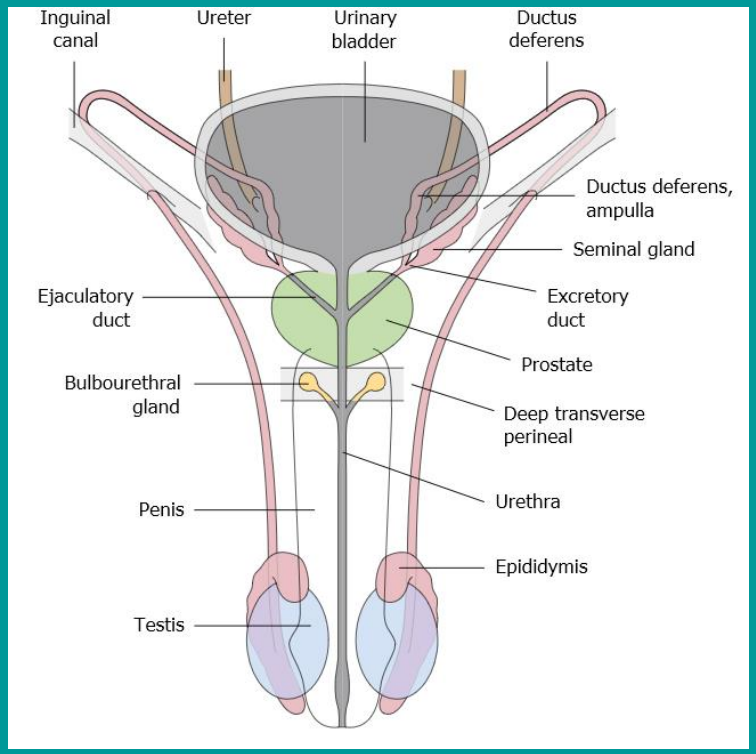
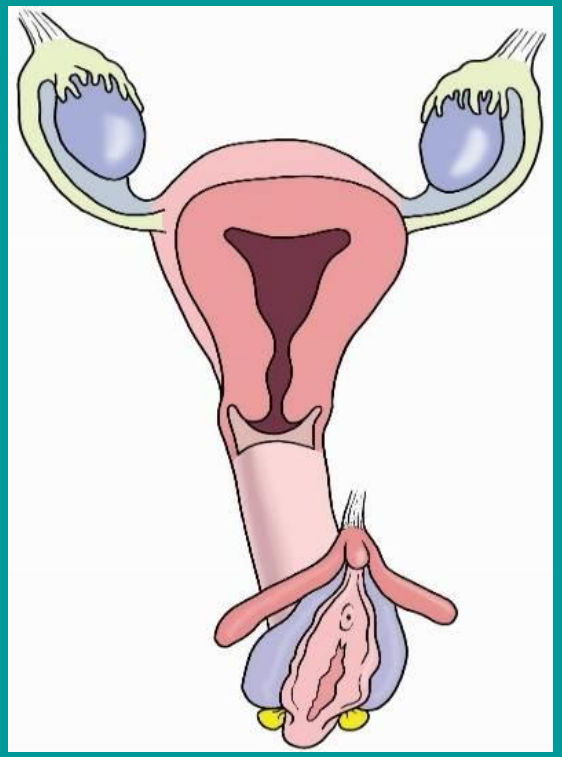
Vývoj pohlavního systému





Miloš Grim
Anatomický ústav 1. lékařské fakulty,
Univerzita Karlova v Praze

přednáška pro posluchače všeobecného a zubního lékařství
letní semestr 2019/ 2020

Ženské a mužské pohlavní orgány se vyvíjejí z jednoho indiferentního embryonálního základu

Ženský fenotyp se vyvíjí spontánně při absenci chromosomu Y a z toho vyplývající absenci exprese SRY genu

Vývoj mužského fenotypu je podmíněn přítomností maskulinizačních vlivů (zahájených expresí SRY genu na chromosomu Y), produkcí testosteronu a AMH

Pohlavní orgány, reprodukční orgány,
organa genitalia masculina et feminina

zevní a vnitřní pohlavní orgány

gonáda – pohlavní žláza

gametogenese (spermatozoa, oocyty),
endokrinní funkce (testosteron, estrogeny, progesteron)

vývodné cesty pohlavní

transport gamet,

retence a nutrice plodu

kopulační orgány

penis a vagina – vnitřní oplodnění

přídatné žlázy

specifické sekrety

Vývoj pohlavního systému

vývoj pohlavních žláz

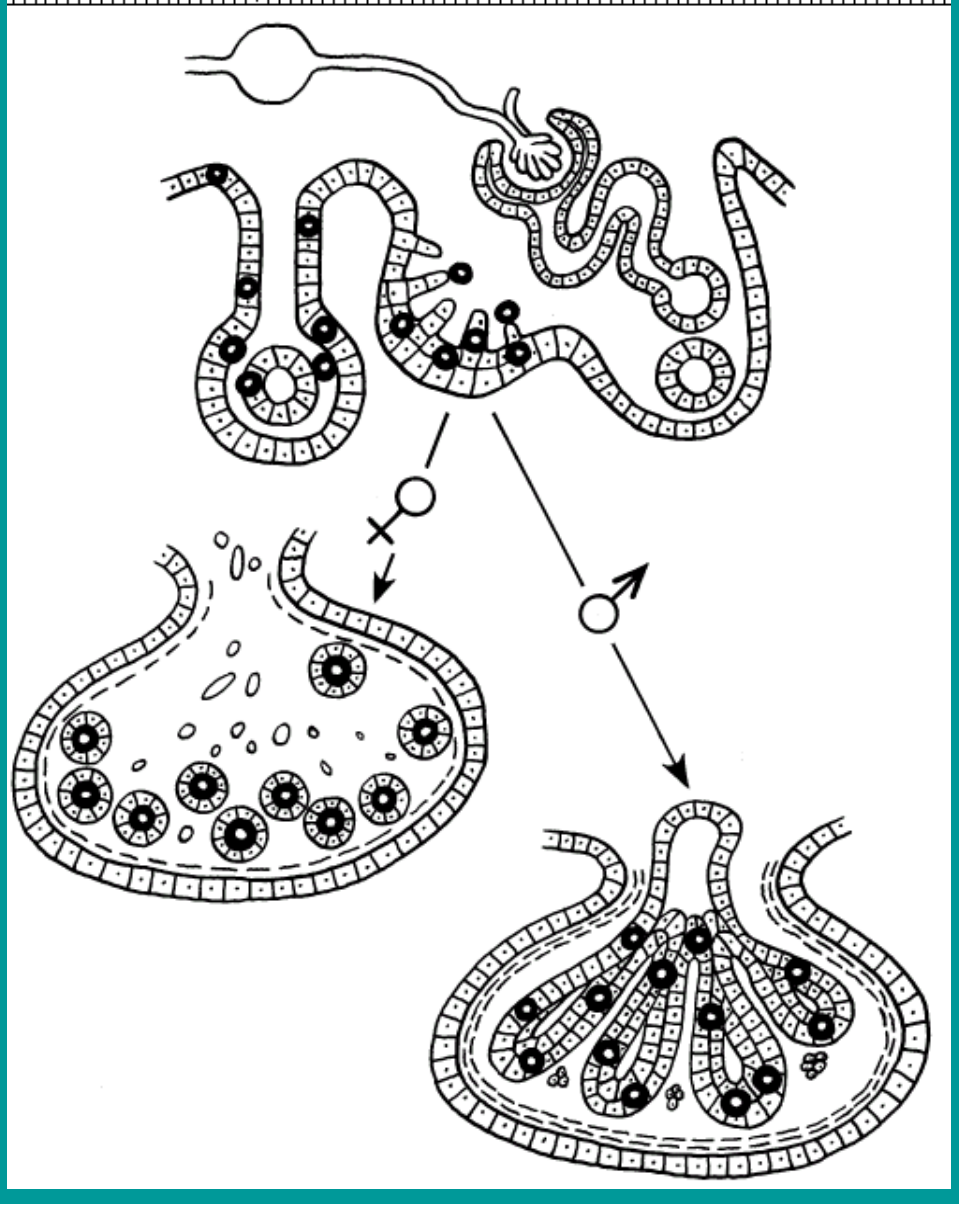
- indiferentní pohlavní žláza
- genetická determinace pohlaví (X, Y)
- fenotypická exprese (SRY gen na Y chromosomu)
- hormonální ovlivnění AMH, testosteron
- migrace prvopohlavních (germinálních) buněk
- vývoj a sestup varlat a vaječníků
- vliv zevního prostředí na vývoj varlat

vývoj pohlavních cest

- indiferentní ale dvojí pohlavní cesty:
- ductus mesonephricus Wolffi,
- ductus paramesonephricus Muelleri
- jen jedna bude použita

vývoj zevních pohlavních orgánů

- indiferentní zevní pohlavní orgány:
- tuberculum genitale, plicae genitales,
- tori genitales



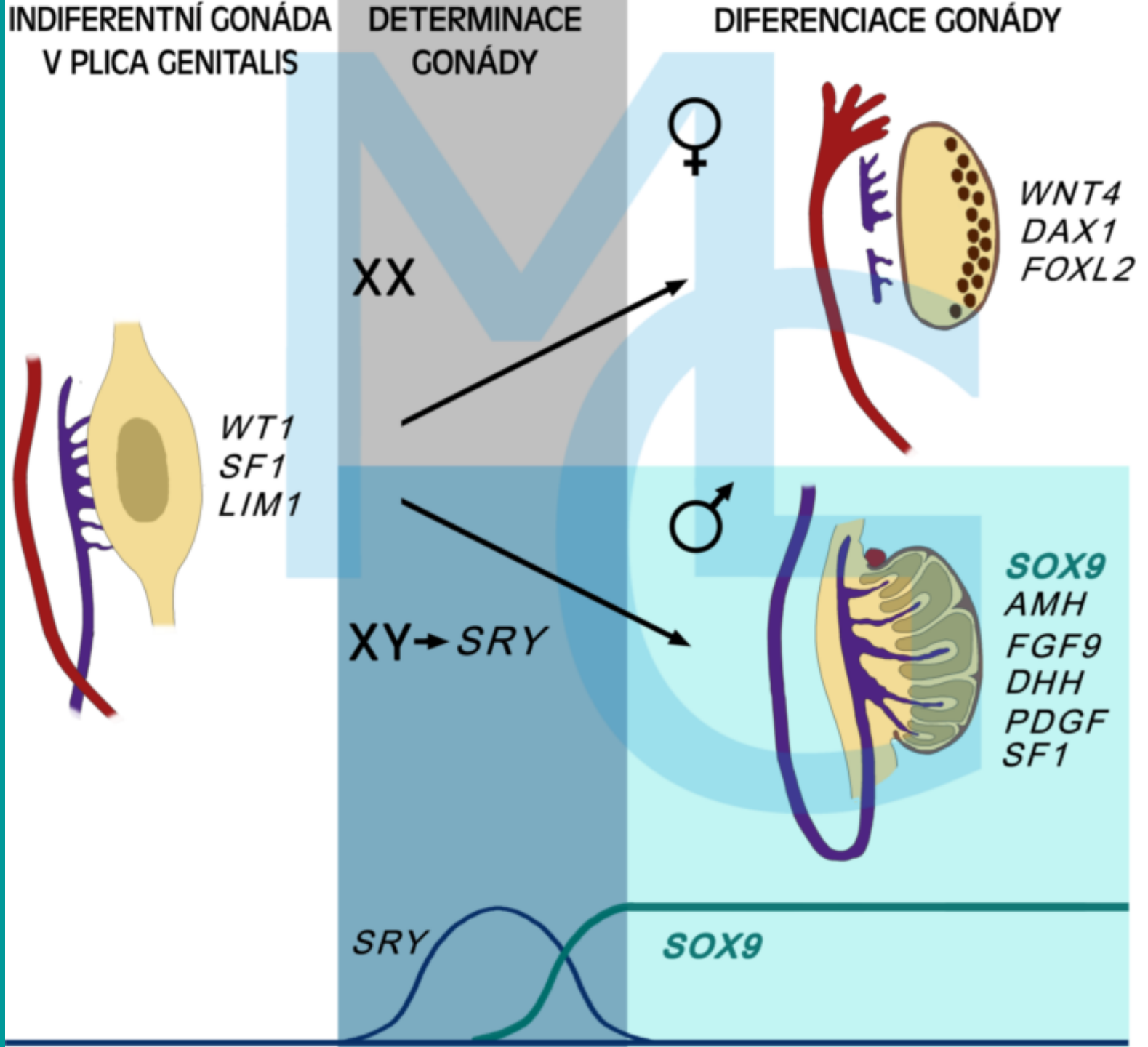
Na tvorbě gonády se podílejí tři populace buněk: **coelomový epithel** (z něho se diferencují také **Sertoliho buňky varlete a folikulární buňky ovaria**), **mesenchymové buňky** plica genitalis (z nich se diferencují **Leydigovy buňky a thékální buňky ovaria**) a **prvopohlavní buňky** (černě), které migrují od 6. týdne do základu gonády z extraembryonálního mesodermu.

Ve varleti se rozvíjí dřeň, která obsahuje základy kanálků, kdežto u ženského pohlaví mohutní kůra s epithelovými a prvopohlavními buňkami, takže od 7. týdne lze v řezech odlišit varle od ovaria.

Zárodečné buňky, které nesou genetický materiál pro příští generaci, jsou v nejranějším stadiu vývoje označovány jako **prvopohlavní buňky** neboli **primordiální zárodečné buňky** (primordial germ cells) **PGCs**.
Kde přesně a kdy je u člověka tato linie buněk založena, není známo, ale je zřejmé, že se vyčleňují **z pluripotentních buněk epiblastu v časné fázi gastrulace.** Od 24. dne vývoje je lze identifikovat **v entodermu stěny žloutkového** váčku v blízkosti allantois jako buňky se světlou cytoplasmou a intensivní **positivitou pro alkalickou fosfatasu. Jsou to prvé rozpoznatelné prerkursory gamet**.
Jejich vývojový program směřuje k diferenciaci v jediný buněčný typ, **v oocyt resp. ve spermii a teprve při oplození po splynutí gamet, vzniká totipotentní zygota jako základu nového organismu**.
Nicméně za určitých okolností se časné PGCs mohou chovat jako pluripotentní buňky. Skončí-li jejich migrace na atypickém místě, mohou dát vznik **teratomu**, nádoru s širokým spekterm buněčných typů ze všech zárodečných listů.

Pohlaví plodu je geneticky určeno již při oplození vajíčka spermií s chromosomem X nebo Y, ale morfologickou známkou pohlaví je u ženského pohlaví v tomto indiferentním období jen přítomnost tzv. sex chromatinu (Barrovo tělísko).
Barrovo tělísko je hrudka heterochromatinu při jaderné membráně, která odpovídá inaktivovanému maternálnímu či paternálnímu X chromosomu. K inaktivaci dochází okolo 12. dne (asi 100 buněk vývoje a soudí se, že je věcí náhody který z X chromosomů je v které buňce inaktivován. **Morfologické známky pohlavní diferenciace gonády jsou patrné od začátku 7. týdne**.
Základy pohlavních cest: základem mužského vývodu je ***ductus mesonephricus Wolffi*** a základem ženských pohlavních cest je ***ductus paramesonephricus Mülleri***. Jeden z nich později zaniká.

Základy zevních pohlavních orgánů jsou patrné od 5. týdne a jsou zpočátku také indiferentní. **Začínají se diferencovat až od konce 12. týdne.**


INDIFERENTNÍ GONÁDA V PLICA GENITALIS
DETERMINACE GONÁDY
DIFERENCIACE GONÁDY
♀
XX
WNT4
DAX1
FOXL2
WT1
SF1
LIM1
♂
XY→SRY
SOX9
AMH
FGF9
DHH
PDGF
SF1
SRY
SOX9

MOLEKULÁRNÍ MECHANISMY DETERMINACE A DIFERENCIACE GONÁDY.

Determinaci varlete podmiňuje exprese genu ***SRY*** v somatických buňkách z linie Sertoliho buněk v 6. – 8. týdnu vývoje.

SRY exprese v prekursorech Sertoliho navozuje expresi genu ***SOX9***, který je řídícím genem diferenciace Sertoliho buněk.

Sertoliho buňky produkují **FGF9**, který aktivuje diferenciaci **Leydigových buněk**.

Další vývoj **maskulinního fenotypu** řídí dva hormony: **AMH (anti-Müllerian hormone)** secernovaný Sertoliho buňkami a **testosteron** tvořený v Leydigových buňkách.

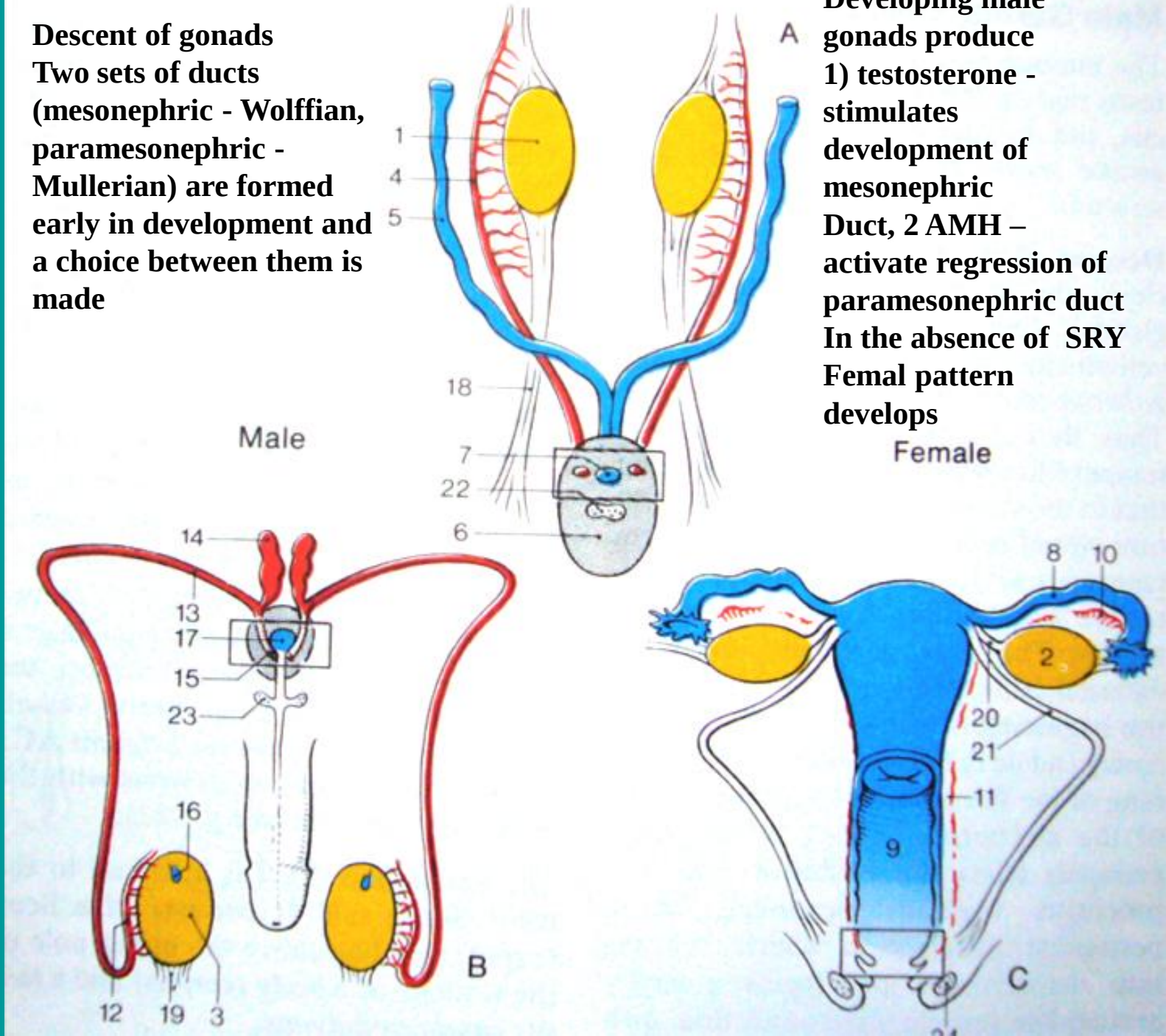
U plodů **ženského pohlaví se** indiferentní gonáda dále vyvíjí jako **ovarium**.

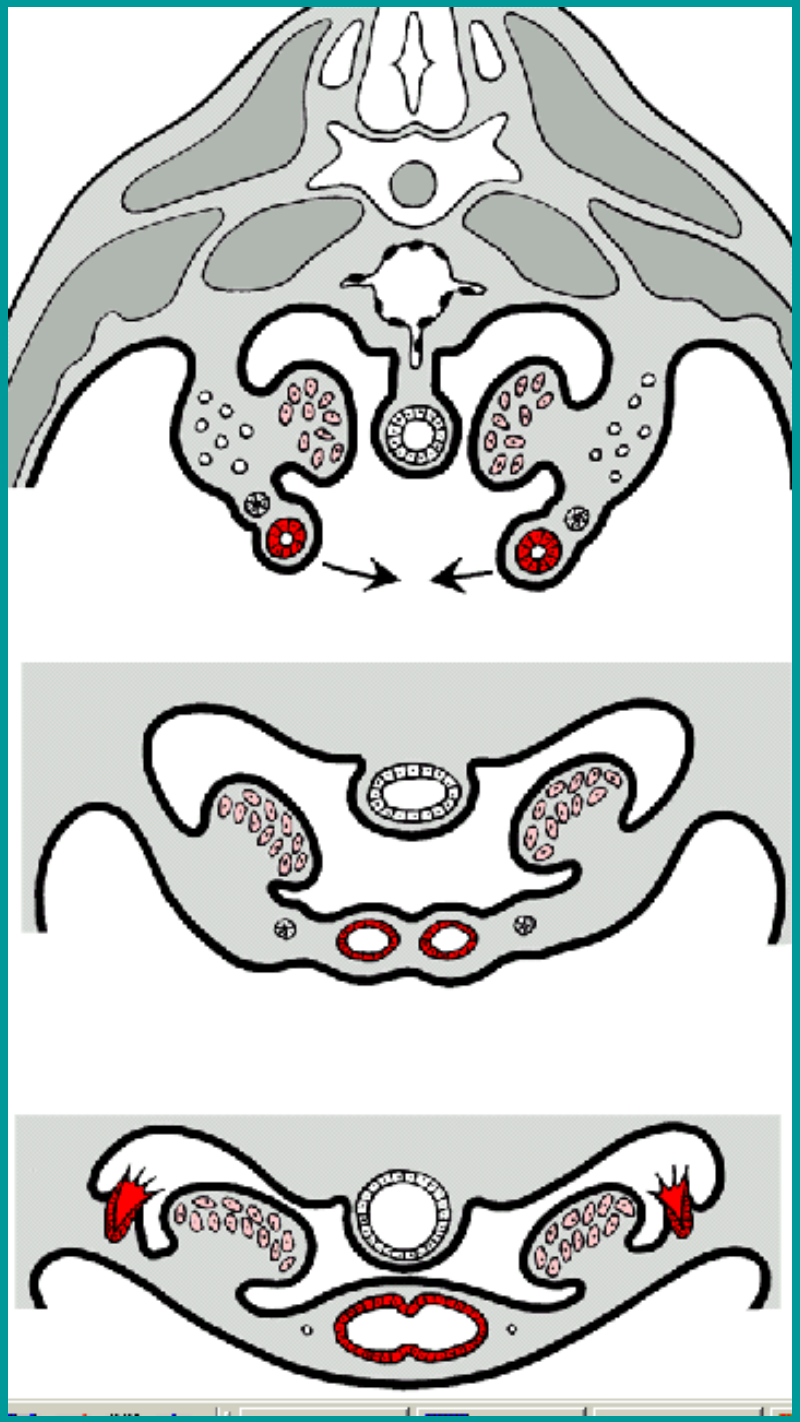
Ductus Wolffi se pod maskulinizačním vlivem testosteronu přetváří v základ mužských vývodných cest. Neuplatní-li se vliv testosteronu, podléhá ductus Wolffi regresi,
Testosteron resp. jeho derivát dihydrotestosteron je od 9. týdne produkován **Leydigovými buňkami** varlete a jeho sekrece je zpočátku řízena choriovým gondatropinem. Dosahuje vrcholu ve 14. – 17. týdnu vývoje.
Testosteron je odpovědný za maskulinisace zevních pohlavních orgánů, za pohlavní diferenciaci CNS, která vede ke kontinuální produkci gonadotropinů a mužský typ sexuálního chování. Později, od puberty, je testosteron odpovědný za vývoj sekundárních pohlavních znaků.

Základ ženských pohlavní cest, **ductus Mülleri**, zaniká u plodů mužského pohlaví v 8. – 10. týdnu. Jeho regrese je důsledkem působení **AMH (anti-Müllerian hormone**), který vylučují Sertoliho buňky v základu varlete. U plodů ženského pohlaví se dále vyvíjí a vznikají z něho vejcovody, děloha a část pochvy. Zároveň se feminisují základy zevních pohlavních orgánů.

