

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: B4103 Zootechnika

Studijní obor: Zootechnika

Katedra: Zootechnických věd

Vedoucí katedry: doc. Ing. Miroslav Maršálek, CSc.

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE
POSTNATÁLNÍ ZMĚNY STŘEVA KRÁLÍKA

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Roman Konečný, Ph.D.

Autor bakalářské práce: Kristýna Štěchová

České Budějovice, 2016

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta zemědělská
Akademický rok: 2014/2015

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Kristýna ŠTĚCHOVÁ**
Osobní číslo: **Z13154**
Studijní program: **B4103 Zootechnika**
Studijní obor: **Zootechnika**
Název tématu: **Postnatální změny střeva králíka**
Zadávatel katedra: **Katedra zootechnických věd**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :

V průběhu postnatálního života jedince dochází pod vlivem různých faktorů ke strukturálním a funkčním změnám tenkého střeva. Ve srovnání s jinými laboratorními a hospodářskými zvířaty není u králíků o morfologických změnách střeva dostatek informací.

Cílem práce je přinést poznatky o morfometrických změnách střevní sliznice v průběhu rané ontogeneze.

Zpracujete literární přehled o anatomické a histologické stavbě tenkého střeva králíka. V definovaném věku pokusných králíků provedete odběr vzorků z vybraných úseků tenkého střeva. Odebranou tkáň zpracujete běžnou histologickou technikou. Morfometricky získáte data o délce a šířce střevních klků, hloubce krypt a průměrnou velikost enterocytů. Pomocí vhodných statistických metod provedete analýzu získaných dat, včetně zhodnocení rozdílů morfometrických parametrů jednotlivých úseků střeva.

Rozsah grafických prací: 5 tabulek, 5 grafů
Rozsah pracovní zprávy: 30 - 40 stran
Forma zpracování bakalářské práce: tištěná/elektronická
Seznam odborné literatury:

- Adeola, O., King, D. E. (2006): Developmental changes in morphometry of the small intestine and jejunal sucrase activity during the first nine weeks of postnatal growth in pigs. *Journal of Animal Science*, 84 (1), 112-118.
- Borghí, F., Petrino, R., Bellora, P., Gattuso, G., Di Napoli, A., Cellino, G., Levi, A. C. (1994): Postnatal development of intestinal villi in the rat. Determination of villus size gradient. *Panminerva Medica*, 36, 149-151.
- Davies, R. R., Davies, J. A. (2003): Rabbit gastrointestinal physiology. *Veterinary Clinics of North America. Exotic Animal Practice*, 6, 139-153.
- Grosse, A. S., Pressprich, M. F., Curley, L. B., Hamilton, K. L., Margolis, B., Hildebrand, J. D., Gumucio, D. L. (2011): Cell dynamics in fetal intestinal epithelium: Implications for intestinal growth and morphogenesis. *Development*, 138, 4423-4432.
- Sabatakou, A. O., Xylouri, M. E., Sotirakoglou, A. K., Fragkiadakis, G. M., Noikokyris, N. P. (2007): Histochemical and biochemical characteristics of weaning rabbit intestine. *World Rabbit Science*, 15, 173-178.
- Woźczuk, K., Kobak, J. (2014): Post-natal Growth of the Gastrointestinal Tract of the Siberian Hamster: Morphometric Analysis. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 43 (6), 453-467.
- Woźczuk, K., Wilczyńska, B., Jaroszevska, M., Kobak, J. (2011): Morphometric characteristics of the small and large intestines of *Mus musculus* during postnatal development. *Pholia Morphologica*, 70 (4), 252-259.
- Elektronické informační zdroje Akademické knihovny JU v Č. Budějovicích (internetové databáze): ISI Web of Knowledge (Web of Science), Pubmed, příslušné odborné a vědecké časopisy.

