varle. Do distální části chámovodu ústí u savců přídatné žlázy, které se podílejí na vzniku spermatu: **semenné vāčky (vesiculae seminales)**, **prostata** a **Cowperovy žlázy**. Chámovod ústí do močové trubice (urethra) a prostřednictvím ní na povrch těla; u ryb je toto vyústění na tzv. **papilla urogenitalis**, u obratlovců s vnitřním oplozením na kopulačním orgánu.

Kopulační orgány mohou být různého původu: u paryb (Chondrichthyes) a vyhynulých pancířnatých (Placodermi) to jsou výběžky břišních ploutví, které jsou zpevněny do podoby páru tyčinek, na jejichž povrchu je vytvořen kožní záhyb, kterým je sperma dopravováno do kloaky samice. Podobný orgán může být u některých paprskoploutvých ryb, kde vzniká modifikací řitní ploutve (**gonopodium**). U plazů slouží jako kopulační orgán párový **hemipenis**, což jsou kapsovité záhyby stěny kloaky, které mohou být v důsledku kavernosního překrvení vychlípeny mimo tělo. Podobně funguje **penis** savců; stojí za zmínku, že se u samic vyvíjí jeho rudimentární homologon v podobě erektilního útvaru zvaného **clitoris**.

Bylo již několikrát zmíněno, že urogenitální cesty (a rovněž trávicí trakt) v řadě případů nevycházejí na povrch těla přímo a samostatně, nýbrž ústí nejprve do společné dutiny zvané **kloaka** (cloaca znamená lat. stoka), a teprve tato dutina se otevírá jediným otvorem (tedy společným otvorem pro všechny tři zmíněné soustavy) na povrch těla. Embryonálně se zakládá jako výchlíпка trávicí trubice (tedy entodermu), proti níž se zvnějšku vchlipuje ektoderm v podobě proctodea, přičemž po určitou dobu mezi oběma částmi existuje oddělující membrána (obdoba oropharyngeální membrány, která odděluje stomodeum od entodermálního střeva; viz str. 26). Kloaka je tudíž dvojího původu, entodermálního a ektodermálního. U obratlovců je samozřejmě umístěna v prostoru těsně za pletencem pánevním, v oblasti vyústění střeva.

Je pozoruhodné, že u primitivních vodních čelistnatců není přítomnost dobře vyvinuté kloaky pravidlem. Např. z recentních kruhoústých je dobře vyvinuta u sliznatek, kde všechny tři systémy ústí na povrch těla jejím prostřednictvím, zatímco u mihulí je ústí střeva samostatné a vývody vylučovací soustavy a gonoporu jsou na urogenitální papile, která je od análního otvoru oddělená. U žraloků, kteří reprezentují nejprimitivnější recentní čelistnatce, je kloaka dokonce opatřena svalovým svěračem; kromě střeva se do ní otevírají párové močovody, u samců párové chámovody a u samic párové vejcovody. Naproti tomu u chimér (které jsou se žraloky řazeny do stejné skupiny) kloaka chybí a příslušné systémy ústí na povrch těla odděleně. U vodních čelistnatců je kloaka dobře vyvinuta u dvojdyšných, ale chybí u paprskoploutvých. Pozoruhodná situace je u latimerie, kde samci mají dobře vyvinutou kloaku, u samic je však společný vývod jen pro urogenitální soustavu (**urogenitální sinus**, někdy považovaný za rudimentární kloaku;



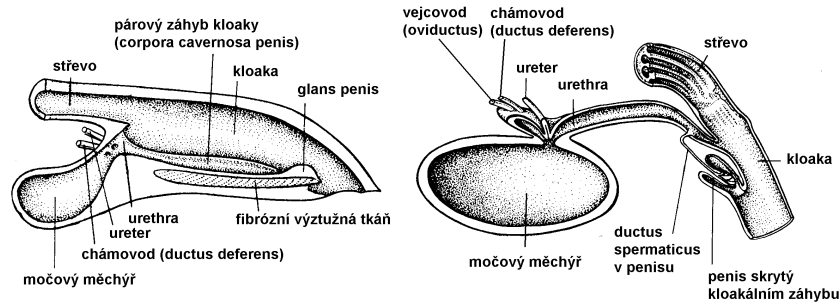
Obr. 266 Samčí kopulační orgán u plazů (želva, A řez v mediání rovině, B pohled z ventrální strany), primitivních savců (C, mediání řez, D příčný řez) a placentálních savců (E mediání řez). Podle Smithe (1960).