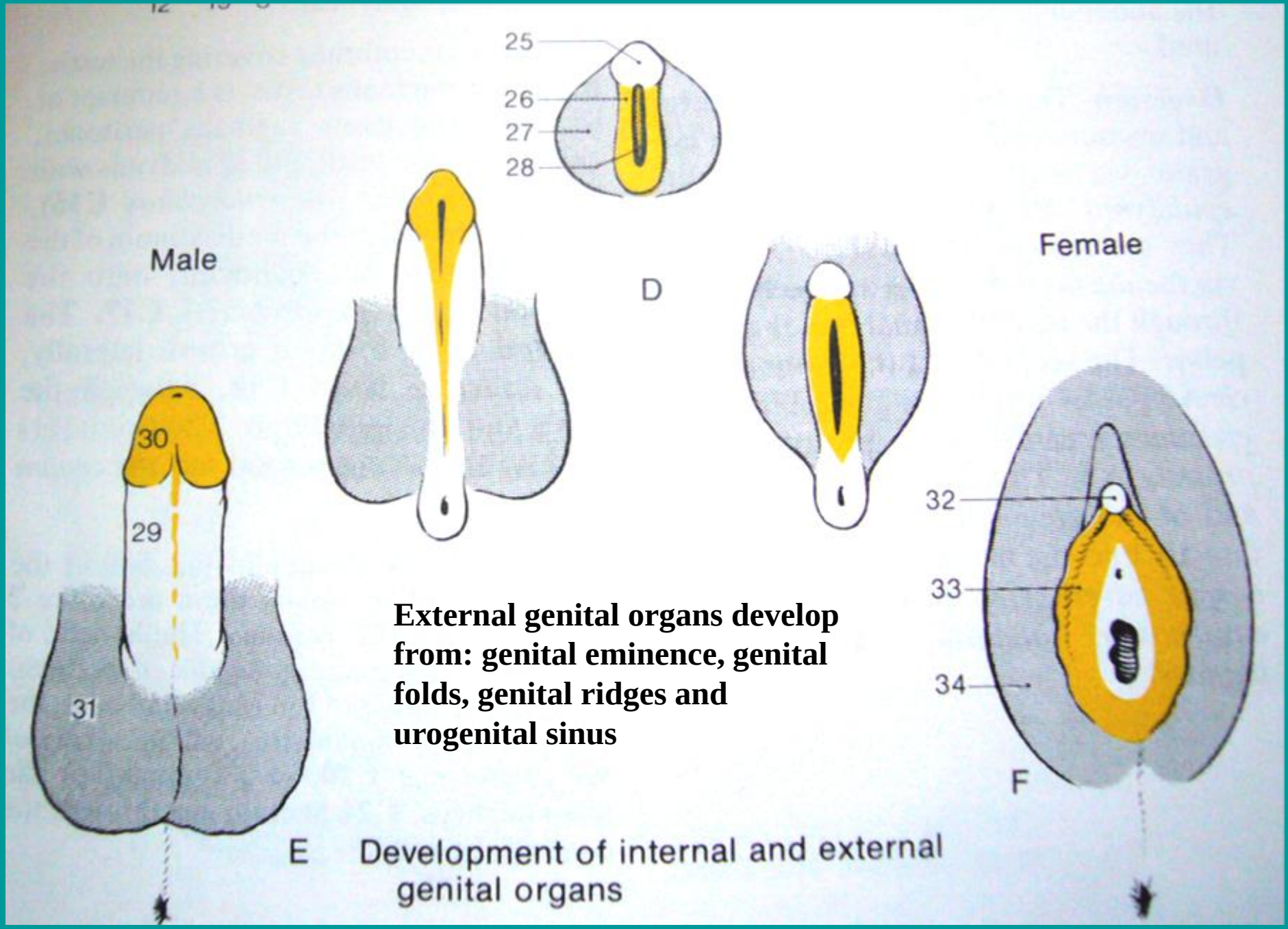
Descent of gonads
Two sets of ducts (mesonephric - Wolffian, paramesonephric - Mullerian) are formed early in development and a choice between them is made

Developing male gonads produce 1) testosterone - stimulates development of mesonephric Duct, 2 AMH – activate regression of paramesonephric duct
In the absence of SRY Femal pattern develops

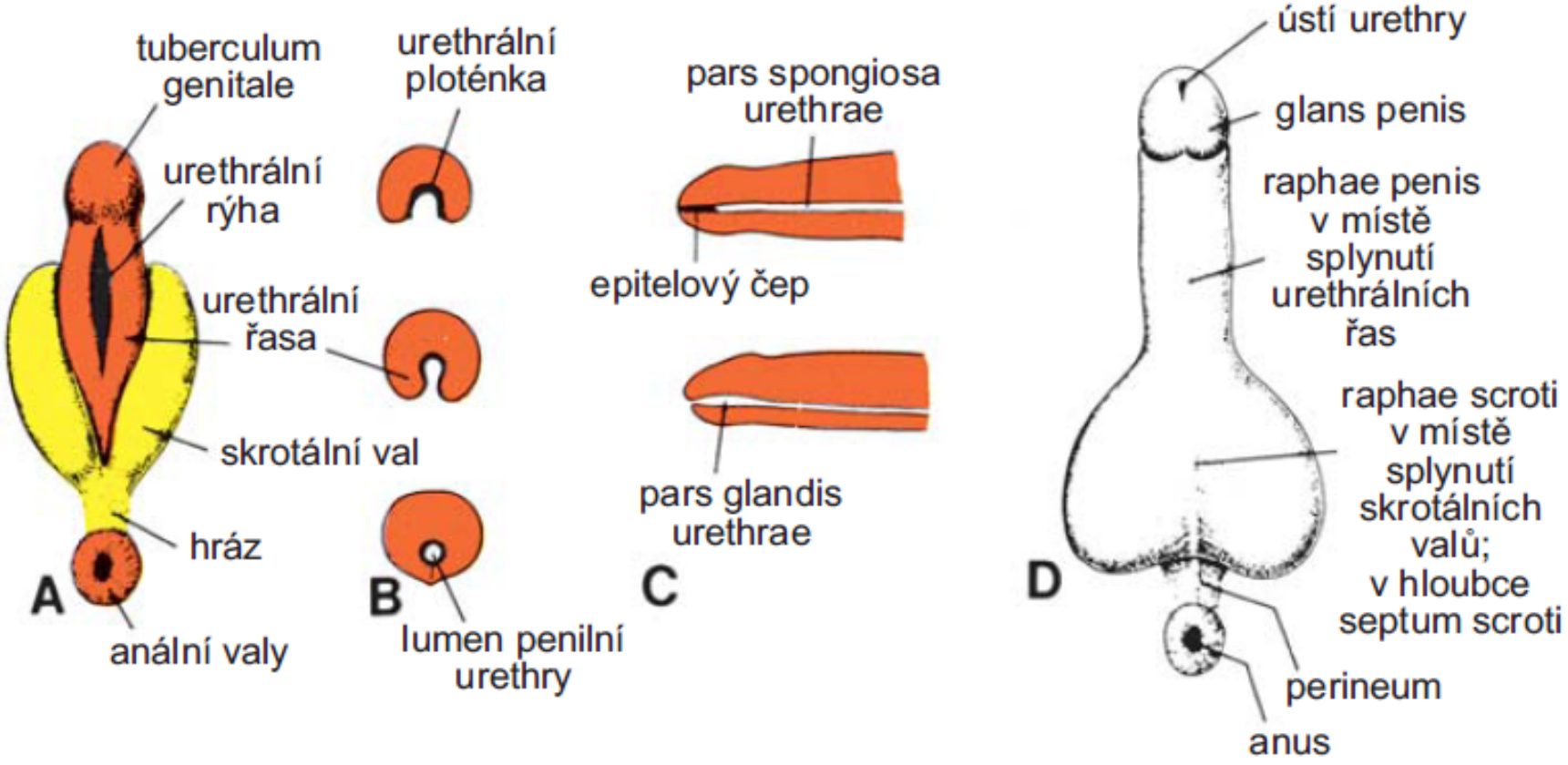




Descensus ovarii,
vznik tuba uterina, uteru a části vaginy z ductus paramesonephricus (Muelleri),
vznik plica lata uteri z plica urogenitalis,
vývoj polohy pánevních pohlavních orgánů



External genital organs develop from: genital eminence, genital folds, genital ridges and urogenital sinus



Obr. 15.33 **A.** Vývoj mužských zevních pohlavních orgánů, 10. týden. Hluboká uretrální rýha je ohraničena urethrálními řasami. **B.** Příčné řezy penisem během vývoje pars spongiosa urethrae. Urethrální rýha se uzavírá splynutím pravé a levé urethrální řasy. **C.** Vývoj pars glandis urethrae.

Embryonální základy pohlavního systému a jejich definitivní deriváty u mužského a ženského pohlavního ústrojí

Indiferentní stav	Mužské pohlaví	Ženské pohlaví
základ pohlavní žlázy	testis	ovarium
gubernaculum	lig. scrotale	lig. uteroovaricum, lig. teres uteri
kanálky mesonefros	rete testis, ductuli efferentes testis, paradidymis	epoophoron, paroophoron
ductus Wolffi	ductus epididymidis, ductus deferens, gl. vesiculosa, ductus ejaculatorius	ductus longitudinalis epoophori, Gartnerův kanálek
ductus Mülleri	appendix testis, utriculus prostaticus	tuba uterina, uterus, kraniální část vaginy
střední 1/3 sinus urogenitalis	pars prostatica urethrae nad colliculus seminalis	urethra feminina
kaudální 1/3 sinus urogenitalis	pars prostatica urethrae pod colliculus seminalis, pars membranacea urethrae	vestibulum vaginae
plicae urogenitales (urethrální řasy)	pars spongiosa urethrae, radix penis, raphe penis	labia minora, bulbus vestibuli
tuberculum genitale	corpus et glans penis, preputium, fossa navicularis urethrae	clitoris, preputium
tori genitales	scrotum, raphe scroti	labia majora
hiatus urogenitalis	lumen v pars spongiosa urethrae	rima pudendi

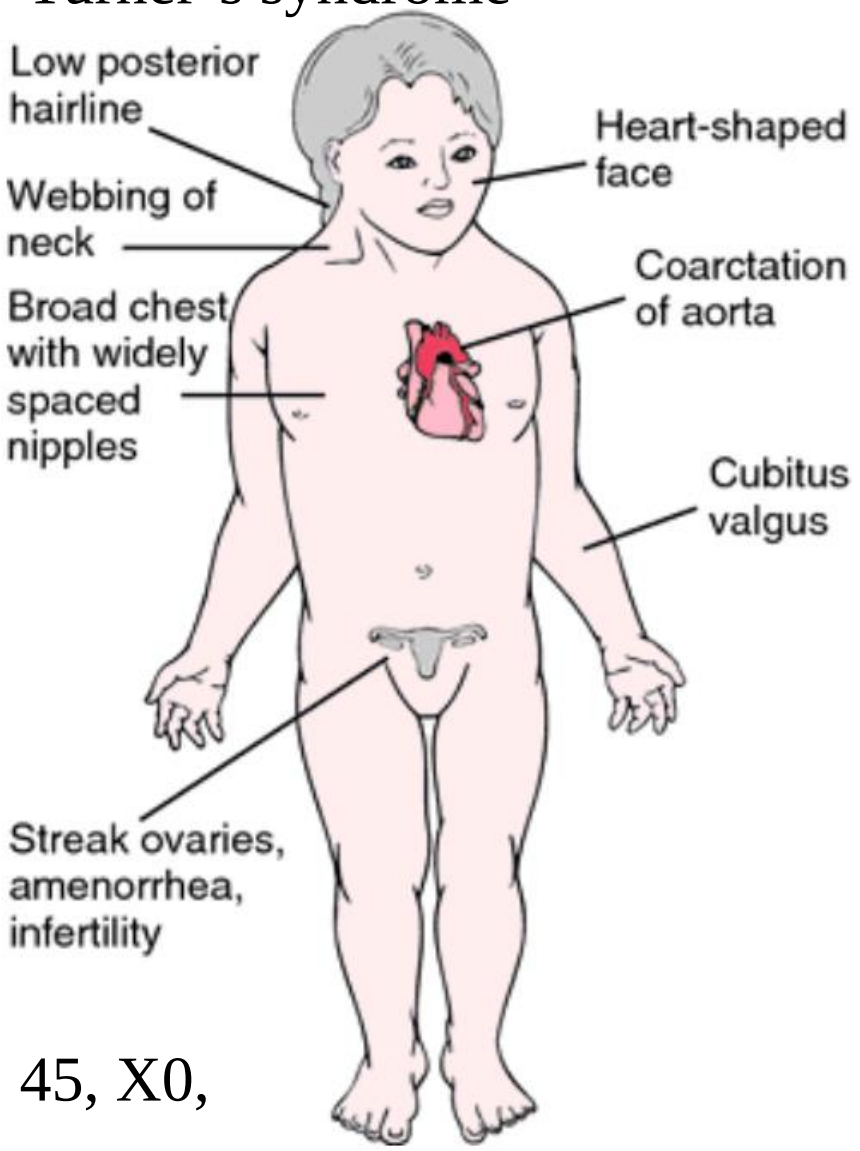
Odchylky v diferenciaci orgánů pohlavního systému

Část poruch sexuální diferenciace je podmíněna **abnormálním karyotypem** (Turnerův syndrom – u ženy karyotyp 45,X,0 Klinefelterův syndrom – u muže karyotyp 47,XXY),

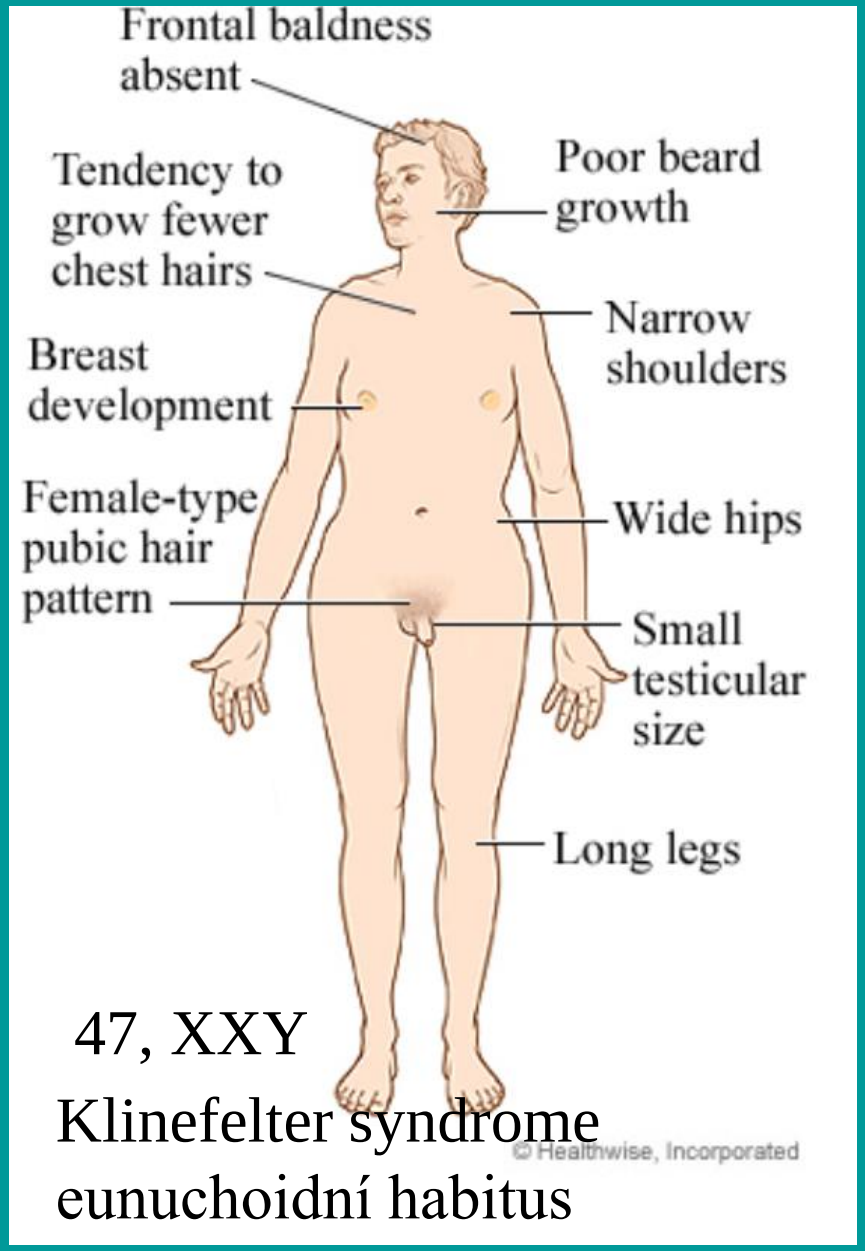
Odchylky v diferenciaci pohlaví, při nichž se karyotyp nemusí shodovat s fenotypickým pohlavím vedou k různým formám **pseudohermafroditismu.** Mohou být způsobeny **poruchami v metabolismu pohlavních hormonů nebo mutacemi v genech pro jejich receptory**.

Např. **testikulární feminizace** je podmíněna defektem androgenního receptoru a tedy necitlivost cílových tkání k androgenům (AIS, androgen insensitivity syndrome). a pokud je receptor zcela vyřazen z funkce u jedinců s karyotypem XY, je výsledkem ženský zevní genitál a ženský psychosexuální vývoj. Jejich varlata však produkují AMH (anti-Müllerian hormone), a proto se nevyvíjí děloha a vejcovody a mužský typ pubického ochlupení, které je závislé na androgenech.

Turner´s syndrome



45, X0,

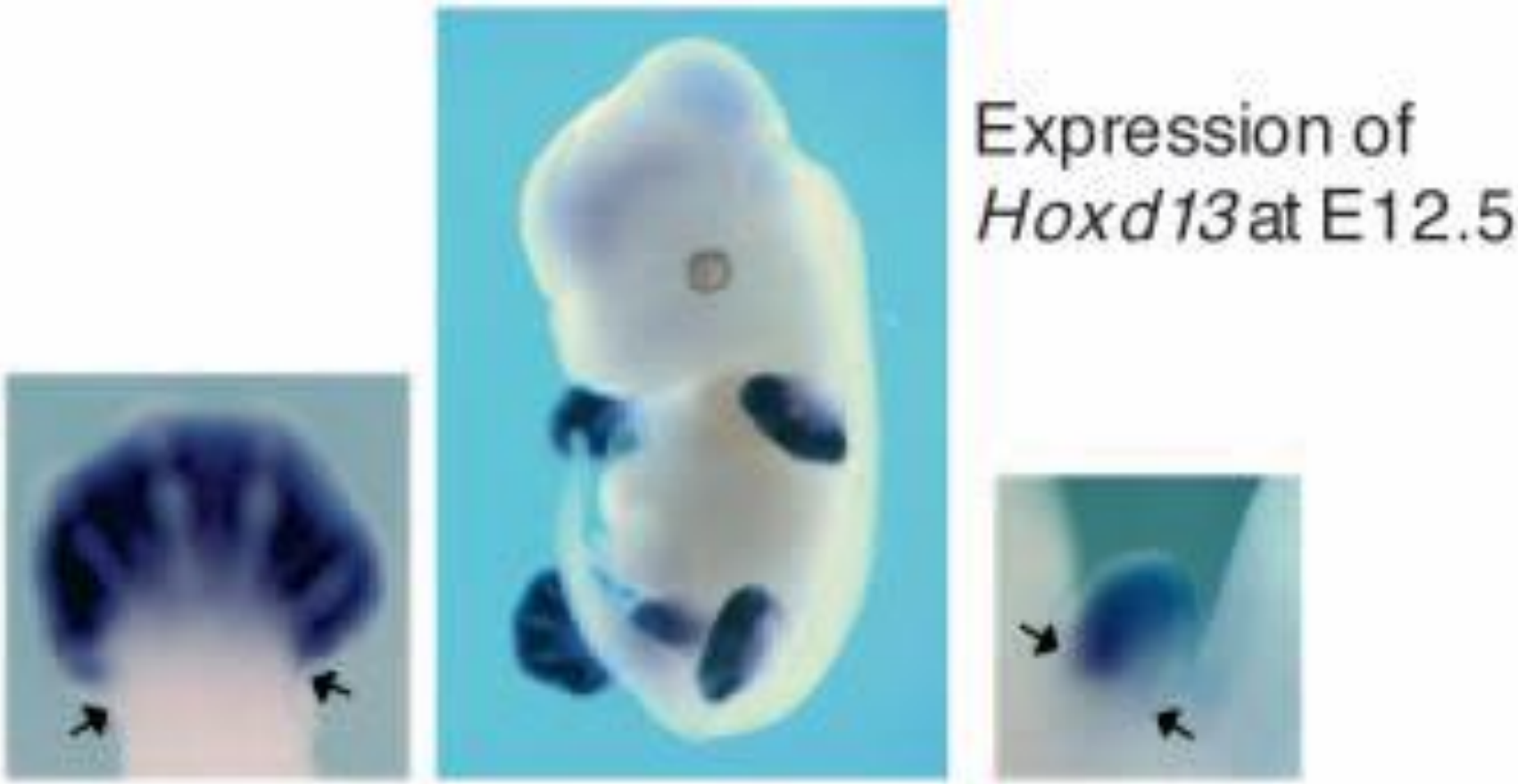


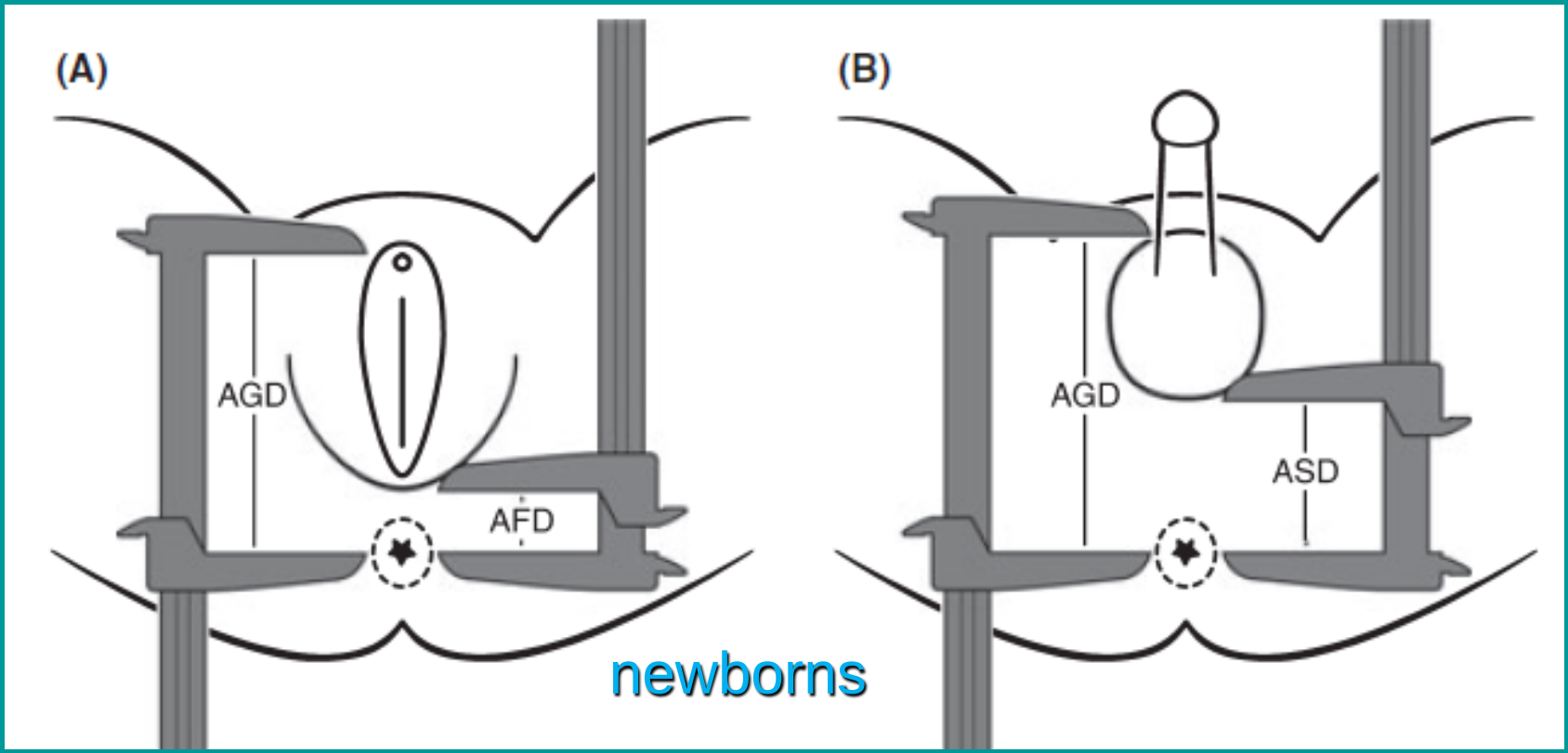
47, XXY

Klinefelter syndrome

eunuchoidní habitus

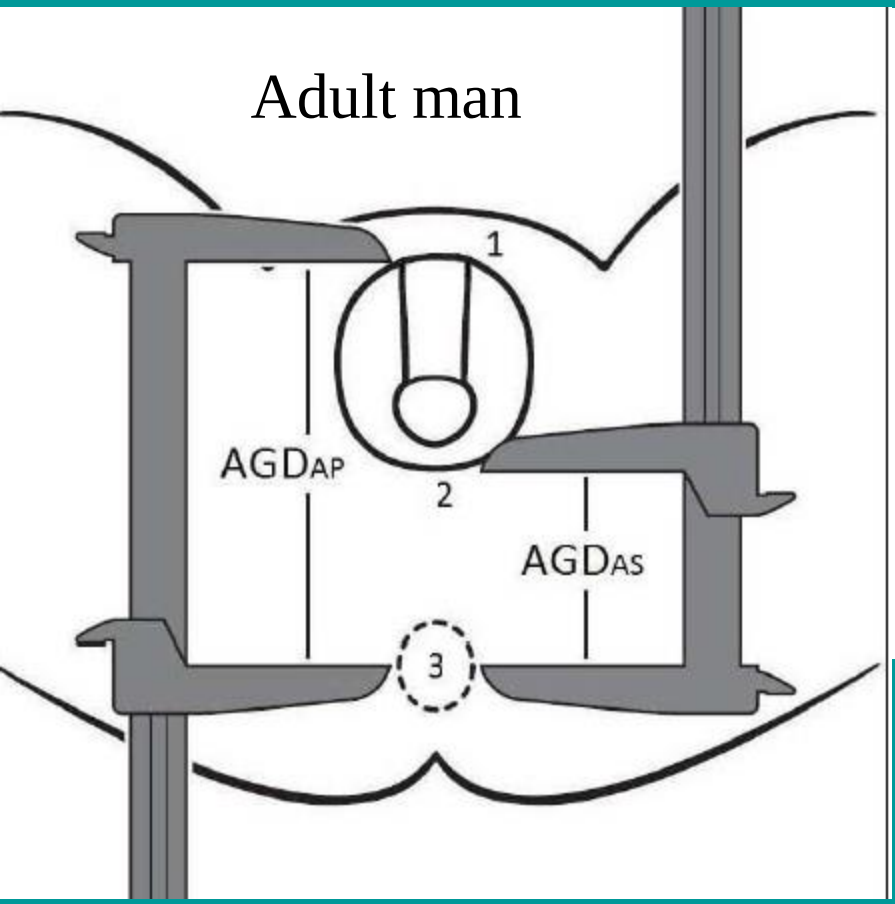
John Cobb and Denis Duboule:
Comparative analysis of genes downstream of the Hoxd cluster in developing digits and external genitalia.
Development 132, 3055-3067, 2005



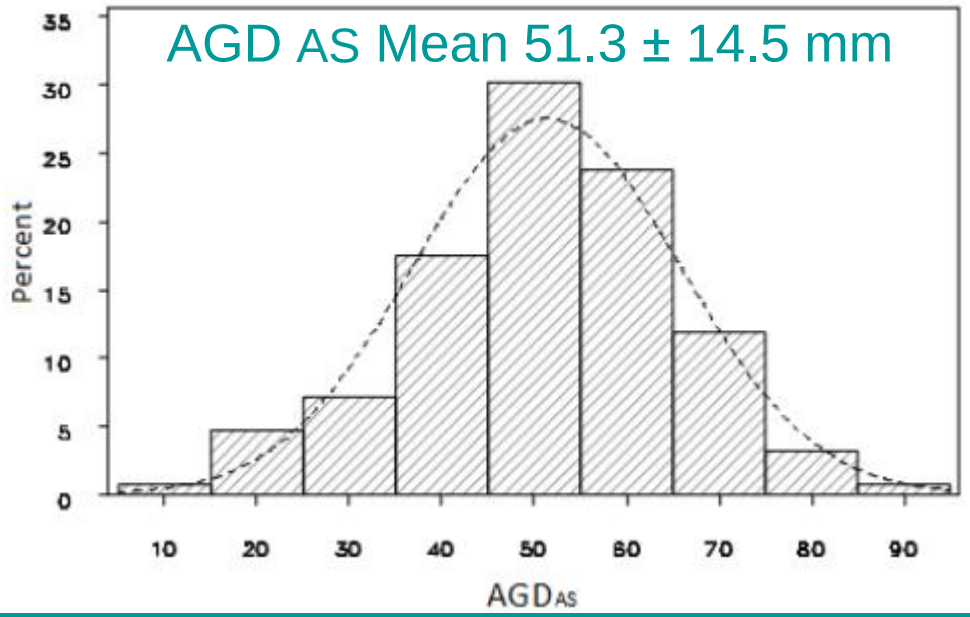


An-ogenital distance／ano-scrotal distance／ano-fourchette distance diagrams. (A) Center of the anus to the anterior clitoral surface (AGD) and the center of the anus to the posterior fourchette (AFD) measurements made in female subjects. (B) Center on the anus to the anterior base of the penis (AGD) and the center of the anus to the junction of the perineum with the rugated scrotal skin (ASD) measurements made in male subjects.