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Roman KONEČNÝ, Ph.D.
Katedra zootechnických věd

Datum zadání bakalářské práce: 16. března 2015
Termín odevzdání bakalářské práce: 15. dubna 2016


prof. Ing. Miroslav Šoch, CSc., dr. h. c.
děkan

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDEJOVICÍCH
ZEMĚLSKÁ FAKULTA
studijní oddělení
Studentská 13
370 05 České Budějovice


doc. Ing. Miroslav Maršálek, CSc.
vedoucí katedry

V Českých Budějovicích dne 16. března 2015

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., v platném znění, souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby tutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

.....
Kristýna Štěchová

V Českých Budějovicích dne.....

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce, Ing. Romanovi Konečnému, Ph. D., za ochotu, trpělivost, cenné rady a veškerou pomoc, kterou mi při zpracování práce poskytoval.

Abstrakt

Tenké střevo je významný orgán gastrointestinálního traktu. V postnatálním období života prodělává pod vlivem vnitřních a vnějších faktorů významné adaptační změny. Cílem bakalářské práce bylo přinést poznatky o morfometrických změnách jednotlivých oddílů tenkého střeva králíků v průběhu 19 dnů postnatálního vývoje. Ve věku 0, 5, 10, 14 a 19 dní byla změřena délka jednotlivých úseků tenkého střeva a byly odebrány vzorky pro morfometrické vyšetření sliznice. Mikroskopicky byla stanovena délka a šířka klků, hloubka Lieberkühnových krypt a výška enterocytů. Průměrná délka tenkého střeva u novorozených králíků byla $61,4 \pm 2,4$ cm a v 19 dnech $106,5 \pm 9,1$ cm. Nejvýraznější nárůst délky byl pozorován u kyčelníku (124,4 %), a nejmenší u lačnicku (63,1 %). V průběhu 19 denního vývoje králíků dosahovaly nejvyšší rozměry klky a Lieberkühnových krypty ve dvanáctníku, nejnižší v lačnicku. Ve všech oddílech tenkého střeva byla okolo 10. dne života pozorována přechodná stagnace růstu enterocytů. Z výsledků vyplývá, že v průběhu rané postnatální ontogeneze (do 19 dní věku králíků) se nejrychleji adaptuje dvanáctník.

Klíčová slova: králík, tenké střevo, krypty, klky, enterocyty, morfometrie

Abstract

The small intestine is an important organ of the gastrointestinal tract. It is undergoing the influence of internal and external factors significant adaptive changes in the postnatal life. The aim of the thesis was to provide information about the morphometric changes in various sections of the small intestine of rabbits during the 19 days of postnatal development study. It was measured length of the individual sections of the small intestine at the age of 0, 5, 10, 14 and 19 days and it was sampled for morphometric examination mucosa. The length and width of villi, the depth of crypts of Lieberkühn and the height of enterocytes were evaluated under a light microscope. The average length of the small intestine was $61,4 \pm 2,4$ cm at new born rabbits and when they were 19 days old it was $106,5 \pm 9,1$ cm. The most noticeable increase was observed at ileum (124,4 %). On the contrary the lowest increase was observed at jejunum (63,1 %). In the duration of 19 days development of the rabbits, the highest size of villi and crypts of Lieberkühn was in duodenum, on the other hand the lowest was in jejunum. We could also observe temporary stagnation of the growth of enterocytes in all parts of the small intestine. From the results follow that in the duration of the early postnatal development, it is duodenum, which is able to adapt in the fastest way.