samčí kopulační orgán

kloaka

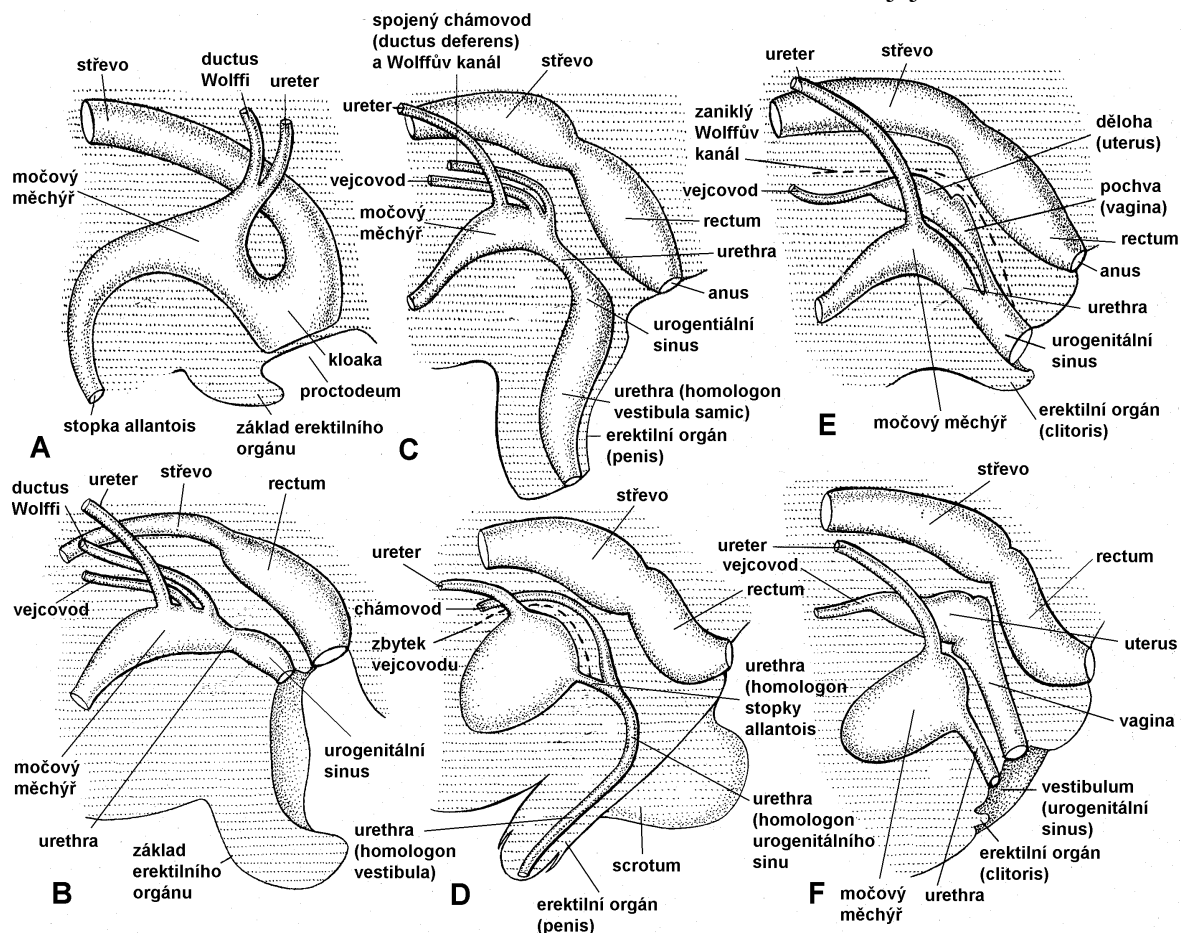


viz též situace u embryonálních stadií savců, popsaná níže), zatímco střevo vyústí odděleně. Je otázkou, jaká byla situace u devonských lalokoploutvých ze skupiny Rhipidistia, kteří jsou



Obr. 267 Schematické podélné řezy kloakální oblasti samce želvy (vlevo) a samce primitivního savce (na příkladu ježury; obrázek vpravo). U želvy vzniká penis jako dva paralelní záhyby stěny kloaky, které se mohou při ejakulaci přiložit těsně k sobě, takže vytvoří dočasnou trubici pro transport spermatu. U ptakořitných je penis již permanentní strukturou, i když v době mimo kopulaci ještě zataženou v kloace. Je nutné upozornit, že urethra zde odvádí moč odděleně od kanálku pro transport spermatu. Zatímco u plazů se ještě uretery otvírají přímo do kloaky na místě vzdáleném od močového měchýře, u savců se jejich ústí posunulo na stěny měchýře. Podle Romera a Parsonse (1977).

považování za ancestrální linii, ze které vznikly všechny skupiny recentních tetrapodů. U recentních obojživelníků a plazů (a všech amniot) je totiž kloaka dobře vyvinuta, navíc doplněna o močový měchýř (viz str. 148 a níže). U obojživelníků je močový měchýř embryonálně derivátem stěny kloaky, u plazů a savců je pozůstatkem allantois (viz str. 29 a níže). U ptáků močový měchýř (s výjimkou pštrosů) chybí a nahrazuje jej bursa Fabricii.