The mean AFD was **15.1** mm (SD ± 2.9) and ASD was **23.0** mm (SD ± 3.8) and– in newborns. S. Sathyanarayana,* L. Beard, C. Zhou* and R. Grady: Measurement and correlates of ano-genital distance in healthy, newborn infants. International Journal of Andrology 33 (2010), 317–323



AGD AS: center of anus to posterior base of the scrotum (point 2 to 3).
AGD AP anus – penis (point 1 to 3)



Frequency distributions of measures of anogenital distance

Mendiola J et al.:**Shorter Anogenital Distance Predicts Poorer Semen Quality in Young Men in Rochester, New York**. Environ Health Persp 119: 958 - 963 (2011)

Men with AGD AS below the median were 7.3 times more likely to have a low sperm concentration

Funded by the European Union 7th Framework Program Developmental Effects of Environment on Reproductive Health"

AGD AC (mm) 80.4 ± 10.5 (SD) 79.2 - 59.5 - 96.1 (Median)
AGD AF (mm) 37.7 ± 6.3 (SD) 37.2 - 27.9 - 48.6 (Median)

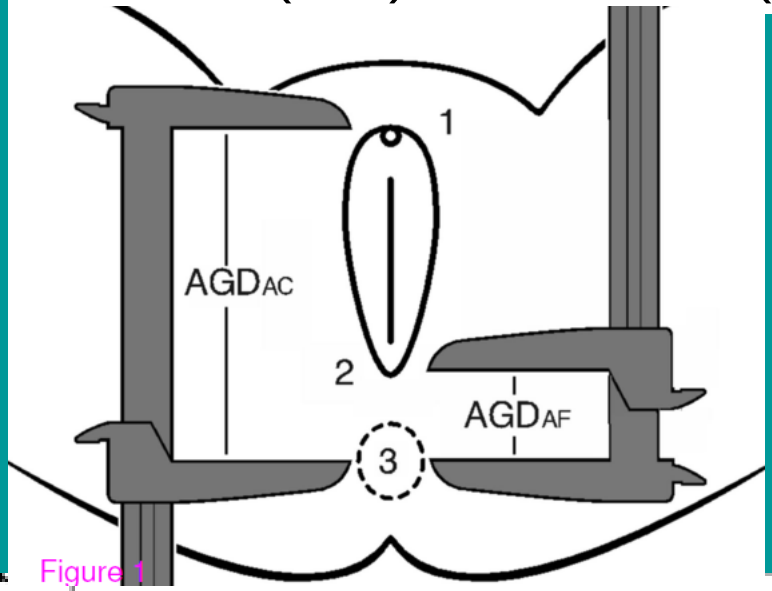


Figure 1

Mendiola J, Roca M. et al.: Anogenital distance is related to ovarian follicular number in young Spanish women: a cross-sectional study. Environ Health 2012 Dec ;11(1):90.

In many mammalian species females with shorter AGD are more fertile.

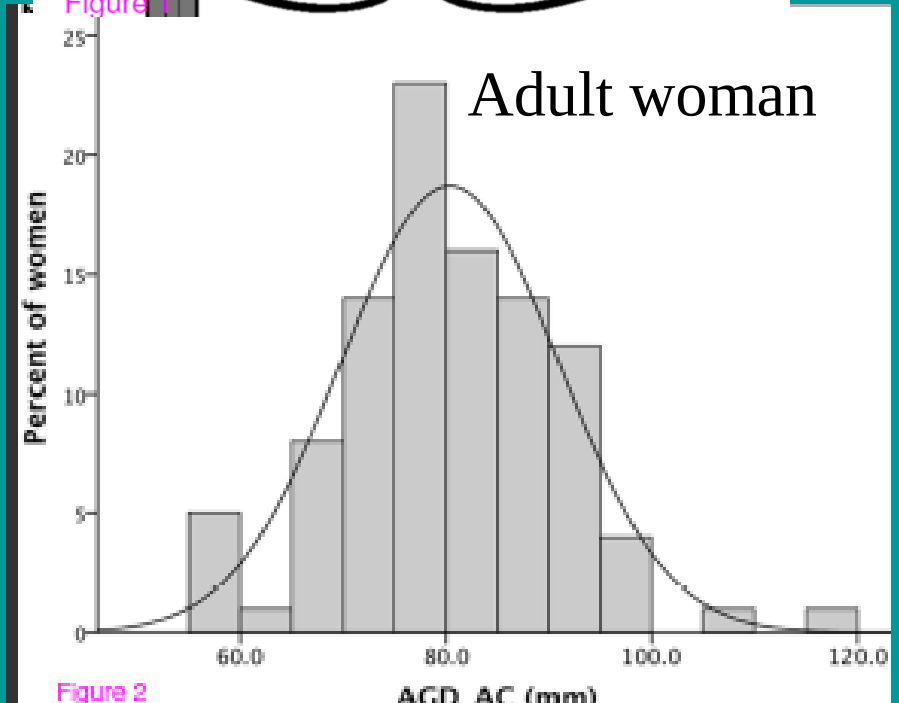
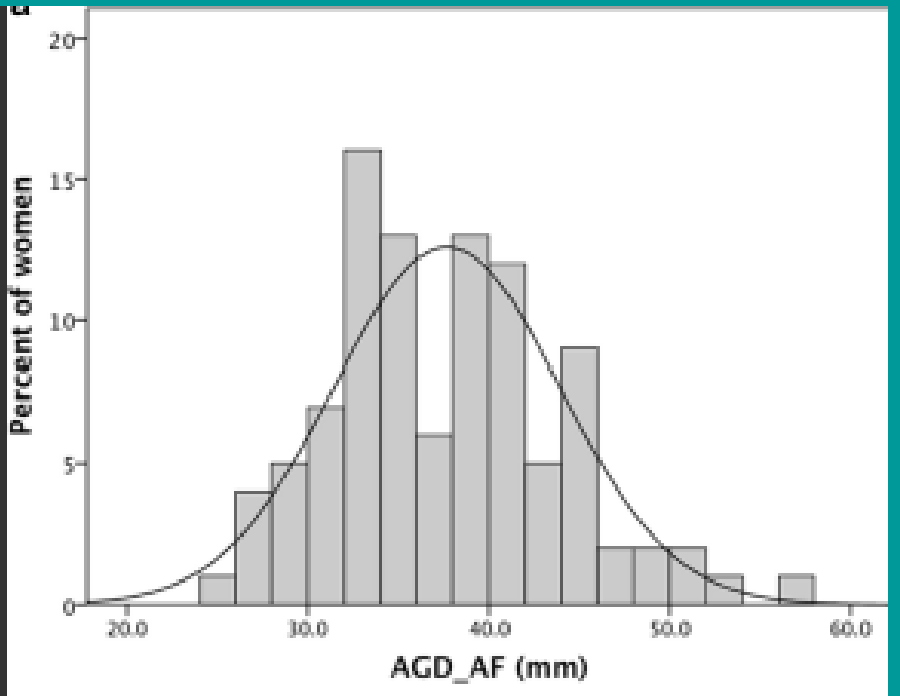
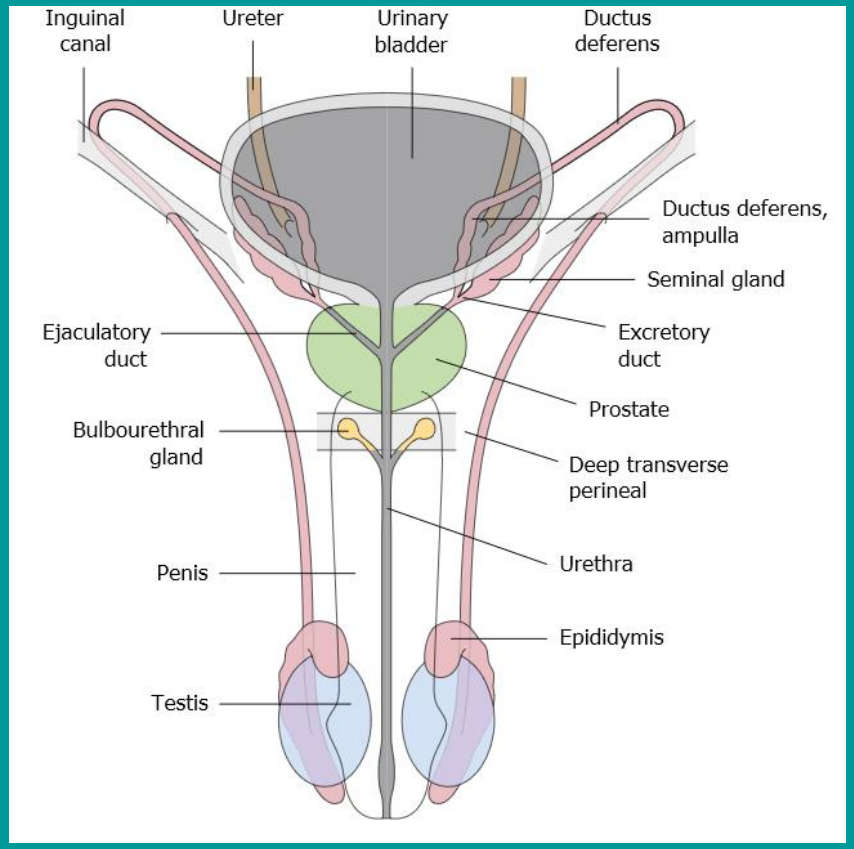


Figure 2



Organa genitalia masculina

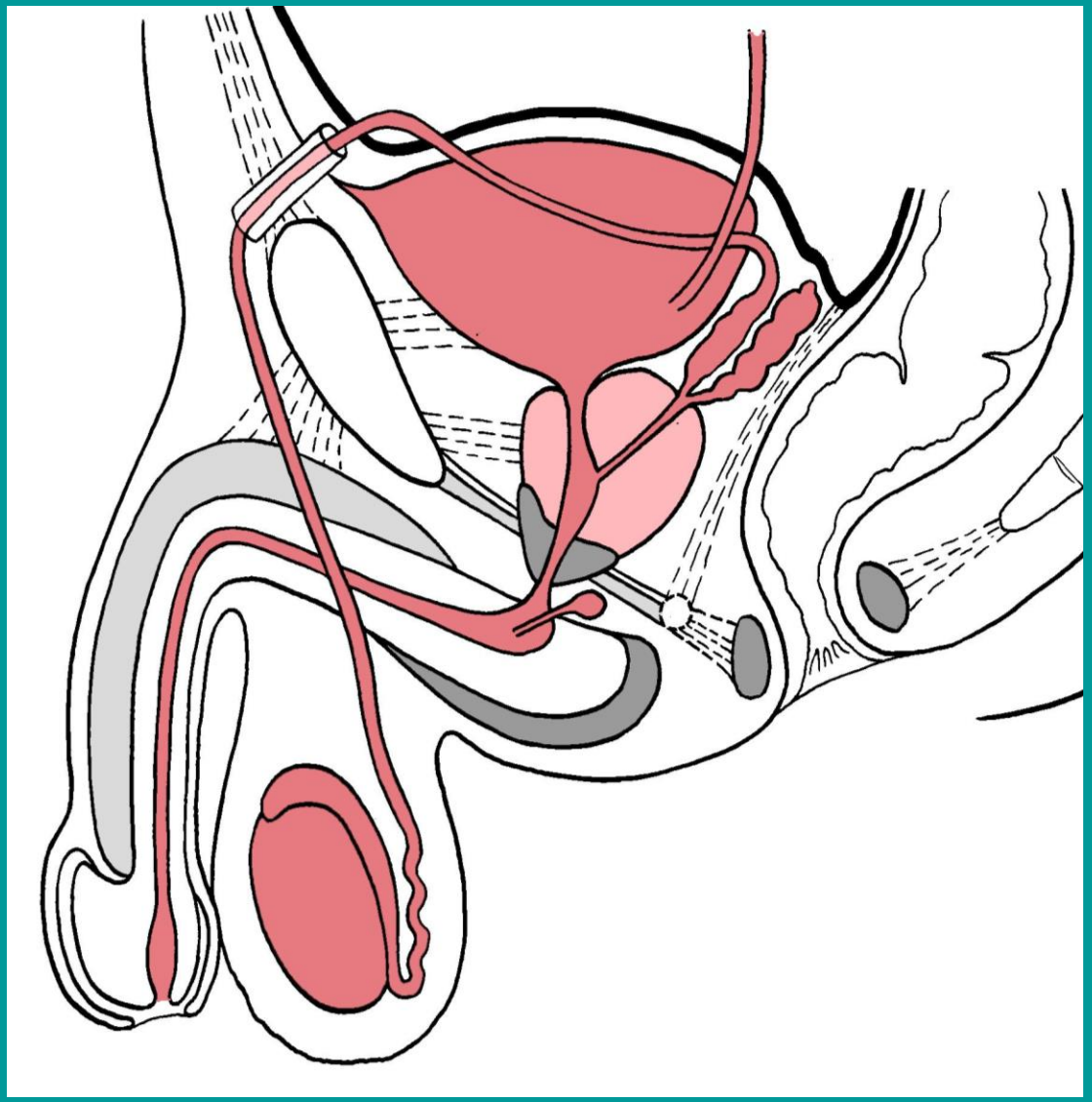


Miloš Grim
Anatomický ústav 1. lékařské fakulty,
Univerzita Karlova v Praze

přednáška pro posluchače všeobecného a zubního lékařství
letní semestr 2019/ 2020

Mužské pohlavní orgány
organa genitalia masculina

varle - testis (orchis)
nadvarle - epididymis
chámovod –
ductus deferens
semenné váčky -
vesiculae seminales
předstojná žláza -
prostata
pyj - penis
šourek - scrotum
semenný provazec-
funiculus spermaticus

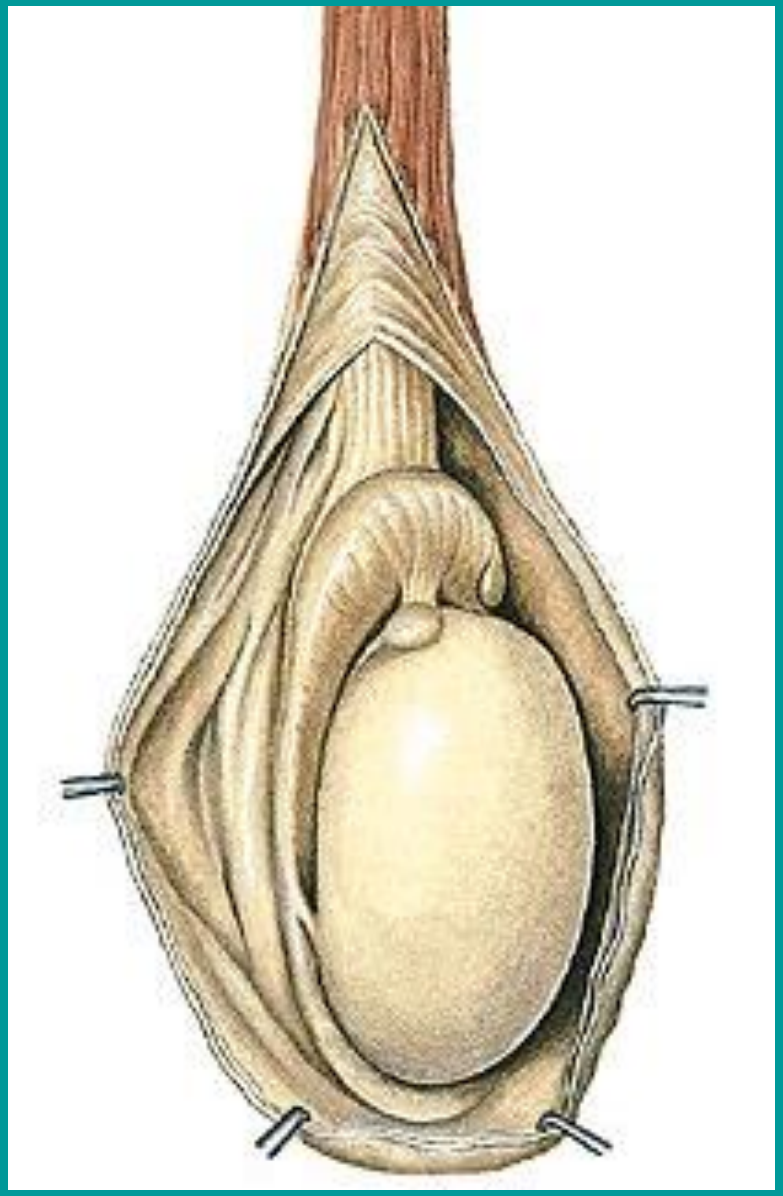


Testis (orchis)

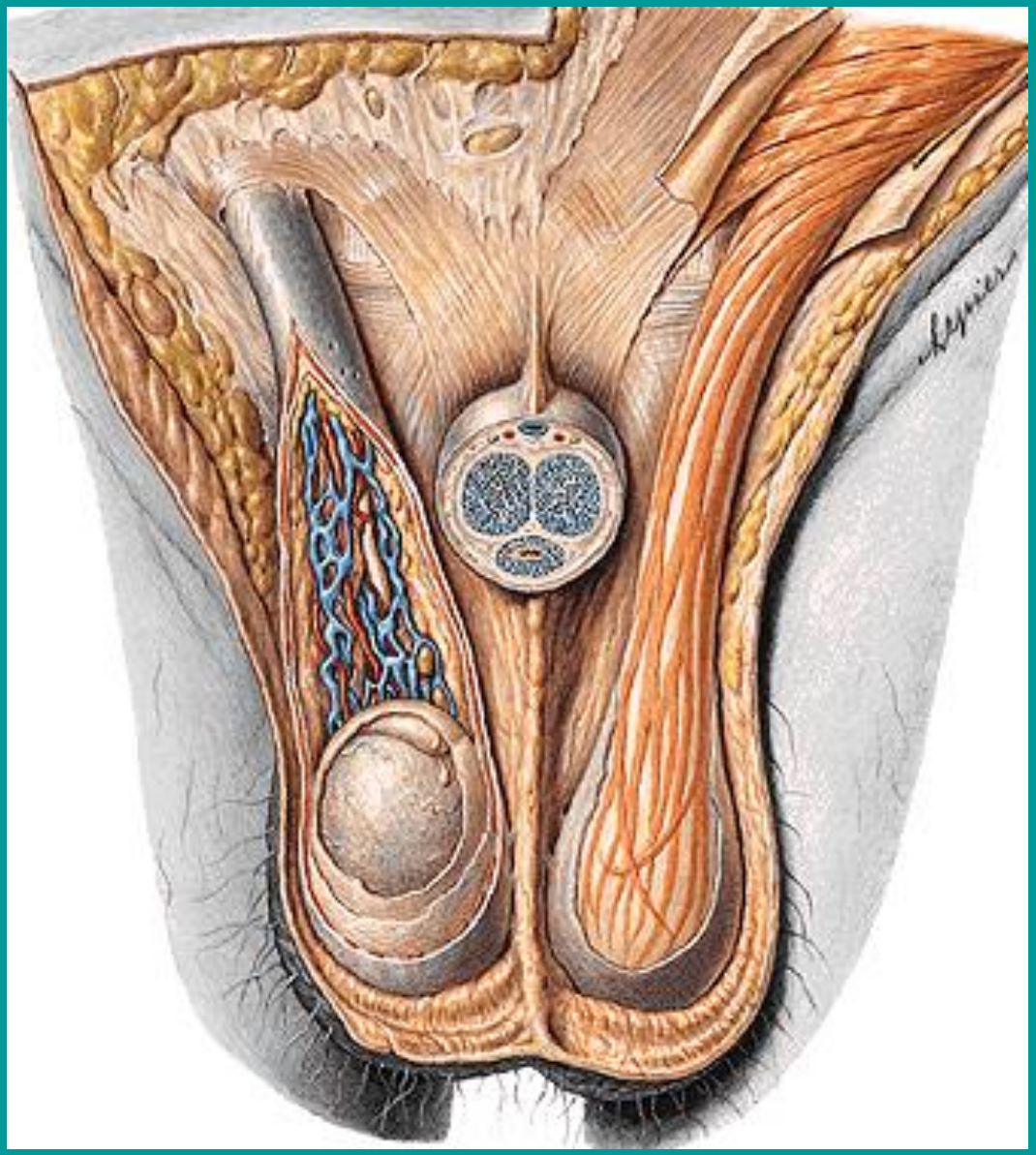
Polus superior, inferior,
facies lateralis, medialis
margo anterior, posterior,
Tunica vaginalis – lamina
parietalis, visceralis,
sinus epididymidis,

Epididymis

Caput, corpus, cauda,
Ductuli efferentes testis
ductus epididymidis



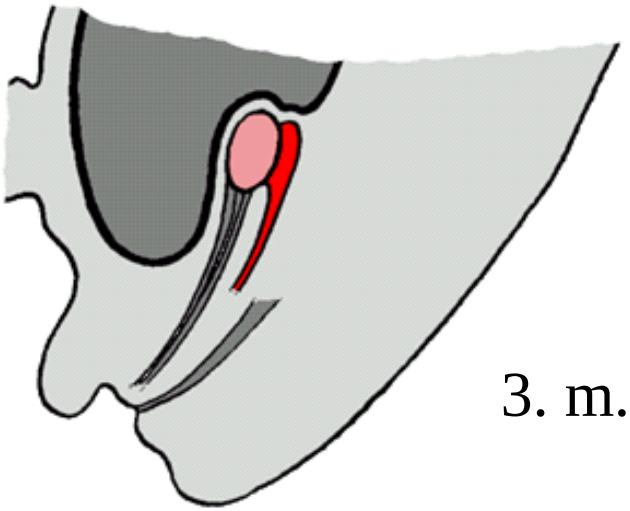
Scrotum: raphae scroti, tunica dartos, septum scroti, fascia spermatica externa, f. s. interna, fascia cremasterica, m. cremaster, epiorchium, periorchium, cavum serosum scroti, sinus epididymidis



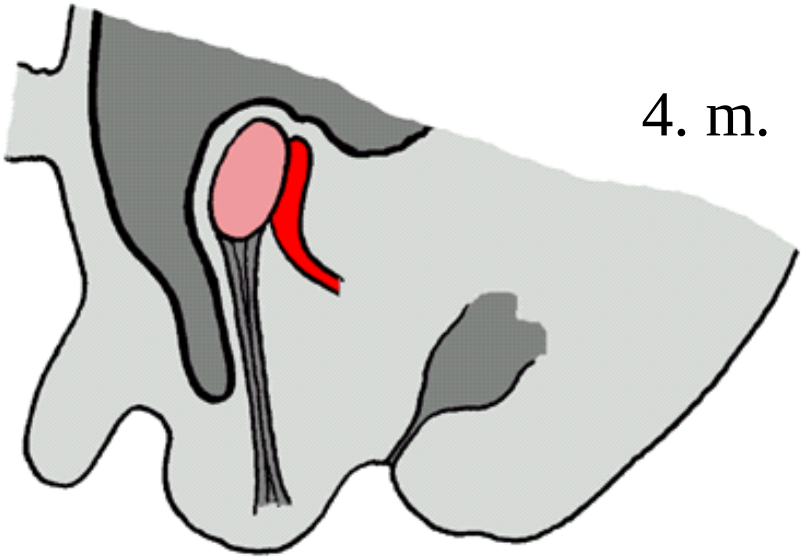
Uložení varlat ve skrotu - eliminace nitrobřišního tlaku, zajištění nižší teploty než 37oC

Varlata sestouplá do skrota - známka donošenosti

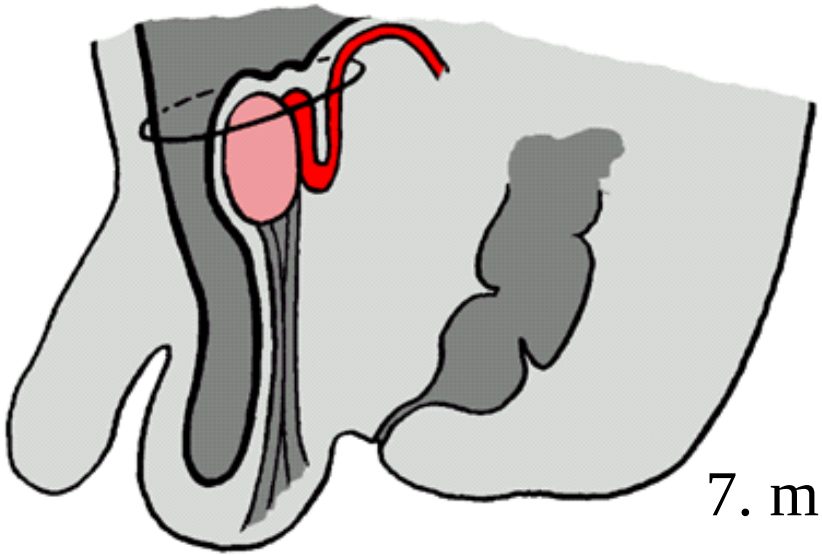
Descensus testium, proc. vaginalis peritonei, gubernaculum testis



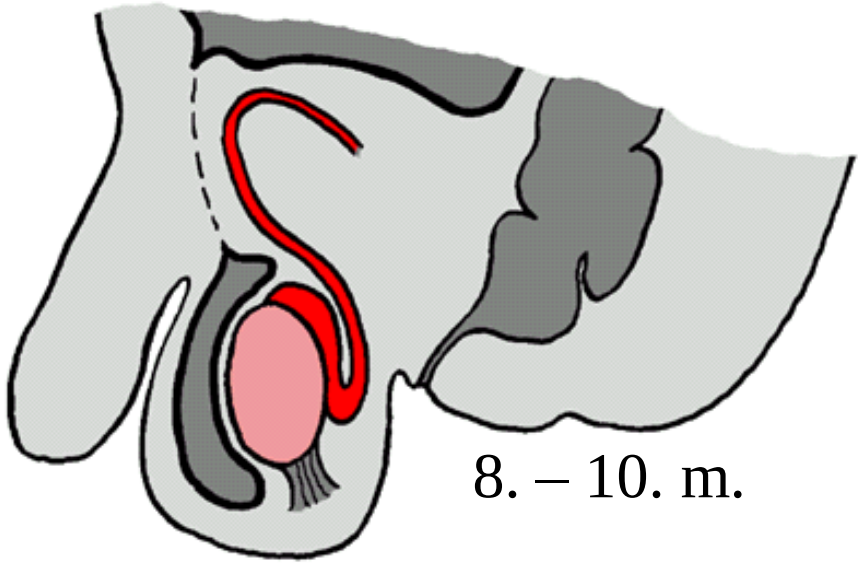
3. m.