Key words: rabbit, small intestine, villi, crypts, enterocytes, morphometry

Obsah

1. ÚVOD A CÍL.....	10
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	11
2.1 Anatomické uspořádání tenkého střeva	11
2.1.1 Dvanáctník (<i>duodenum</i>)	11
2.1.2 Lačník (<i>jejunum</i>)	11
2.1.3 Kyčelník (<i>ileum</i>).....	12
2.2 Histologická stavba tenkého střeva.....	14
2.2.1 Sliznice.....	14
2.2.1.1 Epitel sliznice klků.....	14
Enterocyty	15
Pohárkové buňky.....	16
Membranózní (M) buňky	16
Enteroendokrinní buňky.....	16
2.2.1.2 Epitel Lieberkühnových krypt	16
2.2.1.3 Slizniční vazivo (<i>lamina propria mucosae</i>)	17
2.2.1.4 Slizniční svalová vrstva (<i>lamina muscularis mucosae</i>)	17
2.2.2 Podslizniční vazivo (<i>tunica submucosa</i>).....	18
2.2.3 Svalová vrstva (<i>tunica muscularis</i>).....	18
2.2.4 Serózní vrstva (<i>tunica serosa</i>).....	18
2.3 Krevní zásobení tenkého střeva	19
2.4 Lymfatické cévy.....	19
2.5 Inervace střeva	20
2.6 Embryonální vývoj tenkého střeva	20
3. MATERIÁL A METODY	22
3.1 Experimentální zvířata	22

3.2	Odběr vzorků.....	22
3.3	Měření délky tenkého střeva	22
3.4	Odběr vzorků pro histologické zpracování	22
3.5	Vlastní histologické zpracování vzorku	22
3.6	Morfometrická analýza	23
3.7	Statistické zpracování dat.....	24
4.	VÝSLEDKY A DISKUZE	25
4.1	Délka tenkého střeva v rané postnatální ontogenezi králíků.....	25
4.2	Morfometrie klků tenkého střeva v rané postnatální ontogenezi králíků... 27	
4.2.1	Délka klků	27
4.2.2	Šířka klků	28
4.2.3	Hloubka Lieberkühnových krypt	29
4.2.4	Výška enterocytů.....	30
5.	ZÁVĚR	31
6.	SEZNAM ZKRATEK	32
7.	SEZNAM OBRÁZKŮ	32
8.	SEZNAM TABULEK	32
9.	SEZNAM GRAFŮ.....	32
10.	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	33

1. ÚVOD A CÍL

Tenké střevo je významný orgán trávicí soustavy, v jehož jednotlivých oddílech probíhá trávení živin přijímaných krmivem na vstřebatelné složky a k následnému vstřebávání těchto složek.

V postnatálním období života jedince tento orgán prodělává významné strukturální, cytotkinetické a funkční změny, pomocí kterých se adaptuje na celou řadu vnějších faktorů. Mezi významné strukturální a funkční změny náleží například délka střeva, délka a šířka klků, v neposlední řadě také hloubka krypt. Správná funkce tohoto orgánu, zejména v časném postnatálním období života, hraje kritickou roli pro další vývoj jedince. Výše popsané adaptační procesy neprobíhají v celém úseku tenkého střeva shodně, stejně tak jsou rozdílné u jednotlivých druhů zvířat.

Cílem bakalářské práce je rozšířit poznatky o morfometrických změnách střevních klků, krypt a enterocytů u tak významného laboratorního a hospodářského zvířete kterým je králík.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 Anatomické uspořádání tenkého střeva

Tenké střevo (*intestinum tenue* – IT) začíná vrátníkem a končí ileocékální chlopní. Délka IT je asi 150 cm (KNOTEK *et al.*, 1999). Králík má oproti jiným druhům zvířat kratší IT, které tvoří pouze 12 % z celkové délky gastrointestinálního traktu (DONNELLY, 2004). IT je v celém svém průběhu přibližně stejně silné a vytváří četné kličky. Dělí se na tři úseky – dvanáctník (*duodenum*), lačník (*jejunum*) a kyčelník (*ileum*) (HORKÝ, *et al.*, 1982; MARVAN *et al.*, 1998; JELÍNEK *et JELÍNEK*, 2006).