Obr. 268 Embryonální vývoj kloakální oblasti u savců. A - pohlavně indiferentní stadium s nerozdělenou kloakou, do níž ústí střevo i allantois; na stopku allantois je napojen Wolffův kanál a močovod. B - pozdější indiferentní stadium s vyvinutými vejcovody. Wolffův kanál a močovod jsou zcela odděleny, kloaka horizontálně rozdělena na rectum a urogenitální sinus, začíná se vyvíjet topořivý orgán. C, D - rané a dospělé vývojové stadium samce. Vejcovody zanikají, Wolffův kanál se mění na chámovod, urethra vzniká ze tří vývojově odlišných úseků. E, F - rané a dospělé stadium samice. Zaniká Wolffův kanál, z allantois se vyvíjí močový měchýř, z embryonálního vejcovodu se diferencuje děloha a pochva. Podle Romera a Parsonse (1977).

Kloaka se v plném rozsahu zachovala i u ptakořitných, i když náznak oddělení vývodů střeva a urogenitální soustavy lze pozorovat. Kloaka je zde reprezentována částí, která vzniká z proctodea. Proximální část kloaky je rozšířená do prostoru, kam ústí střevo; tato část se nazývá **coprodeum**. Do distální části ústí močový měchýř a proto se nazývá **urodeum**. Močovody ústí do proximální části urodea (tedy části, která je u vyšších savců přeměněna v uterus) a moč se tudíž nemísí s produkty trávicí soustavy.

U většiny ostatních savců však v dospělém stadiu ústí coprodeum a urodeum na povrch těla odděleně. Coprodeum se přeměnilo na rectum, které ústí na povrch těla análním otvorem. Naproti tomu urodeum se přetvořilo u samců a samic rozdílným způsobem, který však má společný embryonální základ. V pohlavně nerozlišeném stadiu všech placentálních savců (obr. 268A) se kloaka zakládá v podobě rozšíření terminální části entodermálního úseku trávicí trubice, proti níž se zvnějšku vchlipuje ektoderm (tedy vytváří se proctodeum); i zde zůstávají obě části po určitou dobu navzájem odděleny membránou. Kromě páru Wolffových chodeb a vejcovodů sem z ventrální strany ústí allantois. Ještě stále během indiferentního stadia (obr. 268B) se začne vytvářet horizontální přepážka, která kloaku rozdělí na dvě části: dorzální coprodeum zůstává spojeno se střevem a ústí na povrch těla análním otvorem, zatímco ventrální část (urodeum) se mění na urogenitální sinus. Je nutné připomenout, že právě sem ústí Wolffovy chodby, tedy samčí chámovody a samičí vejcovody, a samozřejmě i allantois. Během dalšího vývoje se z allantois začne vytvářet močový měchýř; jeho část se posléze mění na močovou trubici (urethra). Zatímco pohlavní vývody ústí stále do urogenitálního sinu, močovody se od nich zcela odštěpují. V důsledku toho se i jejich vývody oddělují od vývodů pohlavních cest a otevírají se následně do močového měchýře. Proto se u placentálních savců moč dostává přímo do močového měchýře, aniž by předtím procházela kloakou.

Od tohoto stadia se vývoj struktur spojených s urogenitálním sinem u obou pohlaví liší. U samic (obr. 268E, F) se ventrální část kloaky (tedy urogenitální sinus) mění na **vestibulum**, které může zasahovat hluboko pod povrch těla (např. u šelem) nebo je poměrně mělké (např. u primátů). Otevírá se sem močová trubice (urethra), jakožto krátký vývod z močového měchýře, a spojený vývod obou terminálních částí vejcovodů (tedy vagina). Vývody Wolffových chodeb zanikají. U samců (obr. 268C, D) se urogenitální sinus prodlužuje do podoby trubice, která pokračuje do penisu. Ústí sem chámovody (vejcovody zanikají) a trubice od močového měchýře (urethra). Je však nutné upozornit, že močová trubice samců zahrnuje jak tu část, která je u samic vývodem z močového měchýře, tak i vestibulum. Urethra samic je tedy homologická jen s částí stejnojmenné trubice u samců.