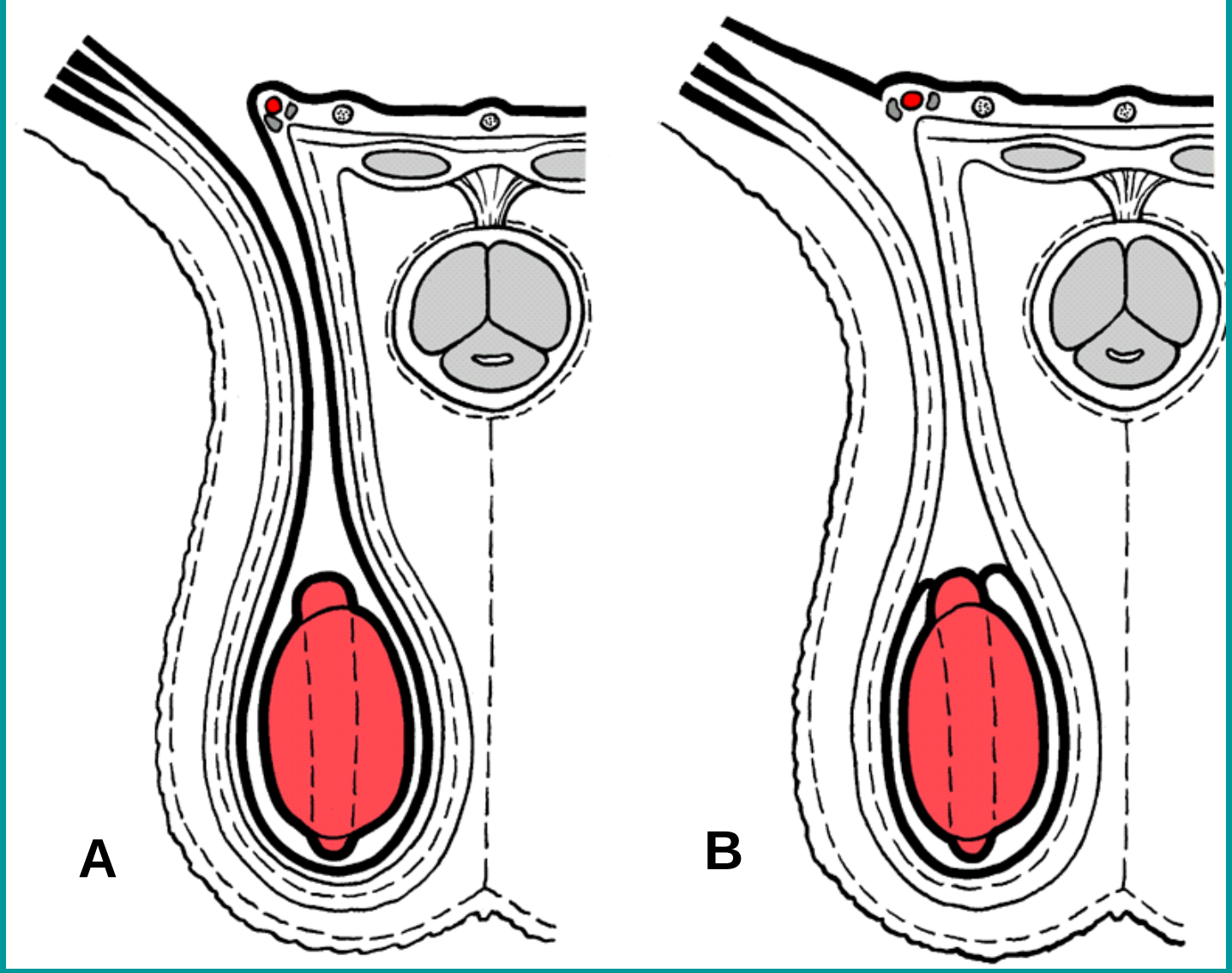
4. m.



7. m.

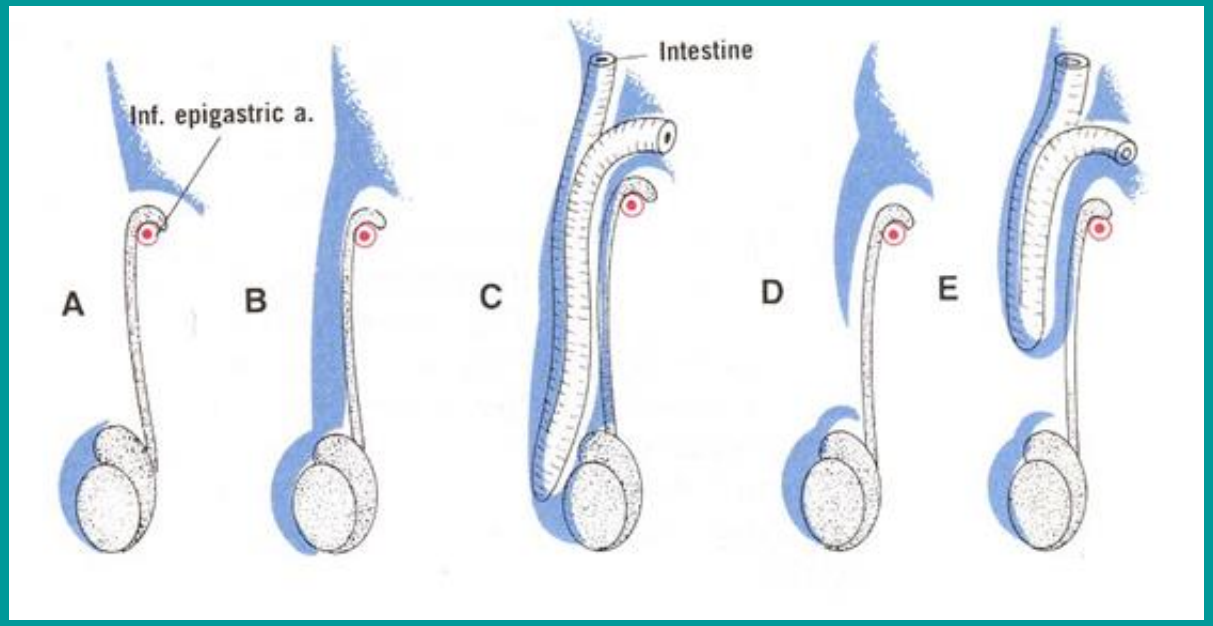


8. – 10. m.

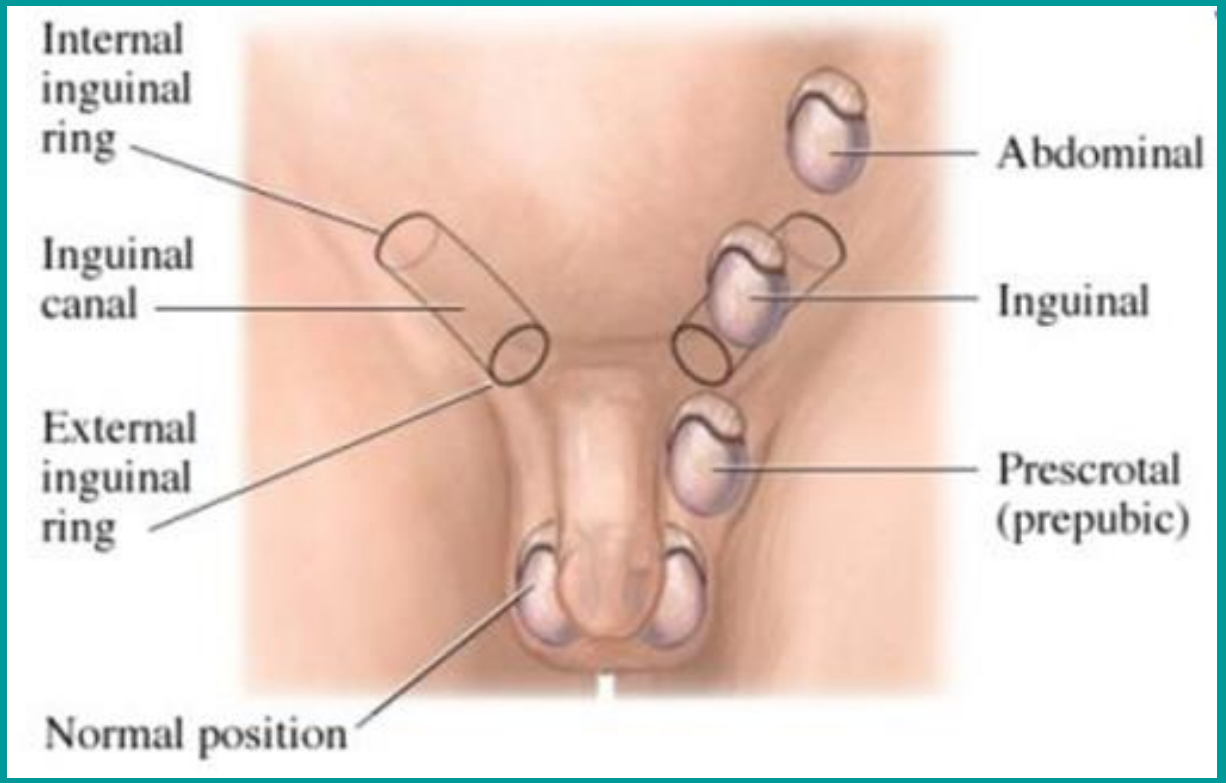


Obaly varlete a vrstvy skrota ve vztahu ke stěně břišní
před (A) a po (B) uzavření proc. vaginalis

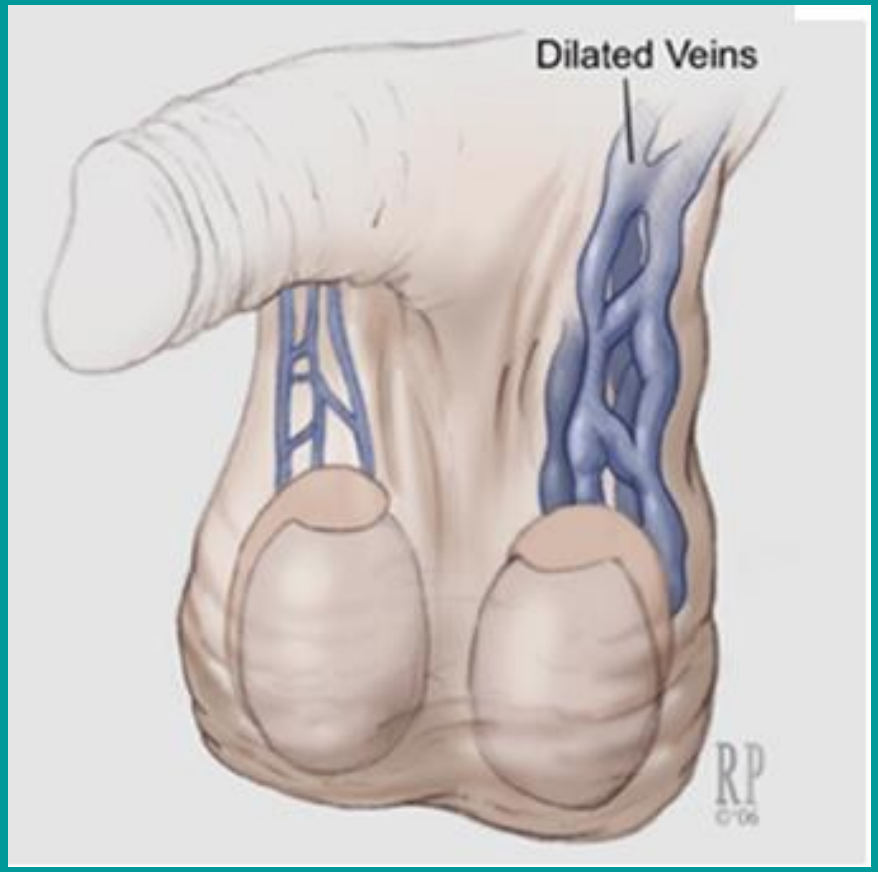
Vrozené tříselné kýly- neuzavřený processus vaginalis

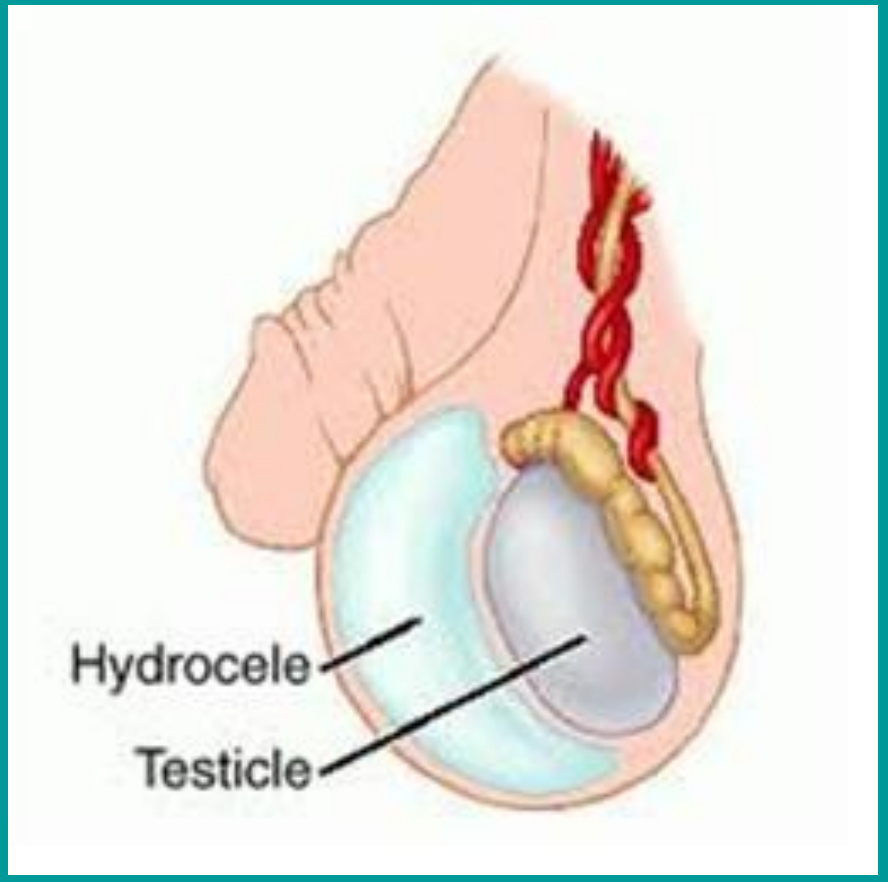


Kongenitalní inguinální Hernie



Kryptorchismus,
Retentio testis,
Ectopia testis,
Inversio testis





Varikokéla – varikozity testikulárních žil, ztížený žilní návrat, poruchy spermiogeneze a fertility

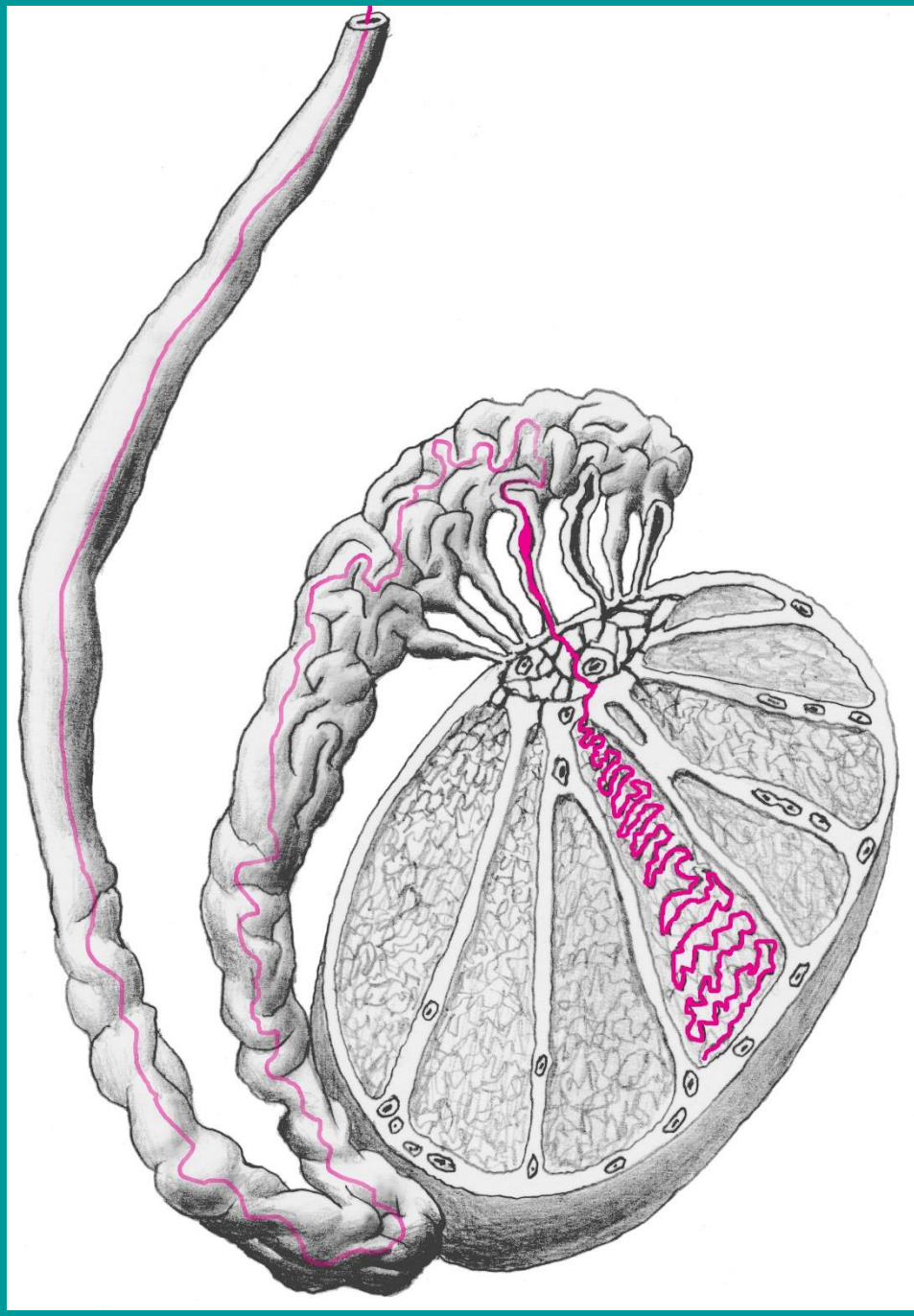
Hydrokéla – patologické zmnožení serózní tekutiny v cavum serosum scroti

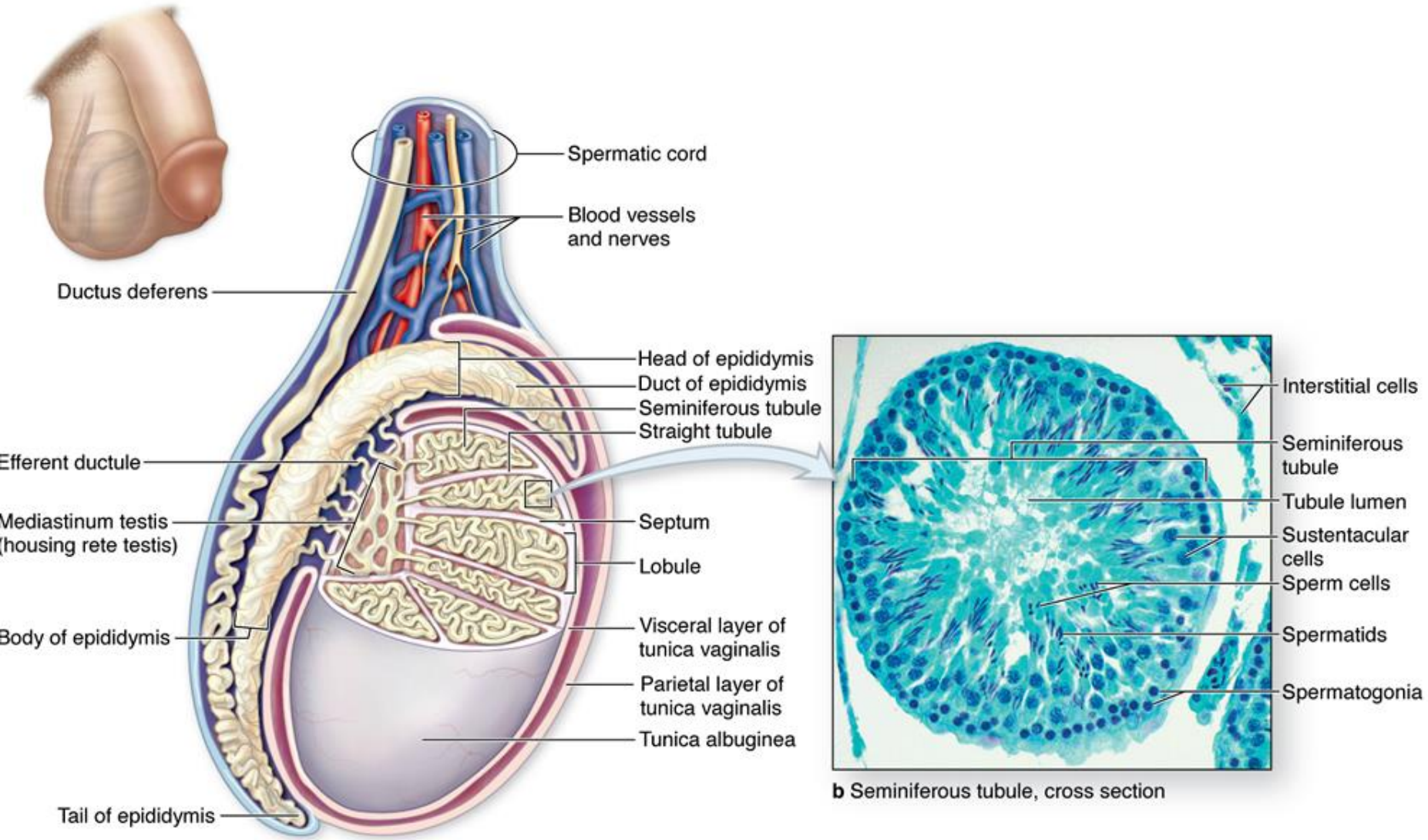
Testis

tunica albuginea,
tunica vasculosa,
mediastinum, septa, lobuli,
tubuli seminiferi,
tubuli recti,
rete testis, ductuli efferentes,
spermatogonie,
Sertoliho podpůrné buňky
Intersticiální endokrinní Leydigovy buňky

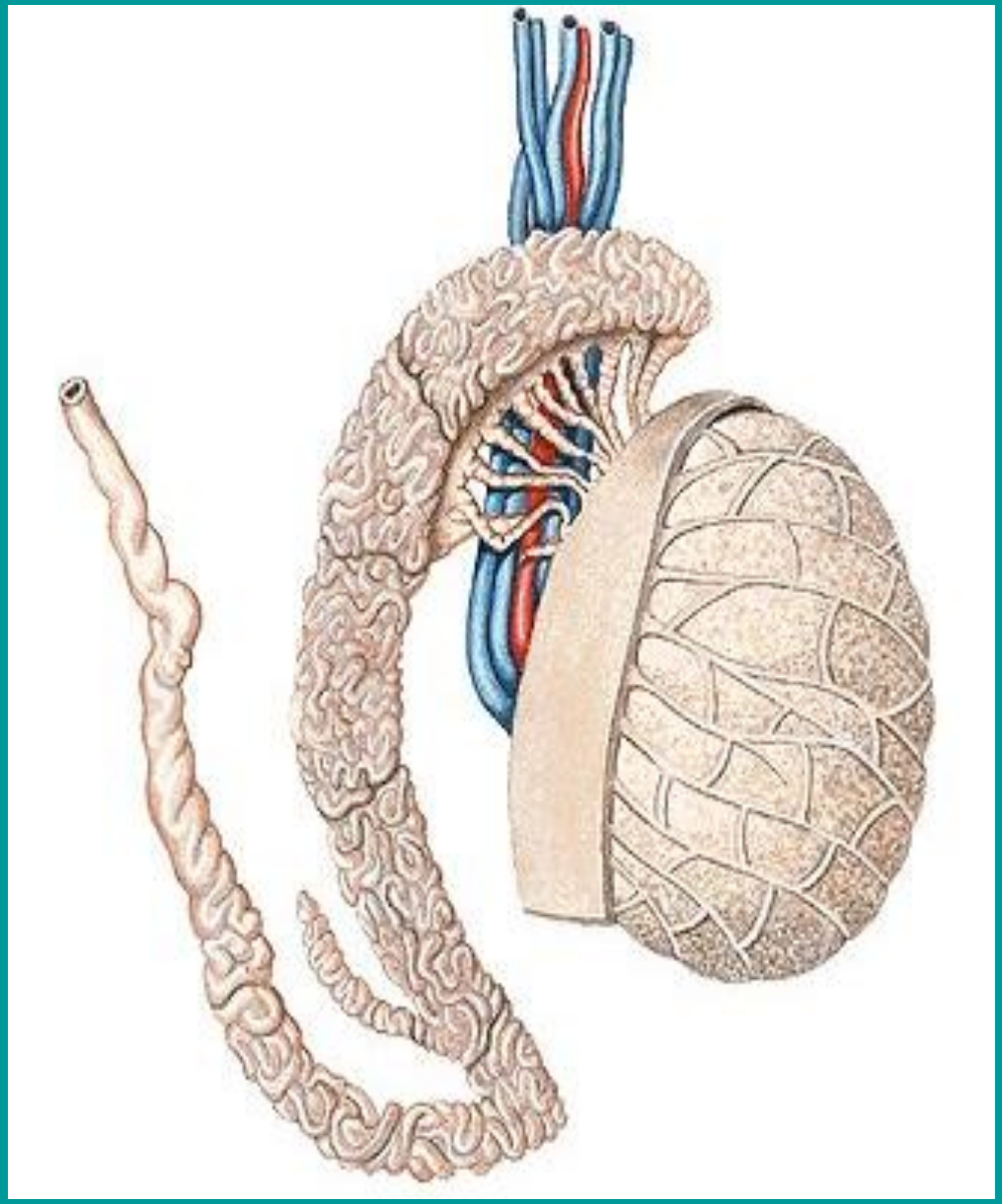
Epididymis

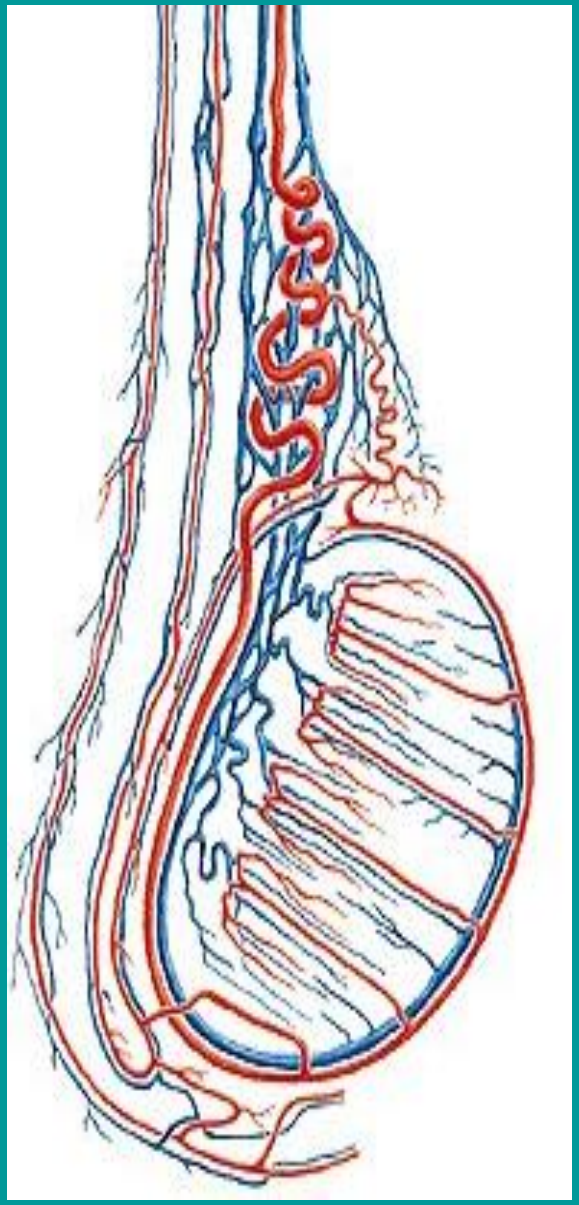
Caput, corpus, cauda,
Ductuli efferentes testis
ductus epididymidis