2.1.1 Dvanáctník (*duodenum*)

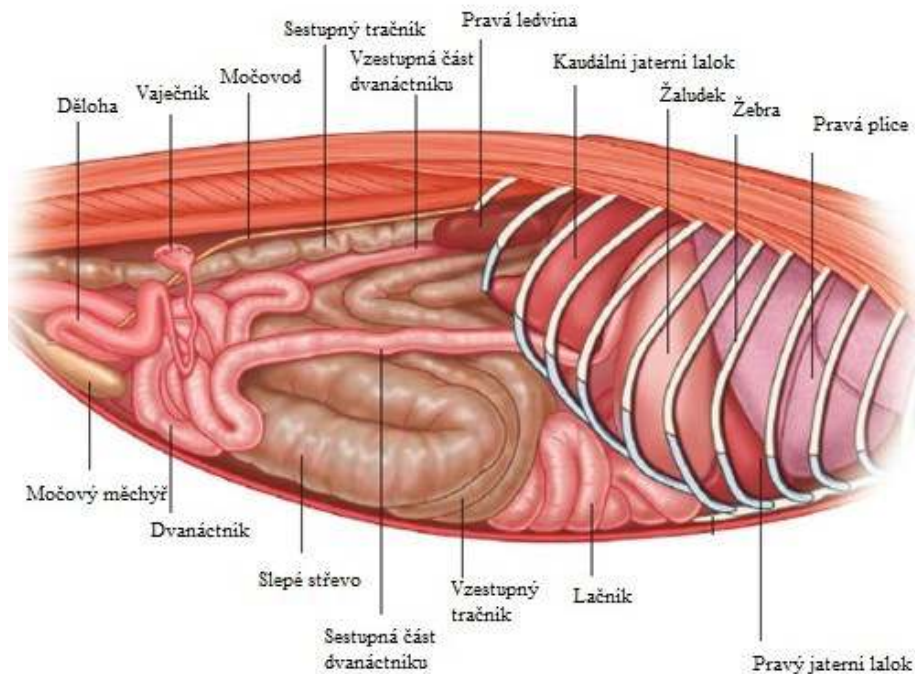
Dvanáctník je 70 cm dlouhý a má podobu písmene U. Anatomicky se dělí na vzestupný, příčný a sestupný oddíl. Sestupný oddíl (Obrázek 1) začíná za vrátníkem mírně rozšířenou částí (*bulbus*), kde ústí žlučovod spolu s hlavním vývodem slinivky břišní (1 cm), poté směřuje ventrokaudálním směrem do slabiny. Před pravostranným kyčelním hrbolem vytváří několik kliček (příčný oddíl) odkud pokračuje kraniálním směrem jako vzestupný oddíl a za žaludkem přechází v lačník. Na přechodu příčného a vzestupného oddílu (40–50 cm za *pylorem*) do něj ústí přídatný vývod slinivky břišní (KNOTEK *et al.*, 1999; VARGA, 2014). Díky krátkému okruží (*mesoduodenum*) je poloha dvanáctníku stálá (MARVAN *et al.*, 1998).

2.1.2 Lačník (*jejunum*)

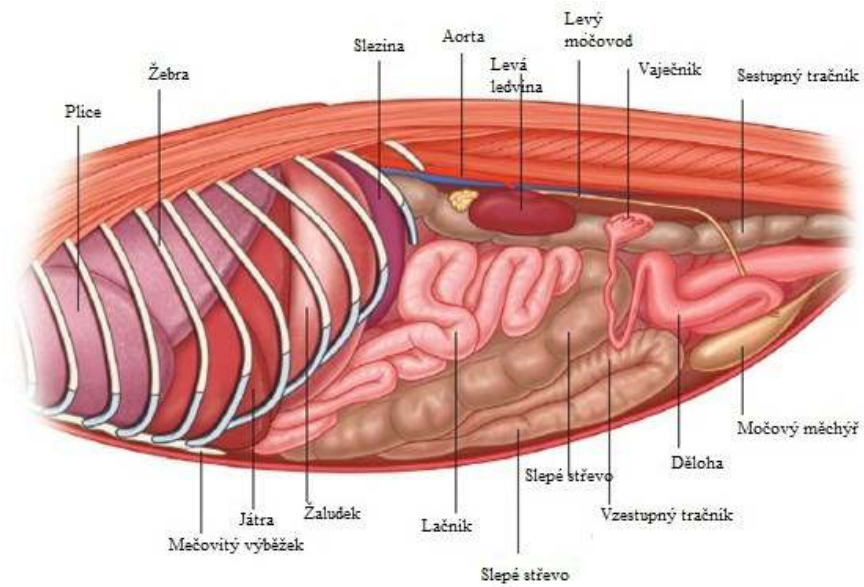
Lačník (Obrázek 2) představuje nejdelší úsek IT, který je uložen převážně nalevo v rozsahu kaudálních dvou třetin dutiny břišní (Obrázek 2 a 3). Na rozdíl od dvanáctníku je lačník značně pohyblivý a uspořádaný v četné kličky (KNOTEK *et al.*, 1999; VARGA, 2014). Pohyblivost lačníku je umožněna dlouhým závěsem (*mesojejunum*), který jej připojuje k dorzální stěně dutiny břišní (KNOTEK *et al.*, 1999; KÖNIG *et LIEBICH*, 2004).