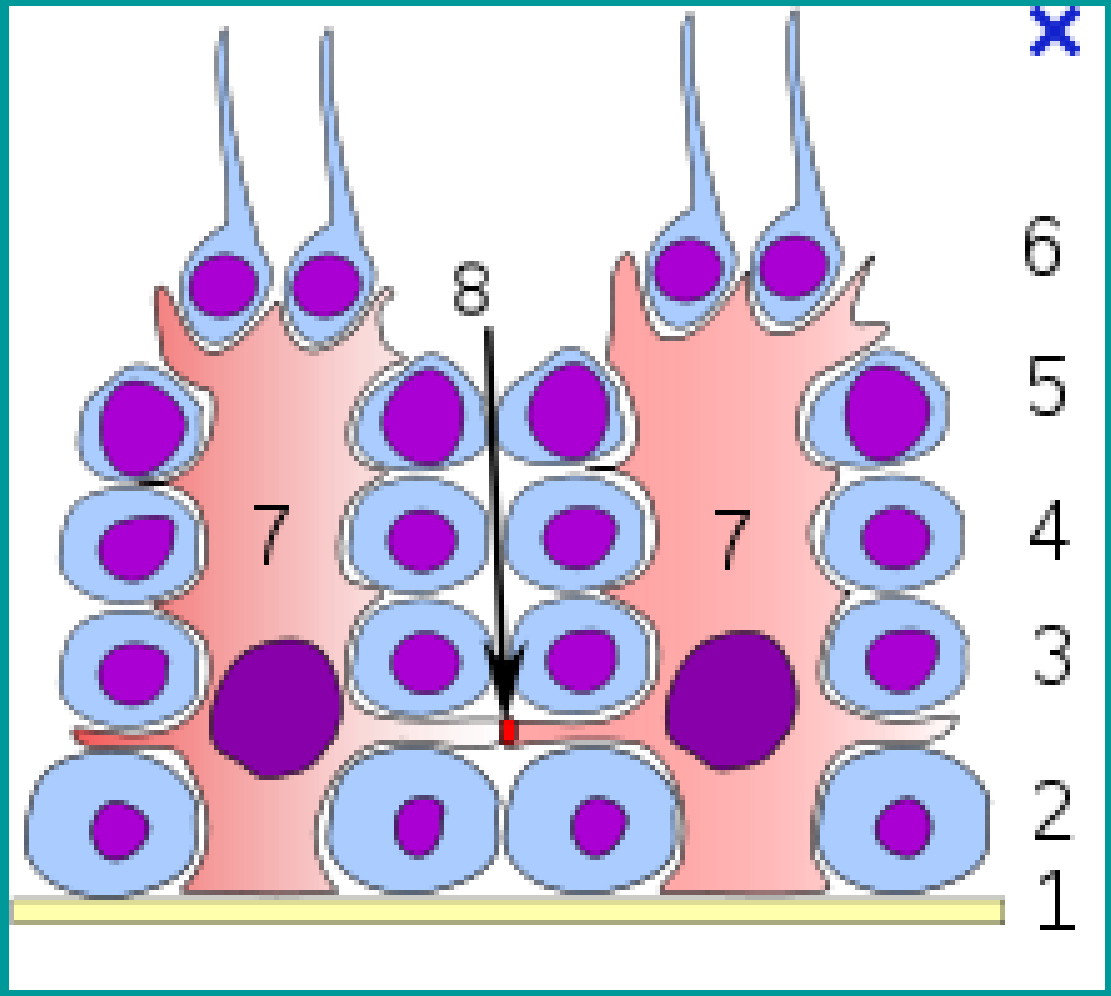
Testis a tubuli seminiferi, průměr 0,2 mm, délka 30-70 cm, celková délka 300 m, z toho tubuli seminiferi 4 - 6 m,





A. testicularis, a. ductus deferentis, a. cremasterica, plexus pampiniformis, v. deferentialis, protiproudový chlaldící systém

Sertoliho buňky



1 - basal lamina
2 – spermatogonia
3 – spermatocyte I
4 – spermatocyte II
5 – spermatide
6 – mature spermatide
7 – Sertoli cell
8 – tight junction

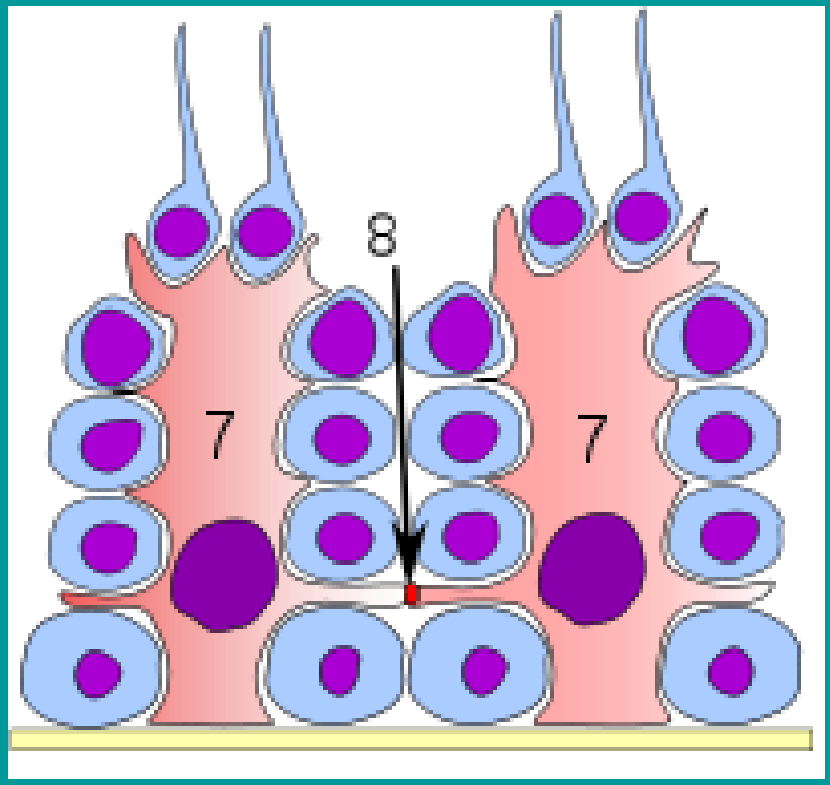
Funkce Sertoliho buněk

Klíčové buňky regulace spermatogenese

Tvoří bariéru krev - varle

Tvoří seminální tekutinu, které obsahuje protein, který váže androgeny

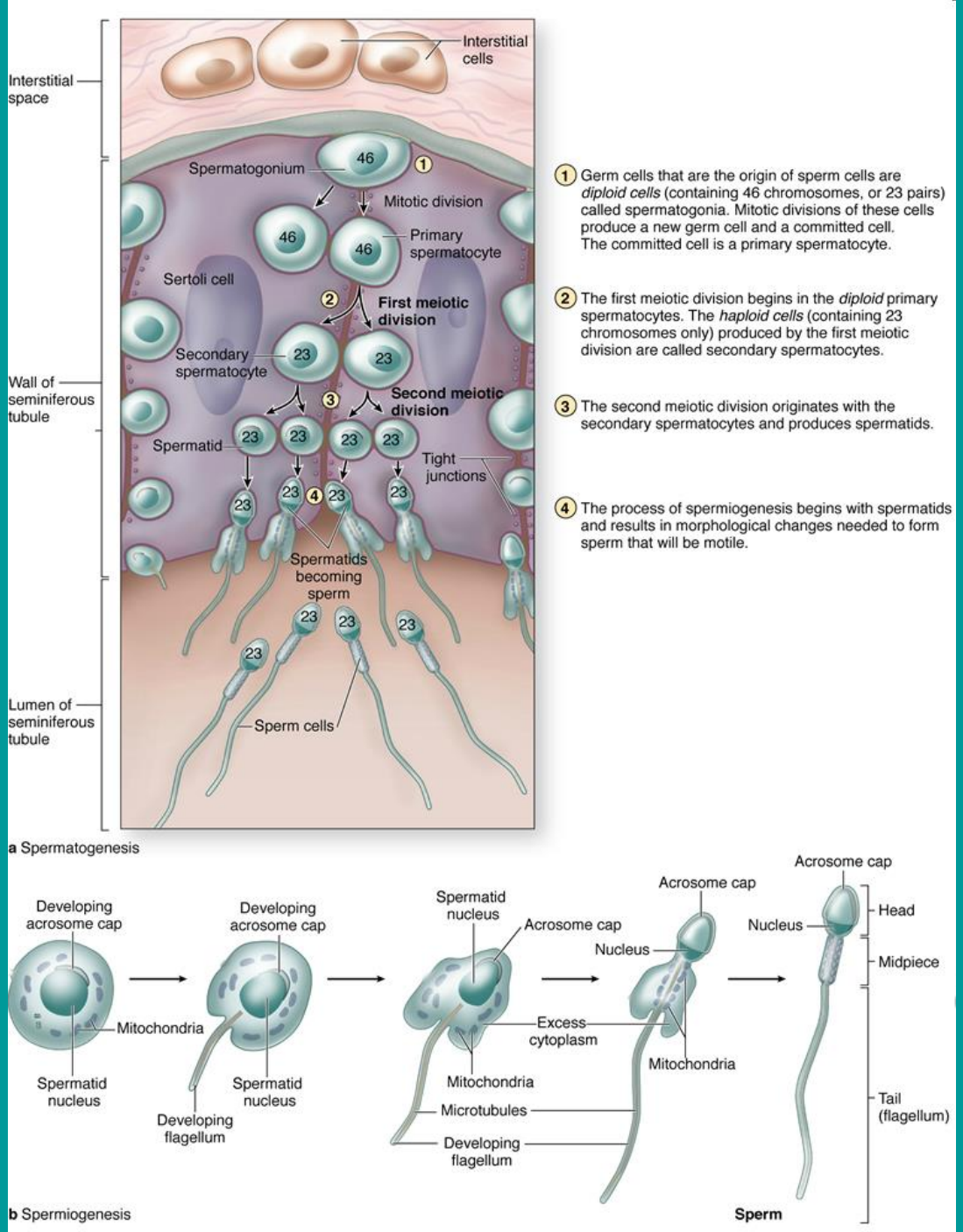
Tvoří AMH (Anti-Müllerian hormone) během vývoje mužského fenotypu

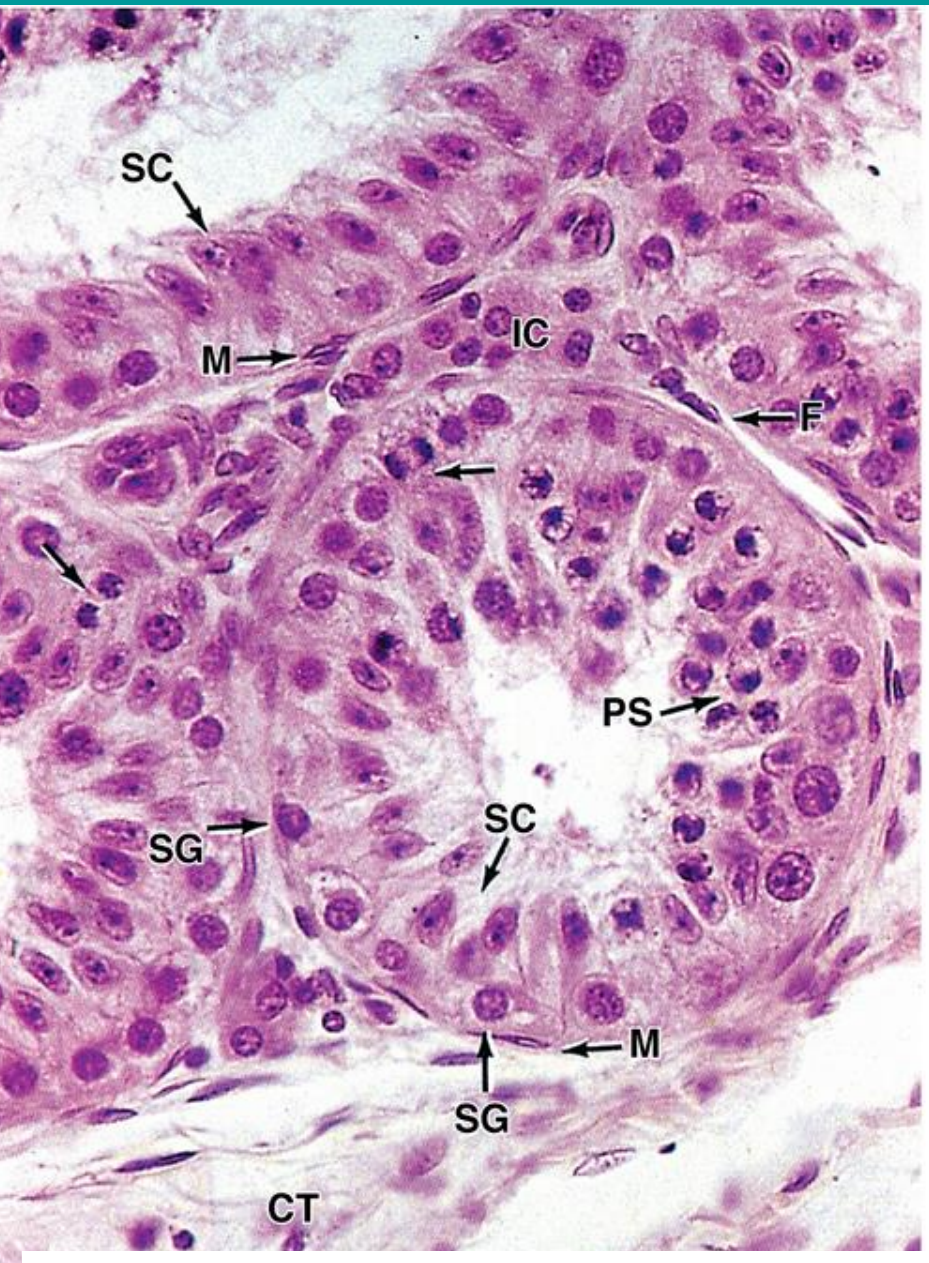


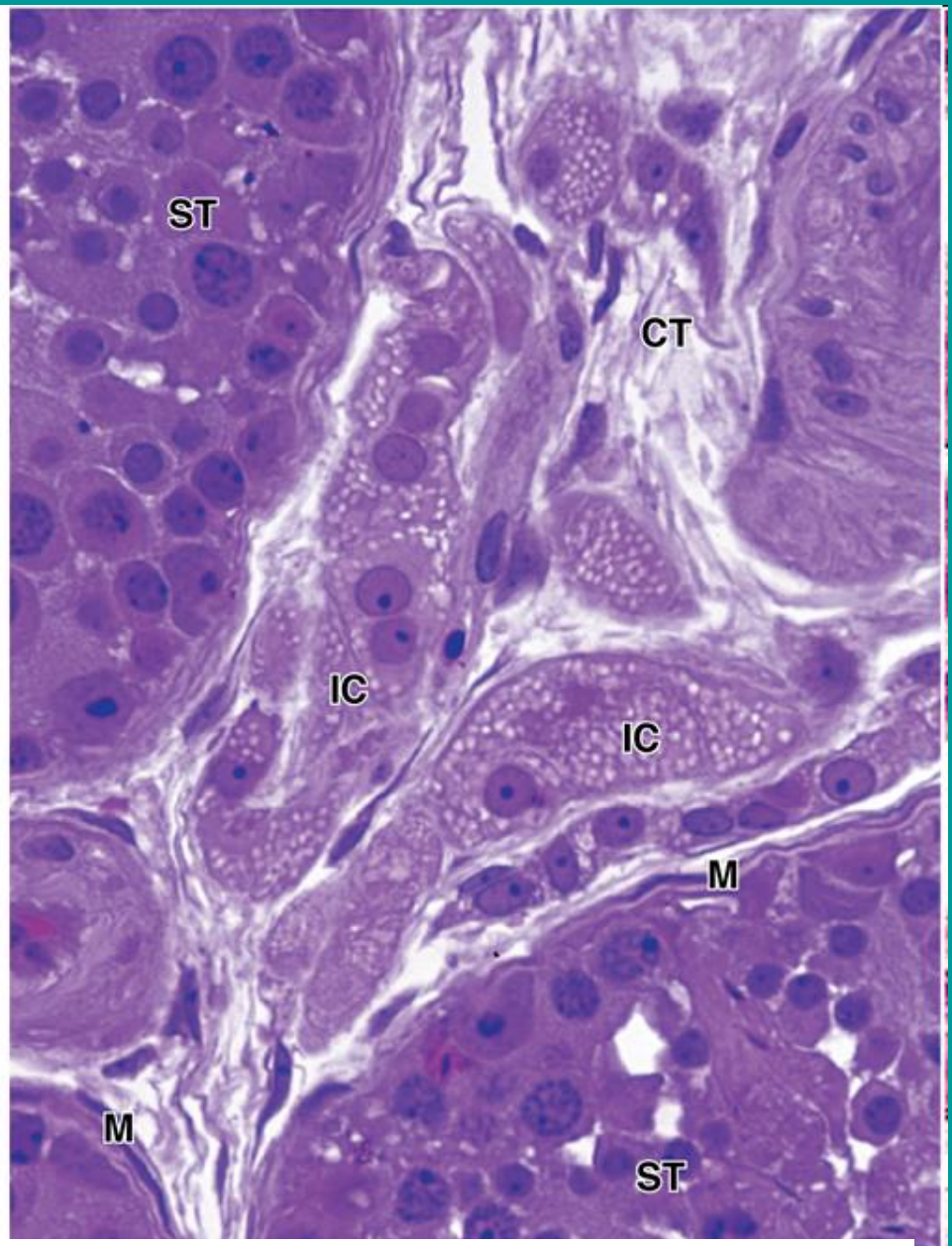
Spermiogenese až po zralou spermii v nadvarleti, trvá u člověka 82 dní. Každou hodinu opouští varle cca 1 milion spermií Ejakulát (2–6 ml) obsahuje 40 – 200 mil. spermií Méně než 10 mil /1 ml = oligospermie, sterilita

Spermatogenesis
Spermatogonia
primary
and secondary
Spermatocytes
Spermatides

Spermiogenesis
Spermatides
Motile sperm



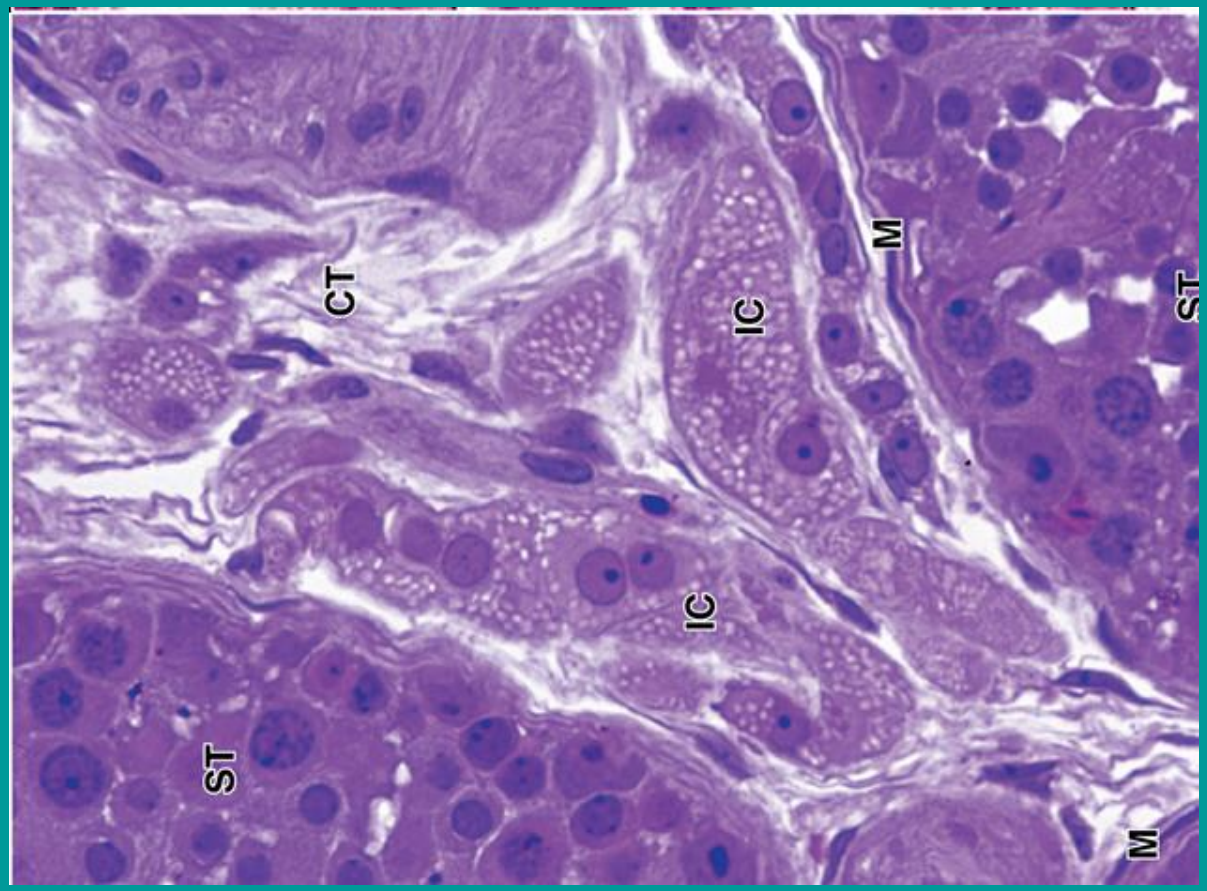




Stavba varlete: tubuli seminiferi: podpůrné Sertoliho buňky, spermatogenní buňky, intersticiální Leydigovy buňky produkující androgeny

Leydigovy buňky syntetizují testosteron

a) 8. - 14. týden vývoje – maskulinizuje pohlavní systém
b) v dospělosti od puberty – spermatogenese, růst pohlavních orgánů, sekundární pohlavní znaky



Vývojové poruchy maskulinizace mužských pohlavních orgánů

● od r. 1950 klesl počet spermií v ejakulátu o 40 - 50 % a narostl výskyt kryptorchismu, hypospadie a nádorů z provopohlavních buněk

● podávání estrogenů gravidním samicím v období, kdy se jejich plodům samčího pohlaví diferencuje gonáda a maskulinisují pohlavní cesty, má za následek zvýšený výskyt kryptorchismu a hypospadie, snížení hmotnosti varlat a **defektní spermiogram**.

● totéž ukázalo vyšetření mužů, kteří se narodili matkám, jímž byl v letech 1945 - 1970 podáván diethylstilbestrol k prevenci potratu.

Feminizační faktory:

● exogenní estrogeny produkované farmaceutickým průmyslem

● látky s estrogenním účinkem vazbou na estrogenové receptory: DDT, polychlorované bifenyly, chlorované uhlovodíky a detergencia používaná v pracích a čistících prostředcích,

● jsou rozpustné v tucích, hromadí v potravním řetězci i v našem organismu, který obsahuje více tuků než v minulosti.

Je proto pravděpodobné, že stoupající frekvence morfologických a funkčních abnormalit samčího reprodukčního systému, je důsledkem těchto změn (podle Gray´s Anatomy, 38. vydání).

Normální hodnoty spermiogramu podle Světové zdravotnické organizace 2006

Objem	**2 a více ml**
pH	**7,2 a více**
Koncentrace spermií	**20 000 000 / ml a více**
Celkové množství spermií	**40 000 000 a více**
Pohyblivost	**50% pohyblivých nebo 25% progresivně pohyblivých**
Morfologie	**nejméně 30% morfologicky zcela normálních spermií**

P. Hušáková; Z. Ulčová-Gallová; K. Bibková; Z. Mičanová Čas. Lék. čes. 2008; 147: 85-88
Vzorky získané od 110 vysokoškoláků v Plzni:
Normozoospermie byla zjištěna v 72 % vzorků.
Na 5% hladině významnosti jsme nepotvrdili negativní vliv nikotinismu, užívání drog, nošení těsného prádla, horkých koupelí a saunování na kvalitu spermatu. Ve skupině s patologickým spermiogramem významné procento studentů konzumuje více jak dvakrát týdně konzervované či kořeněné potraviny oproti skupině s normálním spermiogramem (nad 15 miliónů spermií /ml)

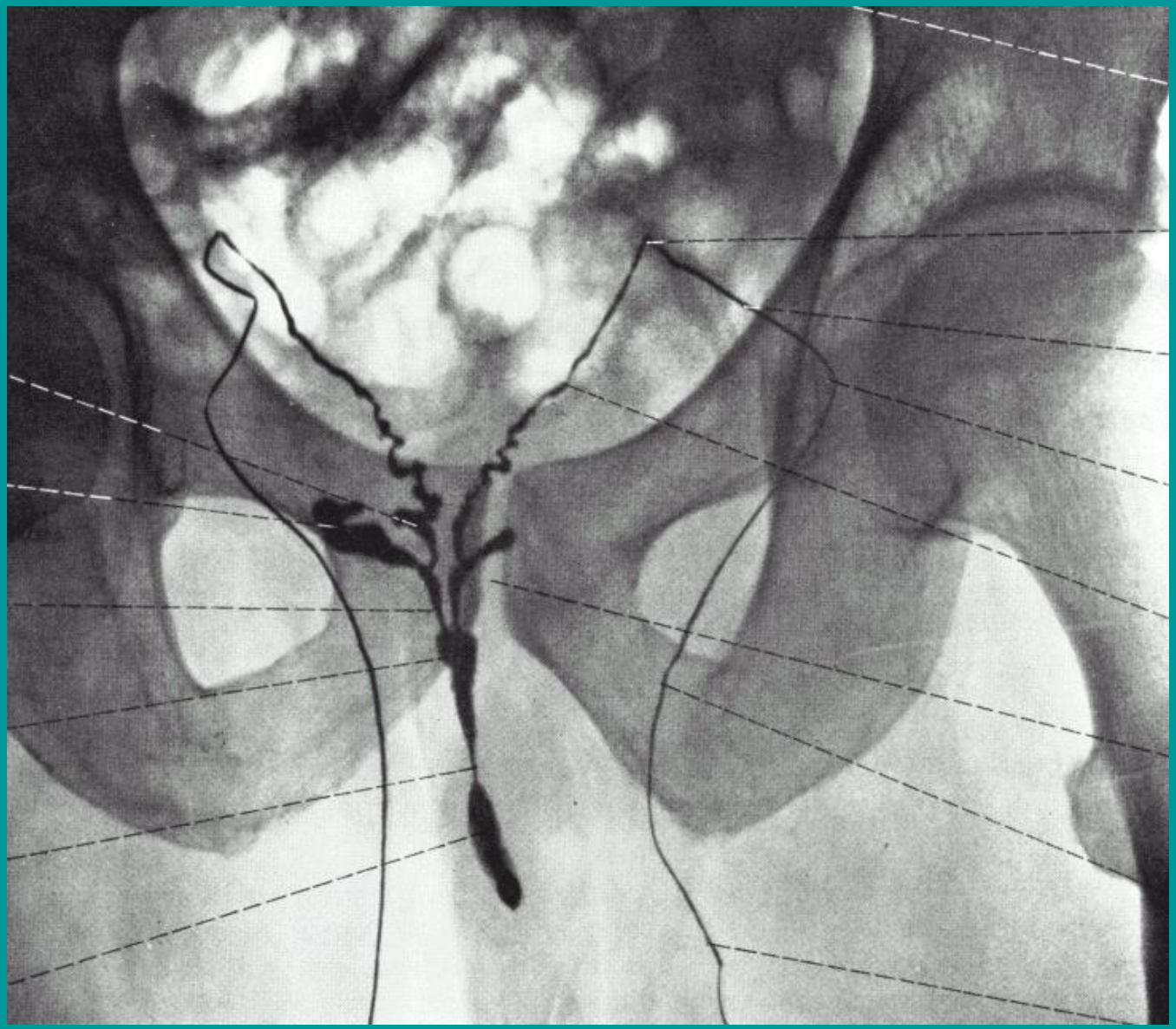
Presl J: Prekoncepční volba pohlaví. Čs. Gynekologie 47,3: 149 – 151, 1983

Úvaha o prekoncepční volbě pohlaví je založená na rozdílné vitalitě X a Y spermii a na změnách pH v pochvě v průběhu cyklu.

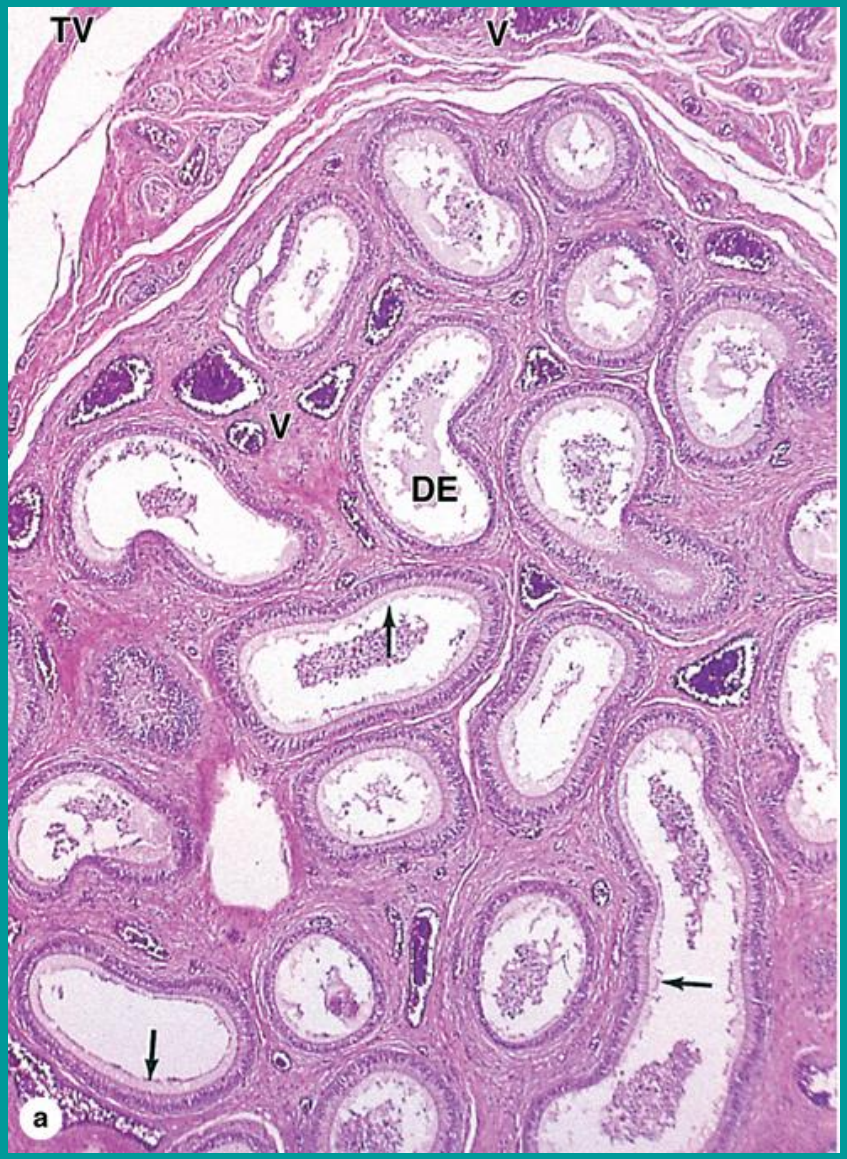
Rychlé a choulostivé Y spermie lépe penetrují a přežívají v době ovulace, kdy má cervikální sekret alkaličtější pH a je tak hojný, že neutralisuje kyselé pH v pochvě. To vytváří optimální podmínky pro migraci rychlých a choulostivých Y spermií. Naopak před ovulací jsou díky kyselému poševnímu a cervikálnímu prostředí vytvořeny hostilní podmínky pro přežití Y spermii a uplatní se spíše X spermie.

Při koitu 1 den před a až 2 dny po ovulaci bylo zaznamenáno 87% porodu chlapců. Naopak po koitu 3 – 5 dní před ovulací byl zaznamenán porod 85% děvčátek.

(zatím stále nemáme k disposici jednopohlavní suspensi spermií pro arteficiální insemnaci).



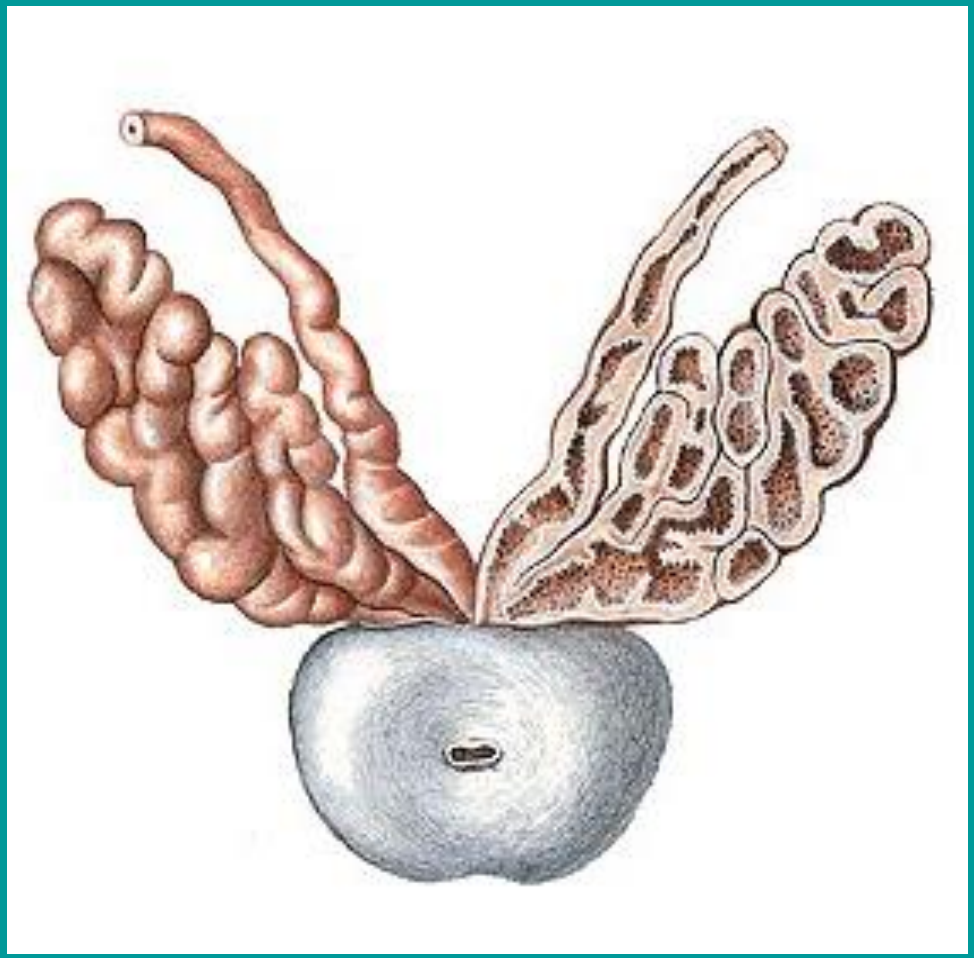
Ductus deferens: pars scrotalis, pars funicularis, pars inguinalis, pars pelvica, ampulla, ductus excretorius, ductus ejaculatorius

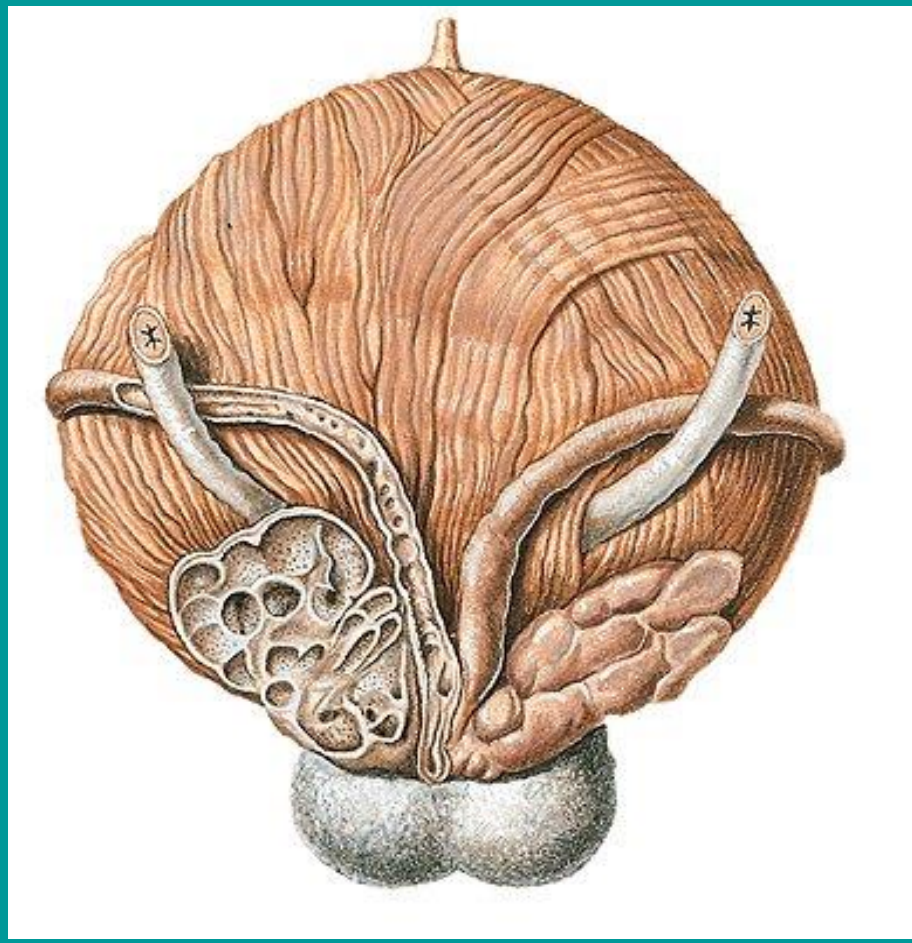


Epididymis,
Ductus epididymis - stočené kanálky nadvarlete; Jsou zásobárnou spermií, které v tam dozrávají a získávají, schopnost pohybu a oplodnění vajíčka.

Nejsou-li nahromaděné spermie odvedeny při ejakulaci, postupně se rozpadají a jsou fagocytovány makrofágy.

V nadvarleti vzniká i hlenovitý sekret, který má význam pro látkovou výměnu spermií.





Glandulae vesiculosae, ductus excretorius, ampullae ductus deferentis, trigonum interampullare vesicae urinariae; sekret gl. vesiculosae tvoří 50–80% objermu ejakulátu.Obsahuje bílkoviny, enzymy, fruktosu, vit. C. Alklalické pH neutralizuje kyselé prostředí pochvy, fruktosa je hlavním zdrojem energie pro spermie

Funiculus spermaticus

A. testicularis, v. testicularis (plexus pampiniformis)
Ductus deferens, a.+ v. ductus deferentis

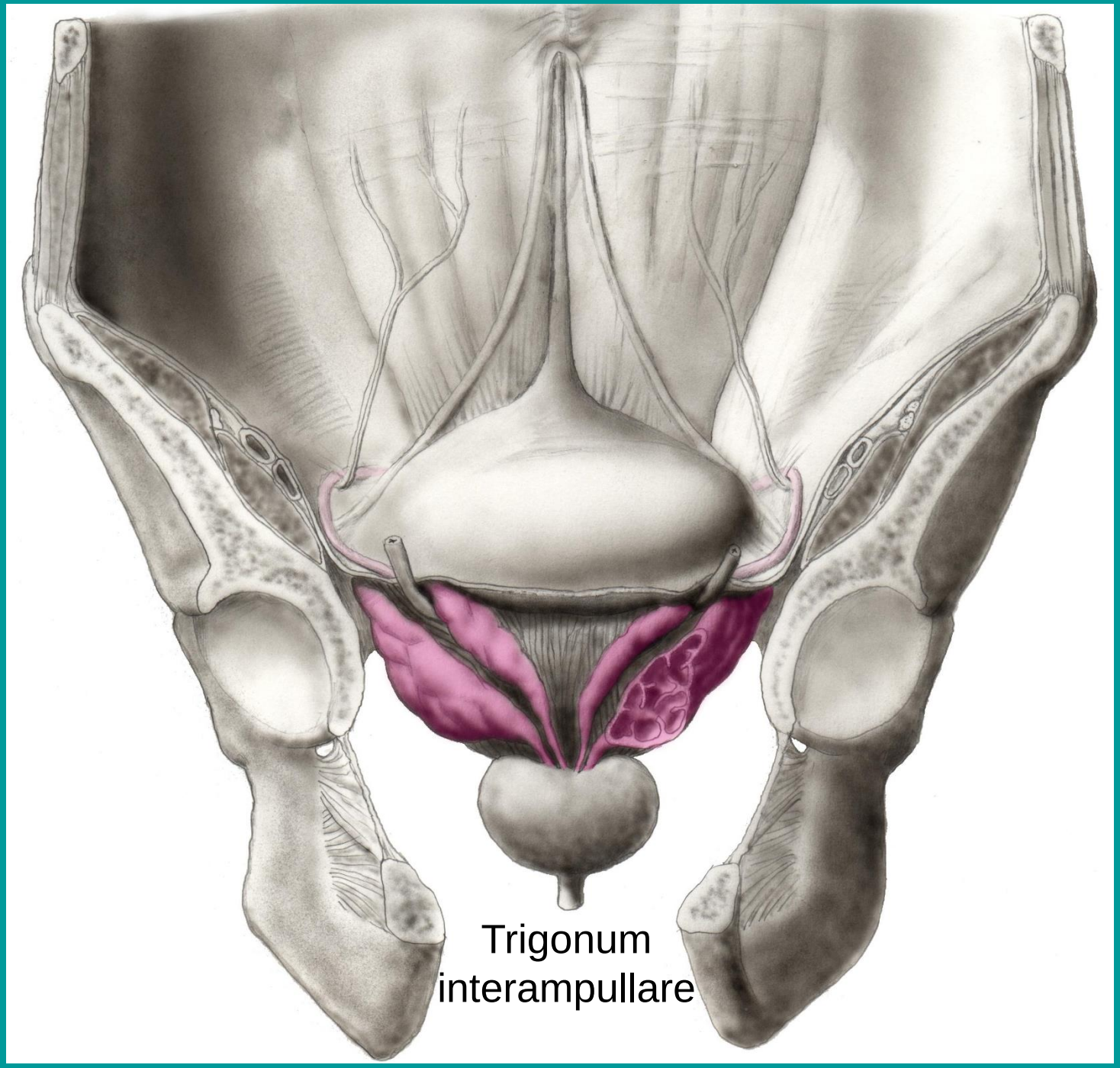
Ductus deferens

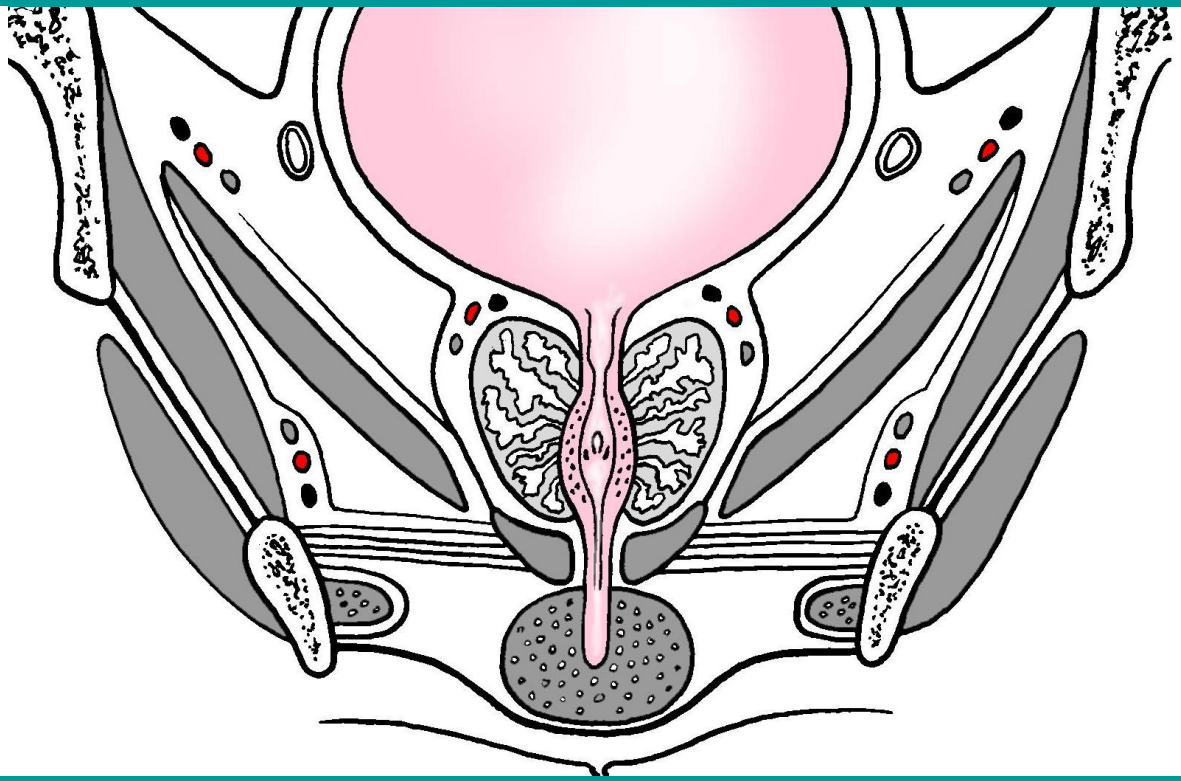
Pars pelvica, pars inguinalis, pars funicularis, pars scrotalis, ampulla ductus deferentis

Glandula vesiculosa (vesicula seminalis)

Ductus excretorius

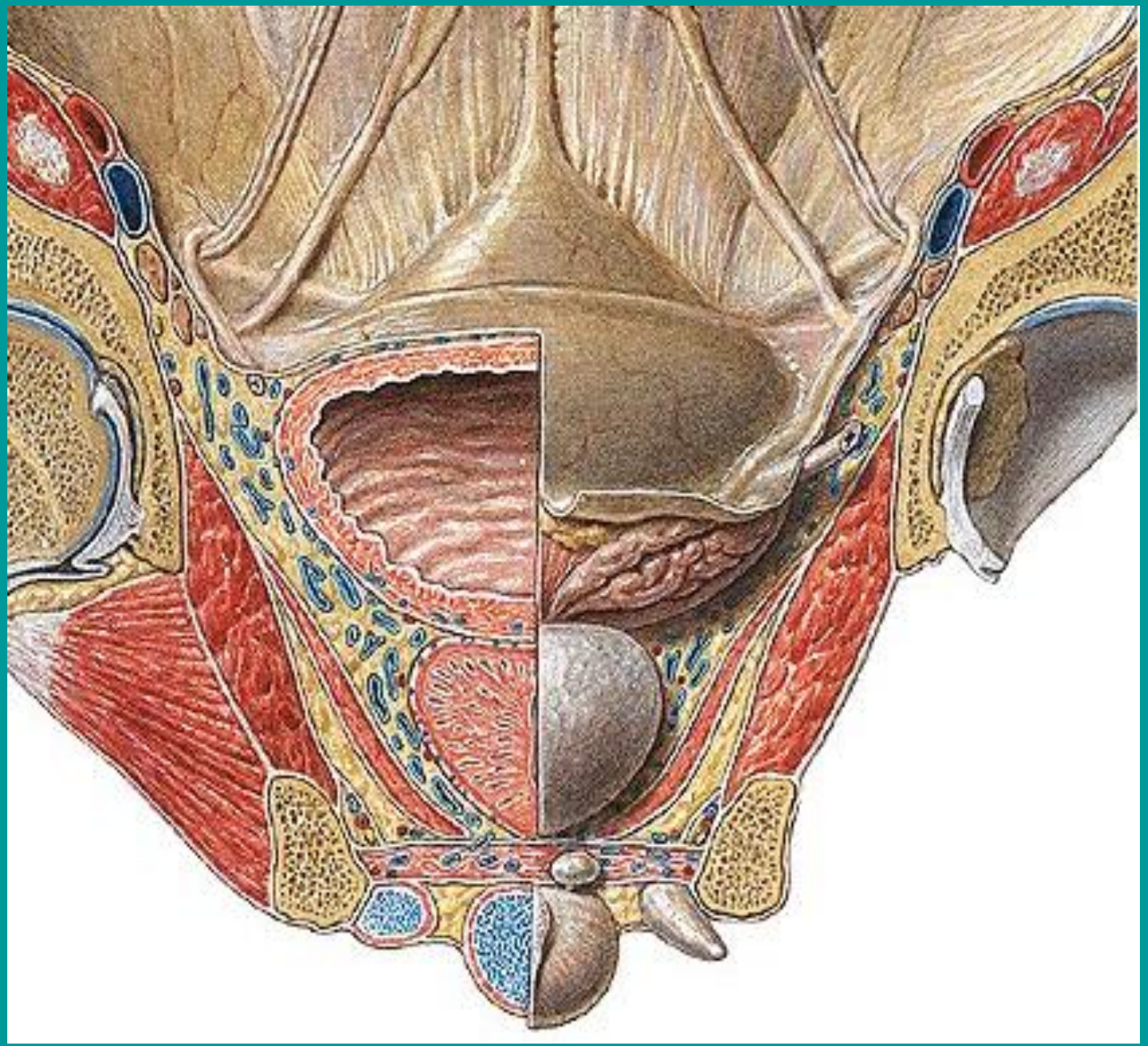
Ductus ejaculatorius


Trigonum
interampullare

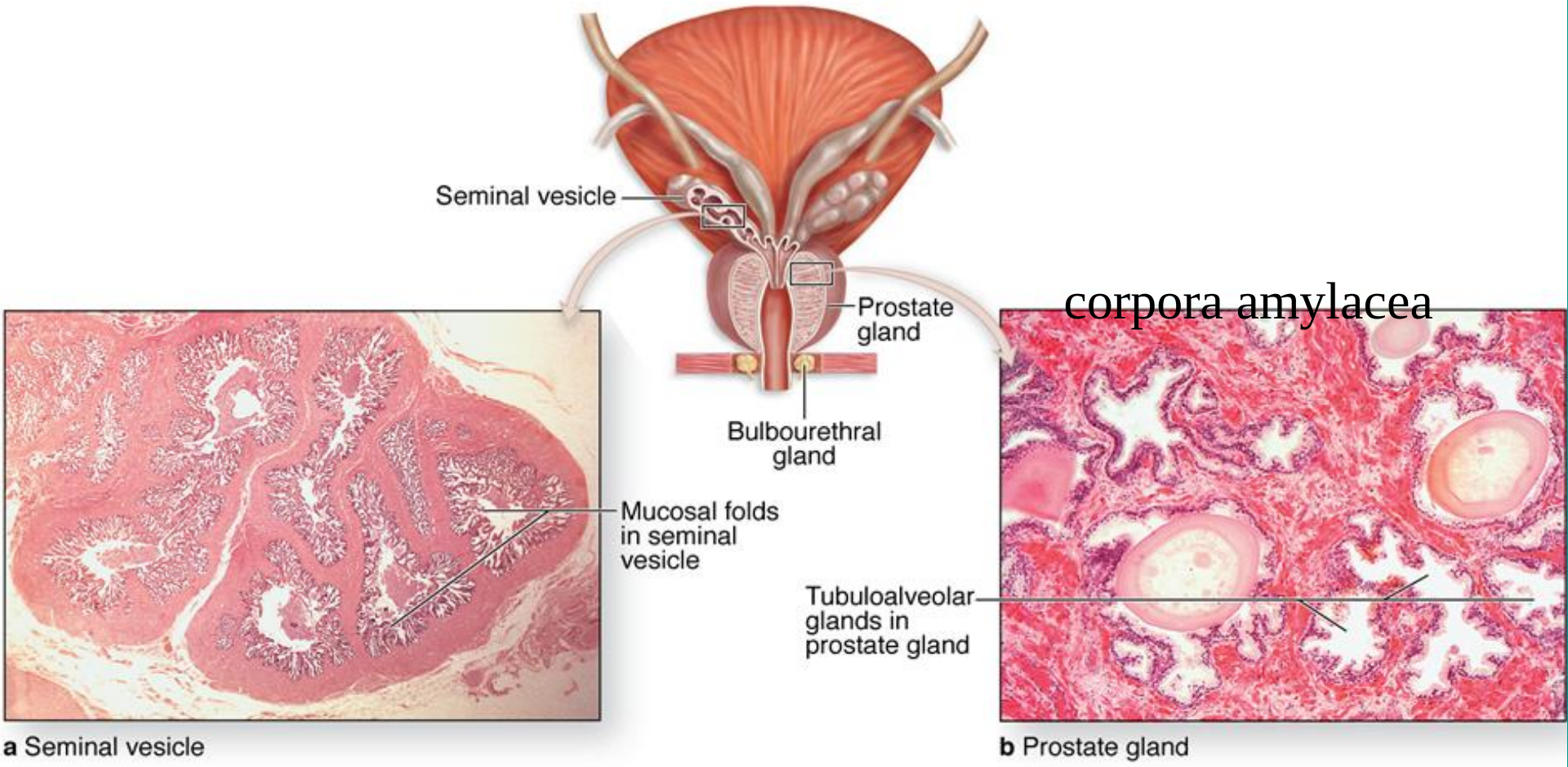


Prostata: substantia glandularis, substantia muscularis, basis, apex, facies anterior, posterior, inferolateralis, capsula propria, capsula periprostatica, lobus dexter, sinister, ductuli prostatici, sinus prostaticus