2.1.3 Kyčelník (*ileum*)

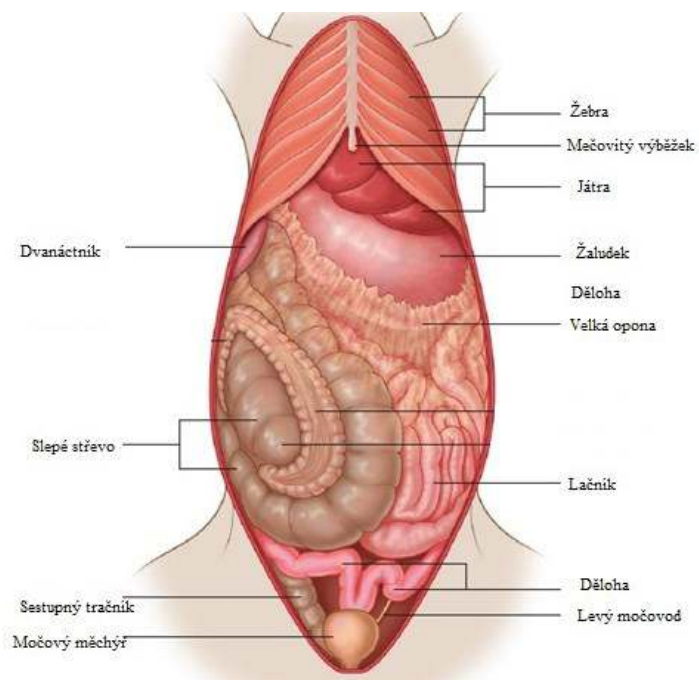
Kyčelník je přímý a nejkratší úsek IT (KÖNIG *et al.*, 2004). Postupuje z levé poloviny dutiny břišní ke slepému střevu, kde v oblasti báze ústí na kyčelníkové papile do tlustého střeva (KNOTEK *et al.*, 1999; KÖNIG *et al.*, 2004). Před vstupem do báze slepého střeva se kyčelník ampulovitě rozšiřuje v *sacculus rotundus* (KNOTEK *et al.*, 1999; JENKINS, 2002). *Sacculus rotundus* se vyskytuje pouze u řádu zajícovců. Je 2 cm dlouhý a jeho stěna je tvořena zejména agregovanou lymfatickou tkání (DONNELLY, 2004; VARGA, 2014).



Obrázek 1: Průběh dvanáctníku v dutině břišní. Laterální pohled po odstranění pravé stěny dutiny břišní. Upraveno dle BARONE *et al.* (1973)