Vazivové stroma prostaty a její uložení hluboko v malé pánvi představuje mechanickou ochranu biologicky významného spojení pohlavních cest s močovou trubicí

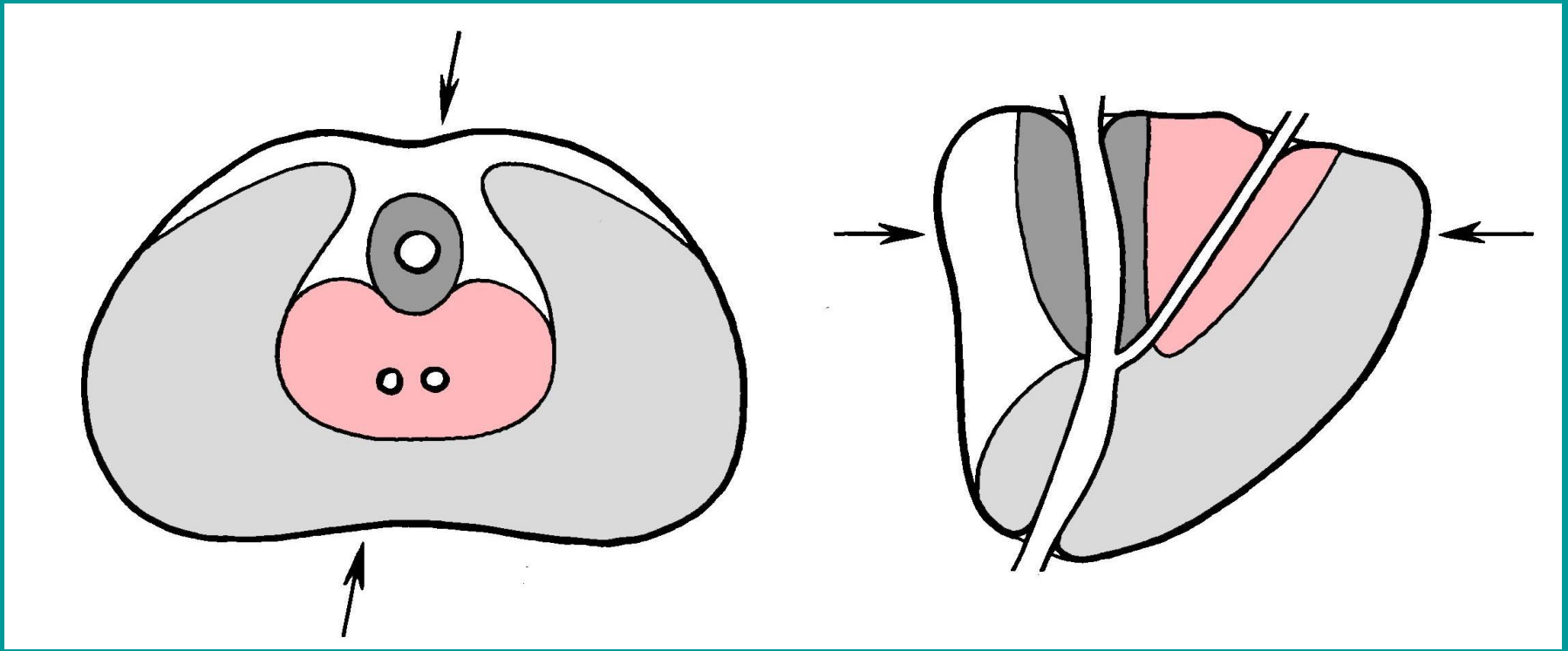


Syntopie prostaty

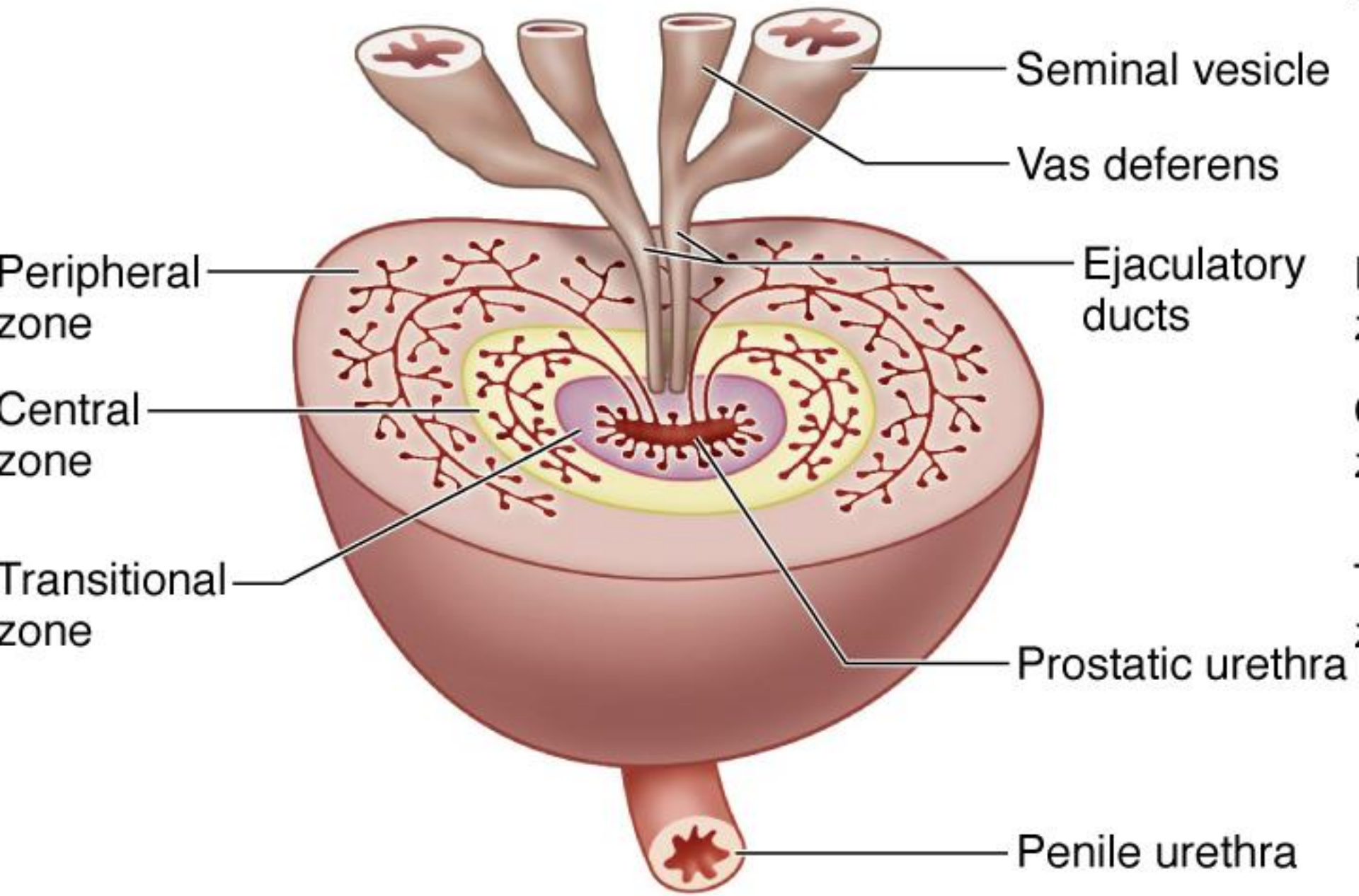


Prostatu tvoří žlázová složka, kterou obklopuje fibromuskulární stroma. Tuboalveolární žlázy prostaty tvoří sekret, který je součástí ejkakulátu, a který je významný pro transport a výživu spermii

Tři zóny prostaty podle McNeala (1968) na transverzálním a šikmém sagitálním řezu: světle šedě periferní zóna, růžově – centrální zóna, tmavě šedě - přechodní zóna a periuretrální žlázy, bíle – ventrální úsek tvořený vazivem a hladkou svalovinou; urethra, ductus ejaculatorii

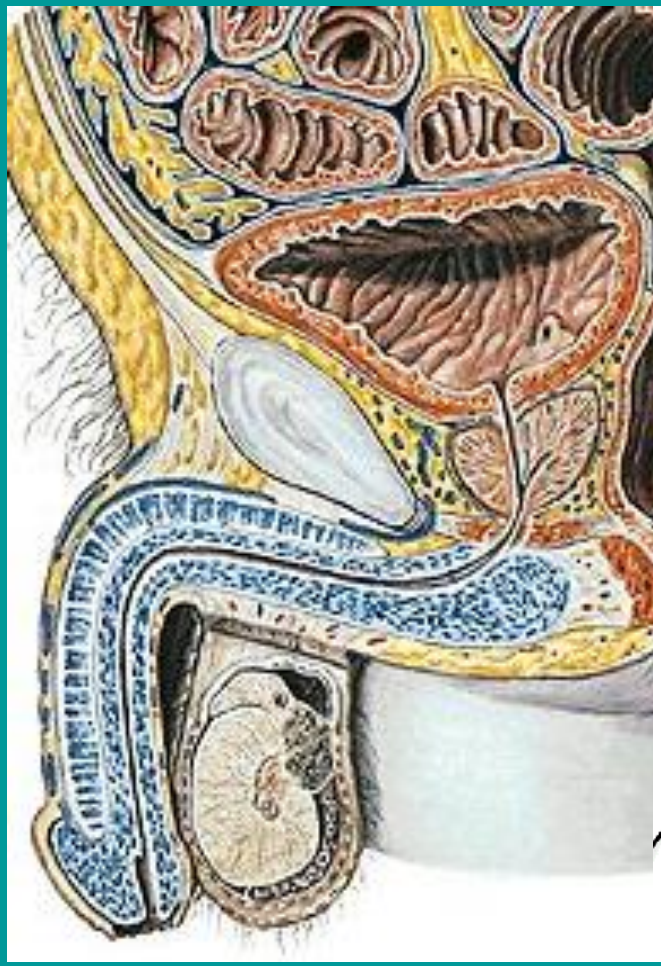


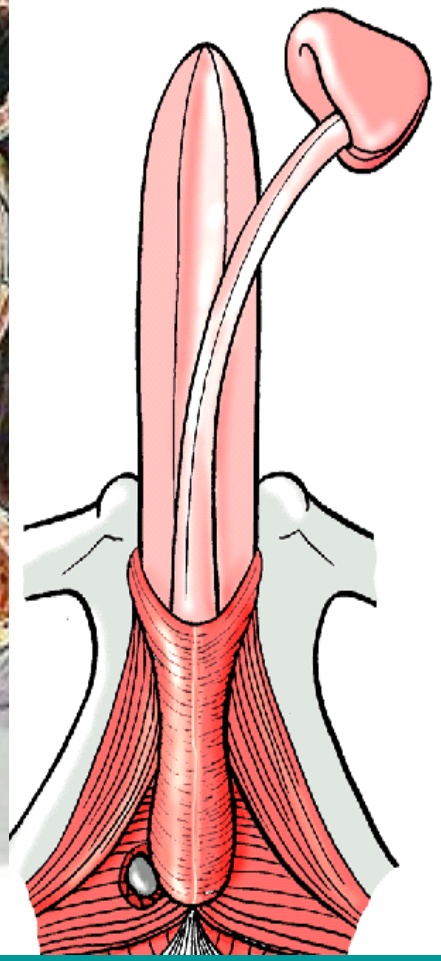
Hypertrofie prostaty - hypertrofie periuretrálních žláz: zúžení uretry, obtížná mikce. Karcinom prostaty ze žláz periferní zóny prostaty. Adenom prostaty - ze žláz centrální zony

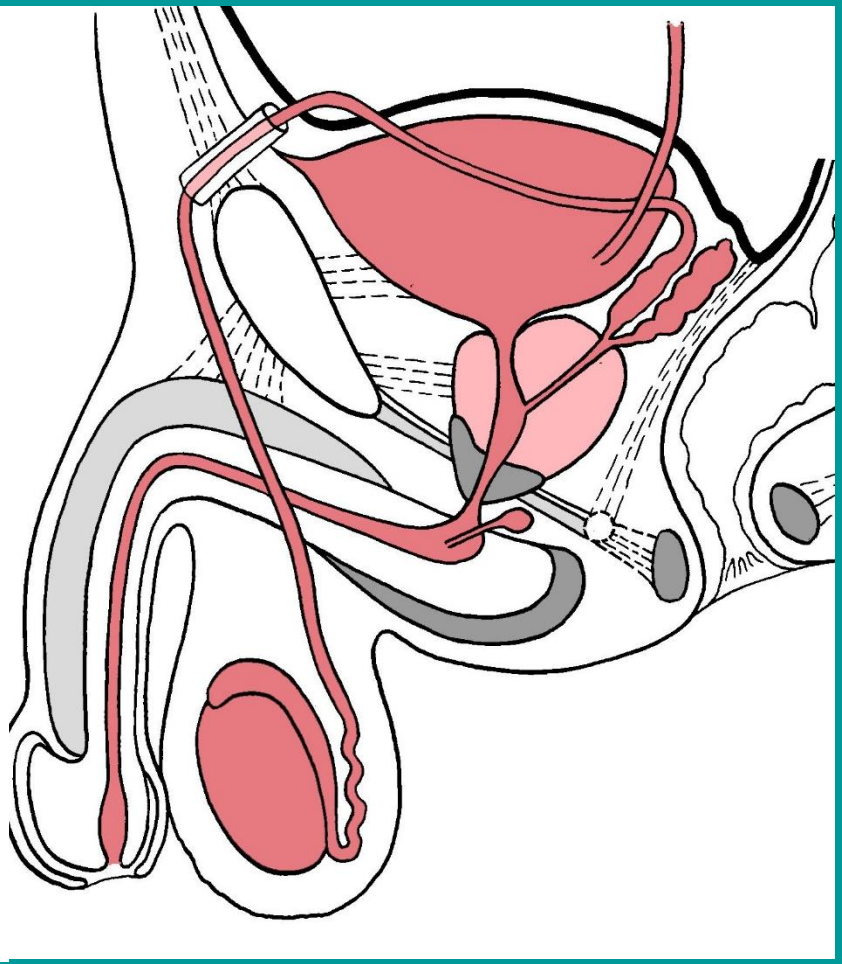


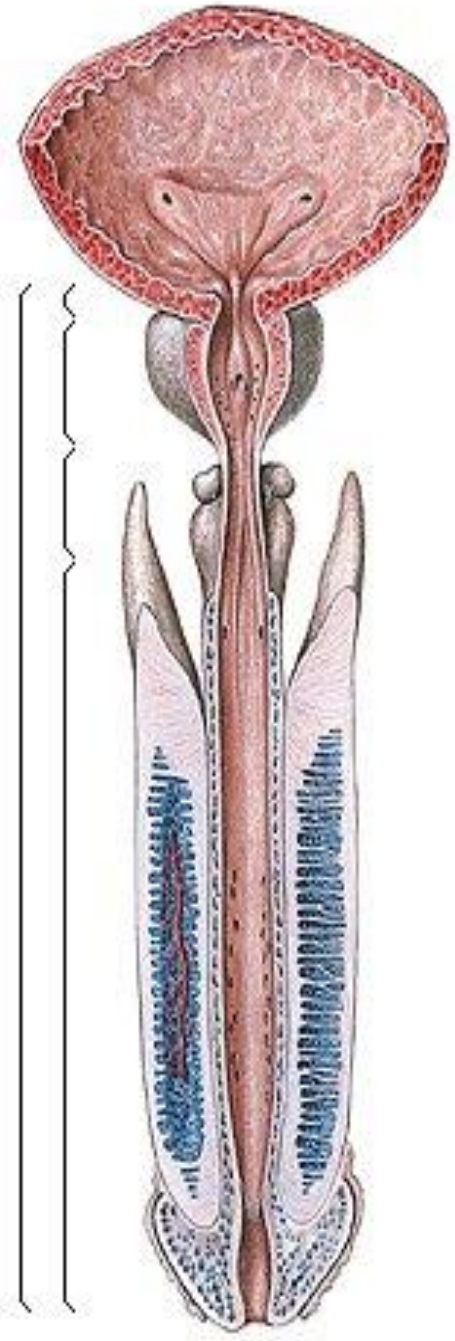
Organization of the prostate: mucosal glands, submucosal glands, main glands

Penis – radix, corpus, crus, dorsum, facies urethralis, raphae, lig. suspensorium, lig. lig. fundiforme, curvatura subpubica, curvatura prepubica





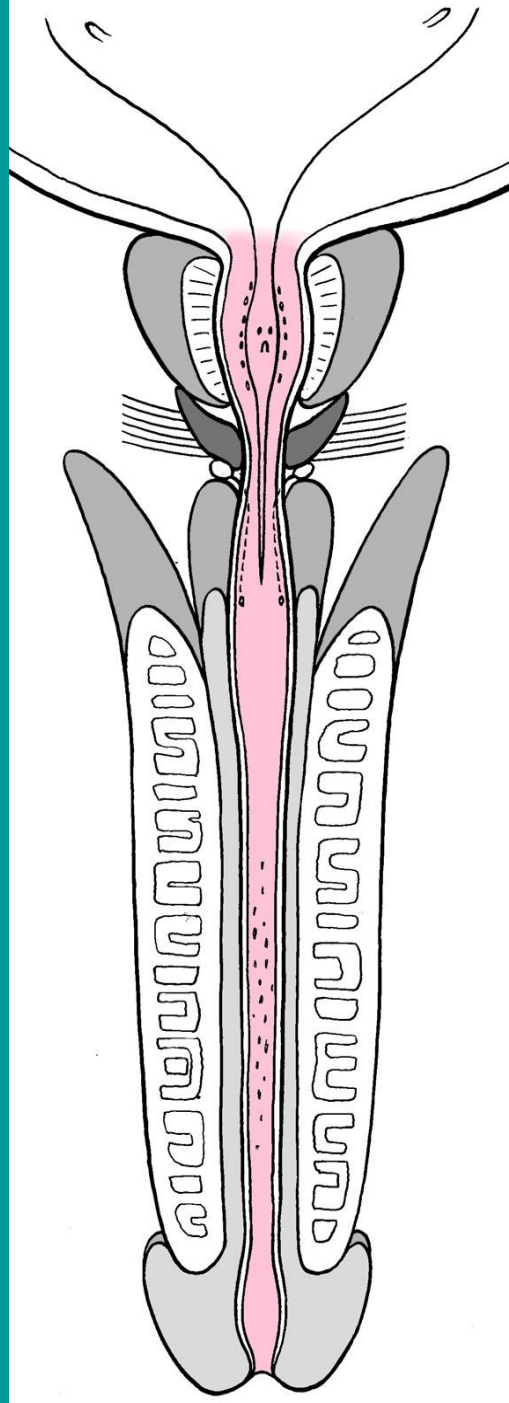


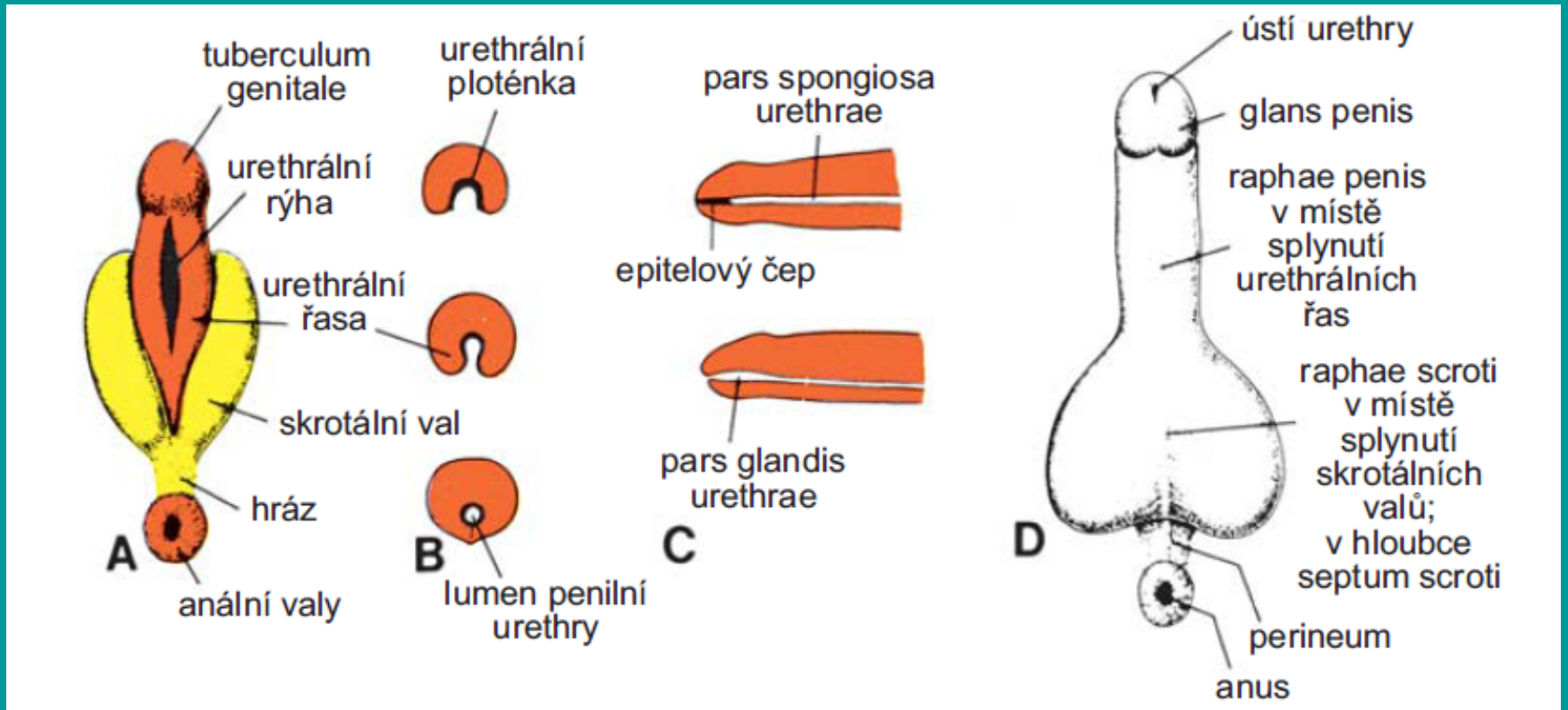


Urethra masculina

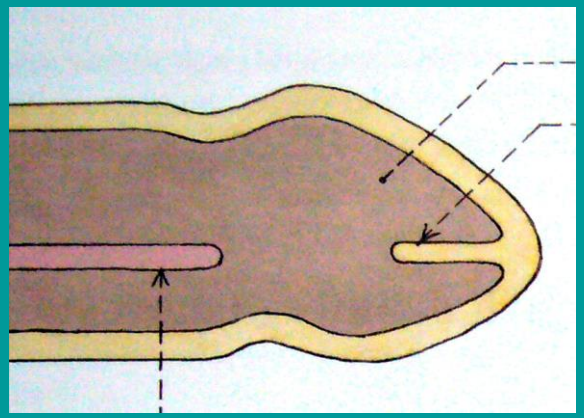
Ostium urethrae internum (accipiens, evacuans), pars intramuralis, prostatica, membranacea, spongiosa, pars glandis, ostium urethrae externum, fossa navicularis

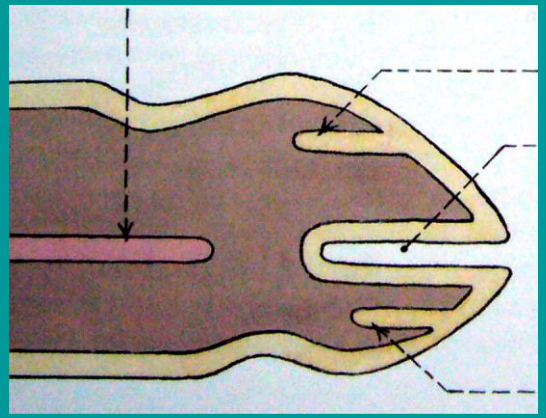
colliculus seminalis, utriculus prostaticus, sinus prostaticus, sphincter urethrae internus, sphincter urtehrae externus, glandulae urethrales, lacunae urethrales,

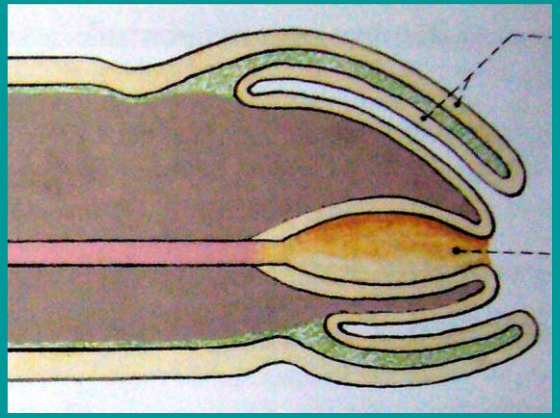




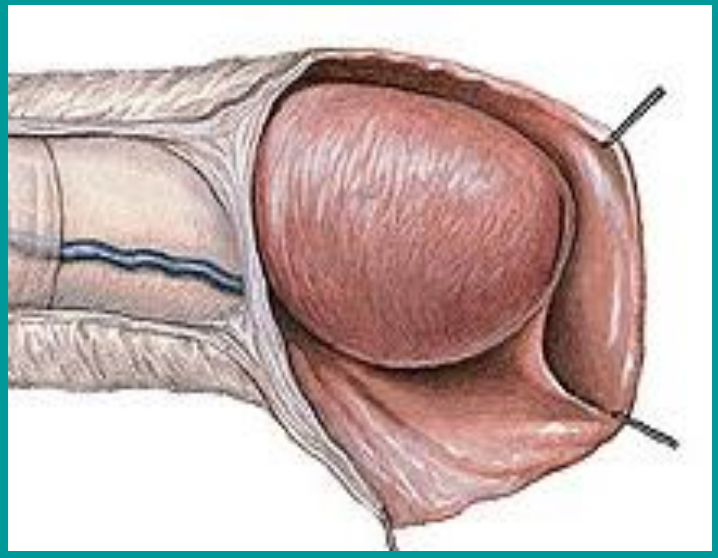
Obr. 15.33 **A.** Vývoj mužských zevních pohlavních orgánů, 10. týden. Hluboká uretrální rýha je ohraničena urethrálními řasami. **B.** Příčné řezy penisem během vývoje pars spongiosa urethrae. Urethrální rýha se uzavírá splynutím pravé a levé urethrální řasy. **C.** Vývoj pars glandis urethrae.