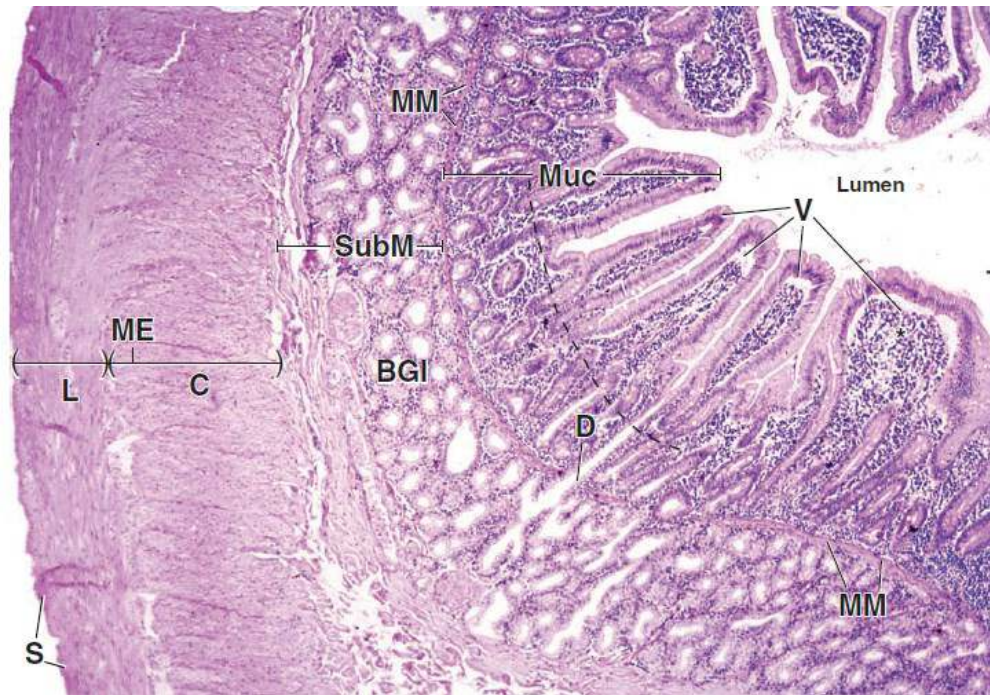
Obrázek 2: Uložení lačníku v dutině břišní. Laterální pohled po odstranění levé stěny dutiny břišní. Upraveno dle BARONE *et al.* (1973)



Obrázek 3: Uložení lačníku v dutině břišní po odstranění ventrální stěny dutiny břišní. Upraveno dle BARONE *et al.* (1973)

2.2 Histologická stavba tenkého střeva

IT je přizpůsobeno dvěma základním procesům, které zde probíhají, tj. trávení a vstřebávání. Struktura stěny odpovídá obecné stavbě dutého orgánu (Obrázek 4). Skládá se ze sliznice (*tunica mucosa*), podslizničního vaziva (*tunica submucosa*), svalové vrstvy (*tunica muscularis*) a serózy (*tunica serosa*) (TICHÝ *et al.*, 2004).



Obrázek 4: Příčný řez dvanáctníkem (HE). Muc: sliznice; V: střevní klky; MM slizniční svalovina; SubM: podslizniční vazivo; BGI: Brunnerovy žlázy; ME: svalová vrstva; L: podélná svalová vrstva; C: kruhová svalová vrstva; S: seróza. Upraveno dle ROSS *et* PAWLINA (2006).

2.2.1 Sliznice

2.2.1.1 Epitel sliznice klků

Sliznice IT je tvořena epitelem, slizničním vazivem a svalovou vrstvou (EURELL *et* FRAPPIER, 2006; SAMUELSON, 2006). Charakteristickým rysem IT jsou četné, 0,5–1,5 mm vysoké, slizniční výběžky – střevní klky (*villi intestinales*) (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; EURELL *et* FRAPPIER, 2006).

Velikost klků závisí na stupni distenze stěny a kontrakci hladkosvalových buněk v jádru klku (KIERSZENBAUM, 2006). Tvar klků není jednotný, závisí na oblasti IT, ve které se vyskytují (EURELL *et* FRAPPIER, 2006). Ve dvanáctníku jsou klky relativně úzké, přímého průběhu (prstovitého tvaru), naproti tomu v lačníku a kyčelníku vykazují jazykovitý nebo listový tvar (HOSTE *et* REILLY, 1988; YU *et* CHIOU, 1997). Jádro klku tvoří *lamina propria* skládající se z chylové cévy, krevních kapilár, řídkého kolagenního vaziva s plazmatickými buňkami a lymfocyty, přítomny jsou i hladkosvalové buňky (SAMUELSON, 2006).

Chylová céva je slepě zakončená lymfatická kapilára probíhající v ose každého klku, doprovázená arteriolou, která pod epitelem vytváří hustou kapilární síť. Ze slizniční svalové tkáně vybíhají do klku jemné svalové snopečky napomáhající vyprazdňování chylových cév. Klky se zanořují hluboko do sliznice, v podobě Lieberkühnových krypt (LK), jež končí v oblasti slizniční svaloviny. LK jsou jednoduché tubulózní žlázy, které se otevírají při bázi dvou sousedních klků (KIERSZENBAUM, 2007).

Povrch sliznice pokrývá jednovrstevný cylindrický epitel, který je tvořen enterocyty, pohárkovými, membranózními (M) a enteroendokrinními buňkami (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; EURELL *et* FRAPPIER, 2006; SAMUELSON, 2006).

Enterocyty

Enterocyty představují ve střevě nejčetnější populaci buněk (SAMUELSON, 2006). Jsou to vysoké cylindrické buňky, jak se sekreční, tak se vstřebávací funkcí (NOVOTNÝ *et al.*, 1966). Na apikálním pólu těchto buněk se nachází homogenní vrstva – kartáčový lem, který zvětšuje absorpční povrch enterocytů asi 30krát. Kartáčový lem sestává z velkého množství mikroklků spolu s intramembranózními enzymy (JUNQUEIRA *et* CARNEIRO, 2005; SAMUELSON, 2006; KIERSZENBAUM, 2007). Jádro enterocytů zpravidla leží v bazální části buněk, obklopené mitochondriemi, volnými ribosomy a drsným endoplazmatickým retikulem. Nápadnou zrnitost cytoplazmy enterocytů způsobuje přítomnost Golgiho aparátu a mitochondrií. Životnost enterocytů je asi 1–3 dny (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; TICHÝ *et al.*, 2004; EURELL *et* FRAPPIER, 2006; SAMUELSON, 2006).

Pohárkové buňky

Pohárkové buňky jsou další početnou populací buněk v epitelu IT, jejichž zastoupení se zvyšuje směrem k tlustému střevu. Pohárkové buňky jsou nepravidelně roztroušeny mezi enterocyty a svou zúženou (bazální) částí s jádrem nasedají na bazální membránu (EURELL *et FRAPPIER*, 2006; SAMUELSON, 2006). Apikální část je pohárkovitě rozšířena a obsahuje různé množství glykoproteinů, které plní zejména ochrannou a lubrikační funkci (NOVOTNÝ *et al.*, 1964; JUNQUEIRA *et CARNEIRO*, 2005; KIERSZENBAUM, 2007).

Membranózní (M) buňky

V epitelu pokrývající Peyerovy plaky se nacházejí specializované vysoké buňky s četnými důlky a invaginacemi bočních stěn – M buňky (JUNQUEIRA *et CARNEIRO*, 2005). Membranózní buňky zachytávají a předávají antigeny lymfocytům, které se nacházejí v invaginacích (NEUTRA *et al.*, 1996). V epitelu Peyerových plaků tvoří M buňky 10–50 % buněčné populace (GEBERT *et al.*, 1966).

Enteroendokrinní buňky

Enteroendokrinní buňky jsou roztroušené mezi buňkami střevního epitelu a náleží do enteroendokrinního systému (NOVOTNÝ *et al.*, 1964). Enteroendokrinní buňky mají lahvovitý tvar, širokou bází naléhají na bazální membránu (NOVOTNÝ *et al.*, 1966). Jsou to zejména G – buňky, D – buňky a buňky enterochromofinní (HORKÝ *et al.*, 1982).

2.2.1.2 Epitel Lieberkühnových krypt

Epitel klků plynule přechází do LK a tvoří ho různé populace buněk (SAMUELSON, 2006). Převládajícími buňkami jsou multipotentní zárodečné buňky s oválným euchromatickým jádrem, ze kterých se směrem k vrcholu klku diferencují enterocyty a pohárkové buňky. (EURELL *et FRAPPIER*, 2006; SAMUELSON, 2006).