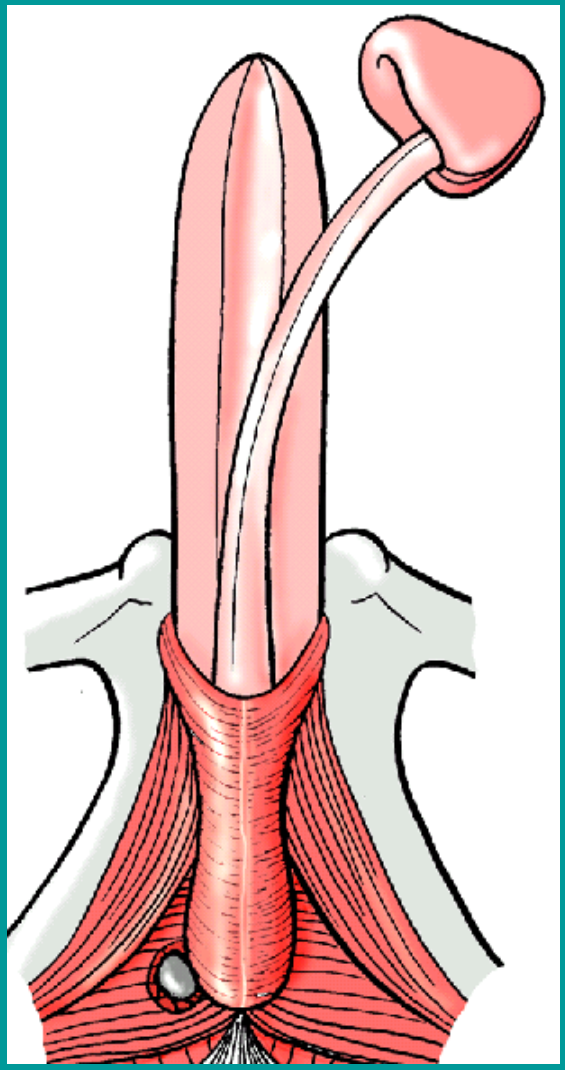






Corpus cavernosum penis, crus, corpus spongiosum, bulbus, m. ischiocavernosus, m. bulbospongiosus, glandula bulbourethralis

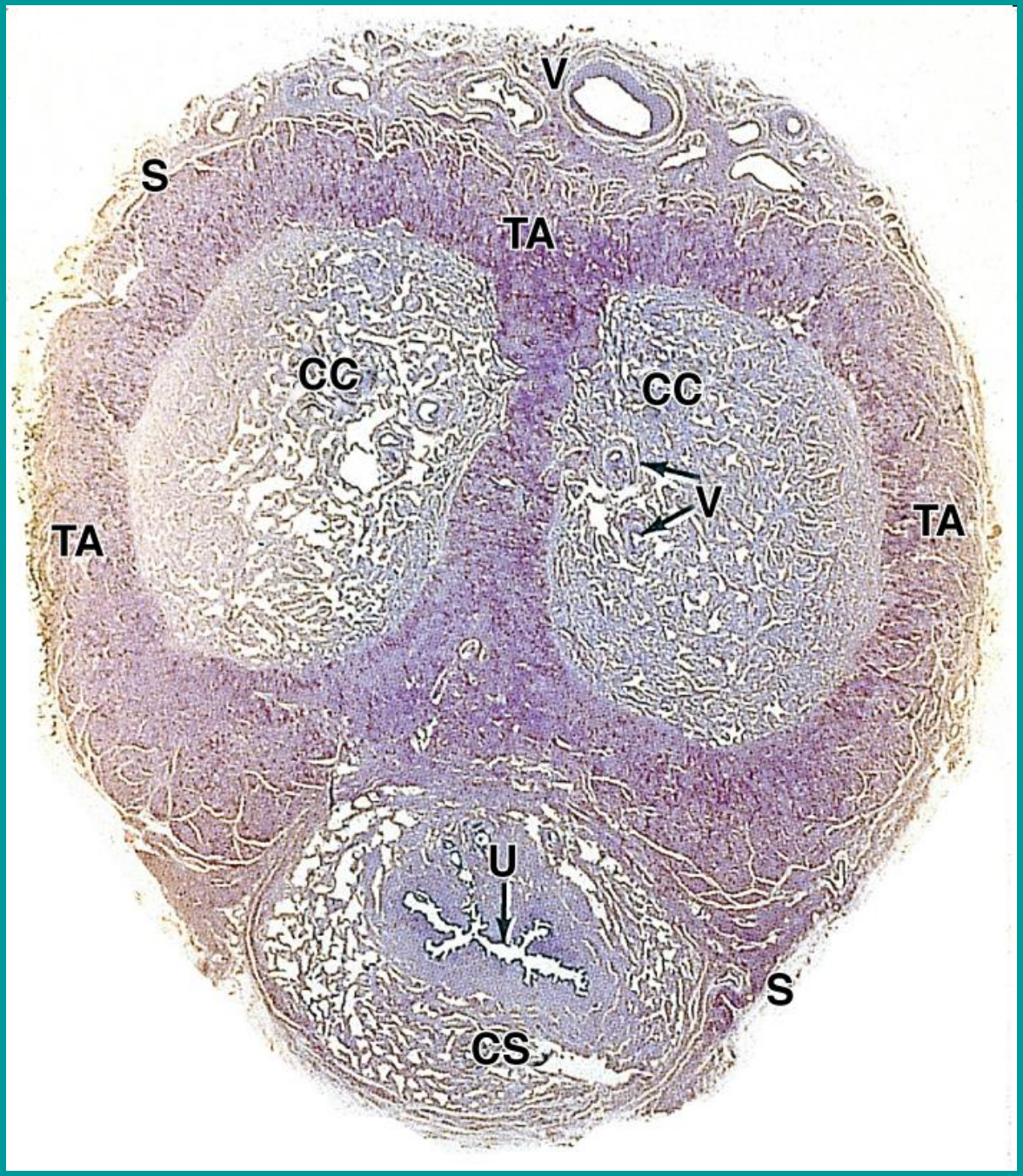




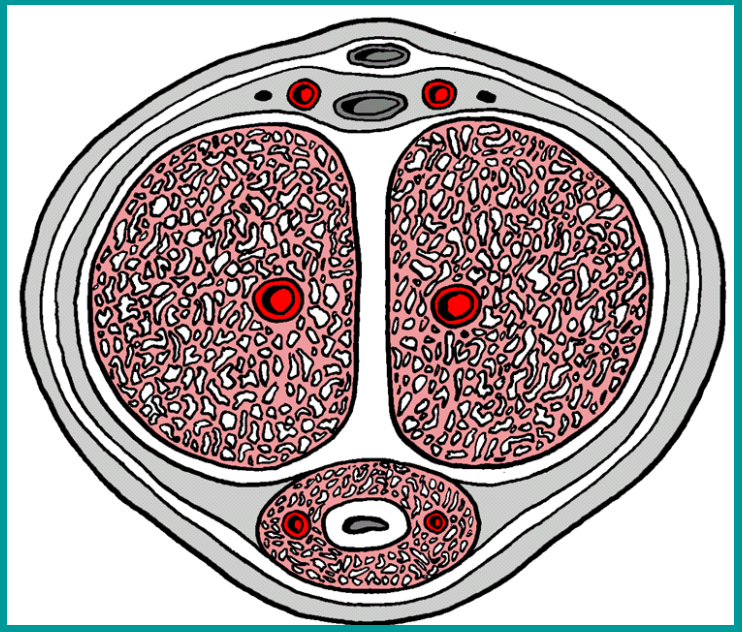
glans, corona glandis, preputium, frenulum

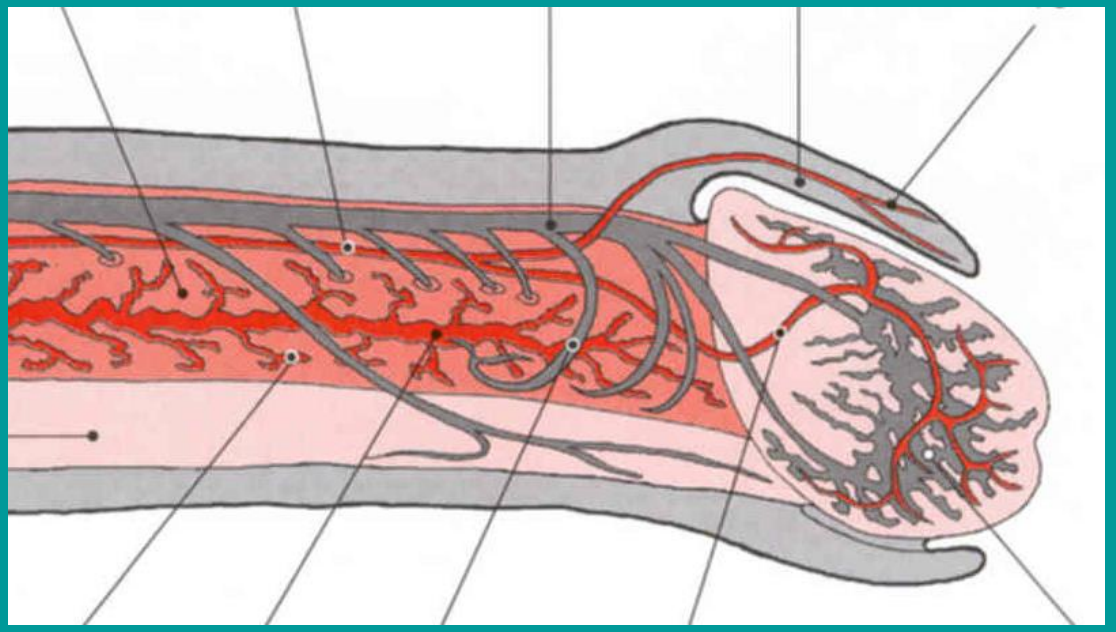
U novorozence je vnitřní list preputia spojen s glans, k oddělení dochází do konce 1. roku.

circumscisio, phimosis


V
S
TA
CC
CC
V
TA
TA
U
S
CS

Průřez penisem: kůže, tunica dartos, fascia penis superficialis, - profunda, tunica albuginea, septum penis, trabeculae, cavernae



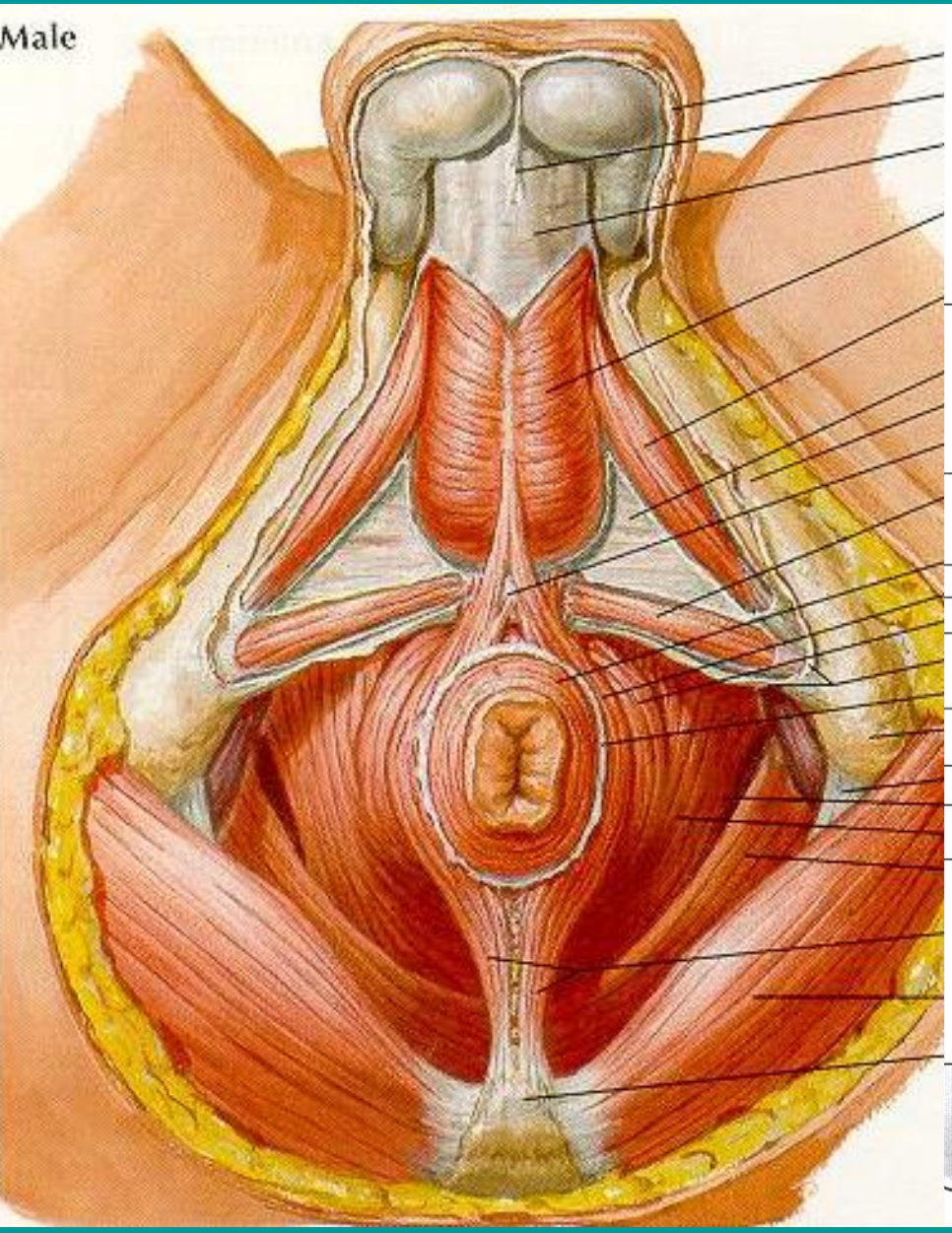


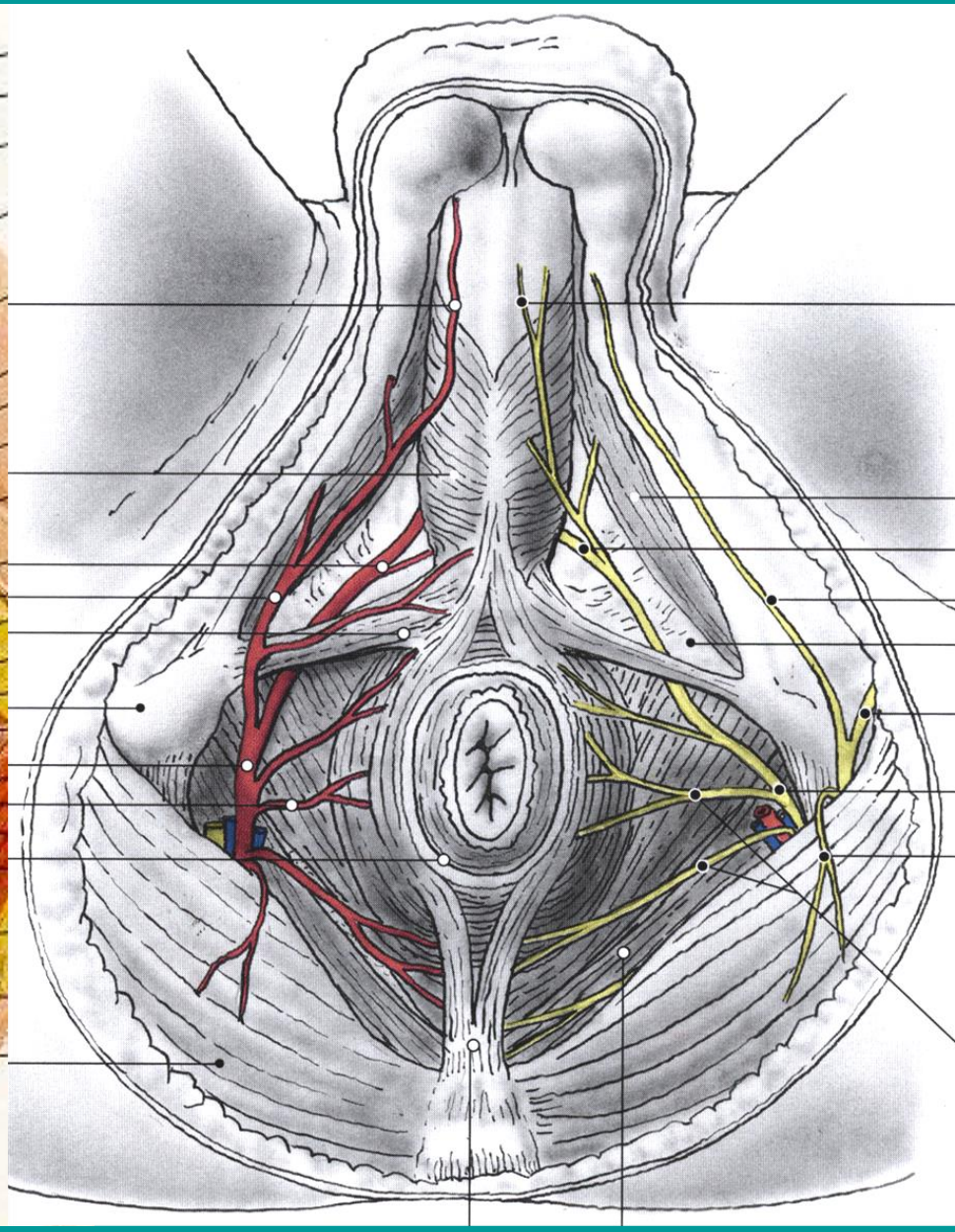
Cévy penisu

Arterie (párové) - větve a. pudenda interna: a. dorsalis penis, a. profunda penis, aa.helicinae, a. bulbi penis, a. urethralis

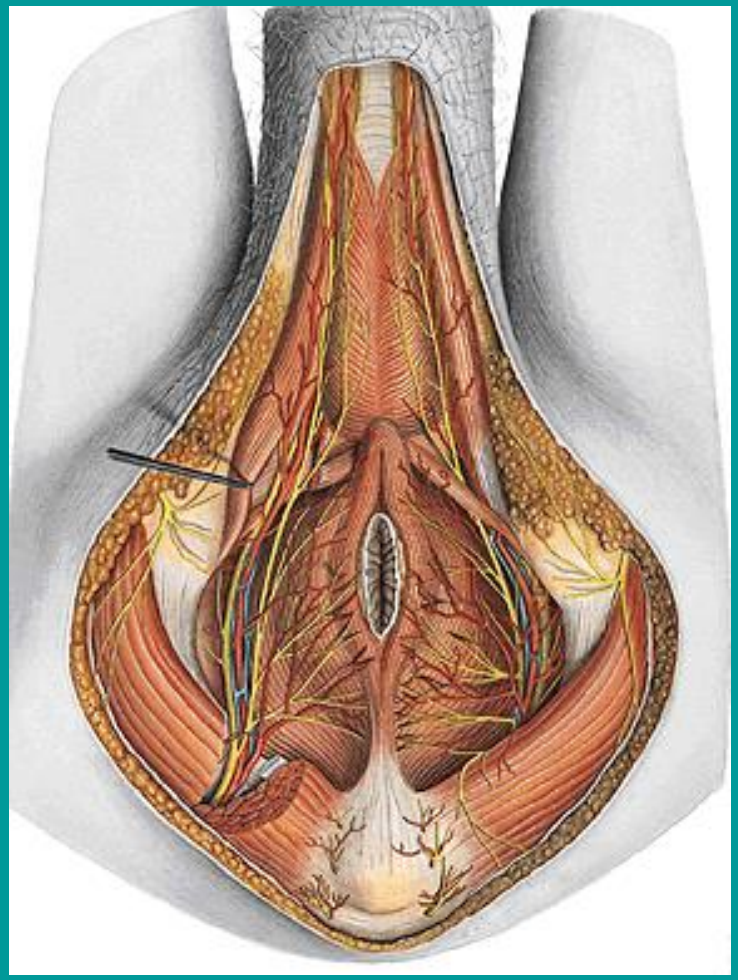
Vény (nepárové) - v. dorsalis penis superficialis do vv. pudendae externae, v. dorsalis penis profunda -– do plexus venosus prostaticus, ; vv. circumflexae, vv. cavernosae -

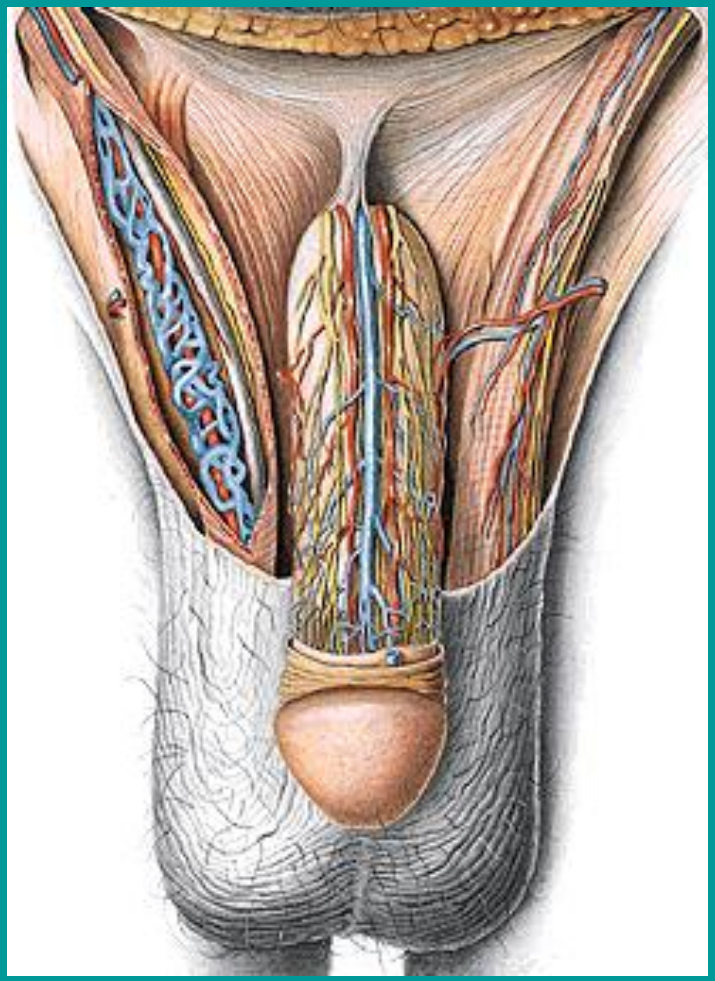
Radix penis, mm. perinei, cévy, inervace





N. pudendus – n. dorsalis penis (sensitivní), spojený s n. cavernosus major (parasympatický z S2 – S3 přes plexus hypogastricus inferior (nn. errigentes), nn. cavernosi podél cév, sympatická vlákna z L1-3



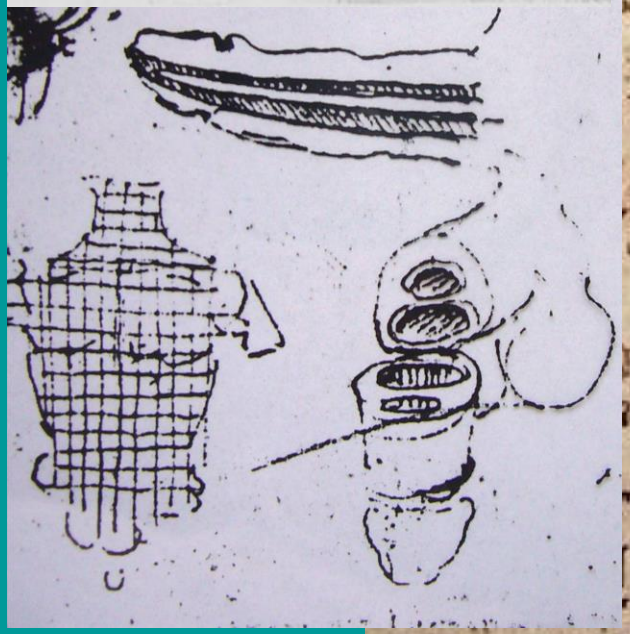


A. pudenda interna: a. dorsalis penis, a. profunda penis, a. urethralis, a. bulbi penis. V. dorsalis penis subcutanea, v. dorsalis penis profunda

Erekce- hemodynamický děj podmíněný dilatací arteriol (aa. helicinae), které přivádějí krev do kavernosních těles. Kaverny se plní tepennou krví, její odtok je ztížen při prostupu žil přes napnutou tunica albuginea. Tuhost a velikost penisu narůstá a vyrovnává se curvatura praepubica.

Vasodilatace je vyvolaná parasympatickými nitritergními nervy; uvolňují oxid dusnatý, který má výrazný vazodilatační efekt (viagra – sidenafil navozuje zvýšené uvolňvání oxidu dusnatého, vsodilatzaci arterií a nástup erekce)

Parasympatické nitritergní neurony jsou aktivovány jednak reflektoricky ze sensitivních vláken penisu, jednak supraspinálními psychogenními mechanizmy.



Clark K, Pedretti C. *The drawings of Leonardo da Vinci in the collection of Her Majesty the Queen at Windsor Castle.* London: Phaidon, 1968

Doležal A, Skořepová-Honzlová Z, Jelen K: Leonardo da Vinci and Kethem – vena kiveris.
*Neuroendocrinol Lett 2012; **33**(8):732–735*

Abstract: In the drawing of coitus by Leonardo da Vinci are pictured the contemporary hypotheses regarding this act. The authors analyze the mamillar-uteral connection depicted by the artist and grow up to believe that this is a hypothetical kiveris vena, female vein described by Anatomist Master Nicolai Physicus from the Salerno School. The Hebrew roots were found in the name. The connection is described also by Mondino in The Anathomia. The same connection can be found in the picture of the pregnant woman in Fasciculus Medicina by Johannes De Kethem.

Zdroje ilustrací:

Gray´s Anatomy,
Sobotta: Atlas der Anatomie des Menschen
Grim, Druga: Základy anatomie, 3. a 5. díl
Benninghoff, Drenckhahn: Anatomie I., II.
Carlson,B.M.: Human Embryology and Developmental Anatomy, archiv autora

Doporučená literatura:

Grim, M., Druga, R.et al: 5. Anatomie krajin těla. Praha, Karolinum, Galén, 2002; 3. Trávicí, dýchací, močopohlavní a endokrinní systém, Praha, Karolinum, Galén, 2005,
Lüllmann-Rauch R.: Taschenlehrbuch - Histologie, 3. Aulage, Thieme, 2006 a český překlad této učebnice, který bude vydán v prvém čtvrtletí 2012
Sadler T. W: Langmanova lékařská embryologie. Překlad 10. vydání , Grada 2011,
Junqueira´s Basic Histology 12th Edition, 2010