SAMUELSON (2006) uvádí, že již v horní části LK se vyskytují diferencované enterocyty a pohárkové buňky. Při porovnání s velikostí enterocytů na klcích jsou enterocyty LK nižší, rovněž i pohárkové buňky jsou menší. Na dně LK se nacházejí Panethovy buňky, které zde mohou být jednotlivě, nebo ve skupinách (NOVOTNÝ *et al.*, 1966), avšak IWATSUKI *et SUDA* (2007) tyto buňky nepozorovali v LK dvanáctníku.

Panethovy buňky vykazují pyramidovitý tvar s jemně eozinofilní cytoplazmou (EURELL *et FRAPPIER*, 2006; SAMUELSON, 2006; ZANUZZI *et al.*, 2008). Sférické jádro s výrazným nukleolem se nachází v bazální části buňky. V cytoplazmě buněk se vyskytují heterogenní populace sekrečních granul (EURELL *et FRAPPIER*, 2006; ZANUZZI *et al.*, 2008).

Na rozdíl od přežvýkavců a dalších druhů zvířat nebyla u králíků jednoznačně prokázána přítomnost lysozymu v granulách těchto buněk (SAMUELSON, 2006; ZANUZZI *et al.*, 2008). Panethovy buňky produkují antimikrobiální substance, chrání proliferující buňky, účastní se procesu tvorby LK, fagocytují, detoxikují a tráví (ZANUZZI *et al.*, 2008).

2.2.1.3 Slizniční vazivo (*lamina propria mucosae*)

Epitel nasedá na vrstvu řídkého kolagenního vaziva, která tvoří jádro klků a odděluje LK (Obrázek 4). Ve slizničním vazivu se vyskytují krevní a lymfatické cévy, nervy a hladkosvalové buňky (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; EURELL *et FRAPPIER*, 2006). Kromě fibroblastů se v síti retikulárních vláken nacházejí lymfocyty, plazmatické buňky a žírné buňky (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; SAMUELSON, 2006).

2.2.1.4 Slizniční svalová vrstva (*lamina muscularis mucosae*)

Je různě silná vrstva hladkosvalových buněk (Obrázek 4), která odděluje slizniční vazivo od podslizničního vaziva (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; TICHÝ *et al.*, 2004).

2.2.2 Podslizniční vazivo (*tunica submucosa*)

Je tvořeno kolagenním vazivem s početně zastoupenými elastickými vlákny (TICHÝ *et al.*, 2004; EURELL *et FRAPPIER*, 2006). V podslizničním vazivu se vyskytují Brunnerovy žlázy (Obrázek 4), které jsou distribuovány u jednotlivých druhů hospodářských zvířat v různém rozsahu IT (NOVOTNÝ *et al.*, 1966). U králíka se rozprostírají pouze ve dvanáctníku (ERGUN *et al.*, 2010). Autoři ERGUN *et al.* (2010) pozorovali, že proximálním úseku dvanáctníku je tvoří pouze mucinózní buňky, směrem k lačníku se zvyšuje zastoupení serózních buněk. Brunnerovy žlázy ústí na dno LK, ojediněle přímo do lumina střeva při bázi klků (TICHÝ *et al.*, 2004). V submukóze se vyskytují různé agregáty lymfatické tkáně a dále vegetativní nervová pleteň (*plexus submucosus Meissneri*), ze které odstupují nervová vlákna do klků (EURELL *et FRAPPIER*, 2006; SAMUELSON, 2006).

2.2.3 Svalová vrstva (*tunica muscularis*)

Je tvořena vnitřní cirkulární a zevní podélně orientovanou vrstvou hladké svaloviny (Obrázek 4). Mezi nimi se nachází tenká vazivová vrstva (*lamina intermuscularis*), obsahující vegetativní nervovou pleteň (*plexus myentericus Auerbachi*) (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; EURELL *et FRAPPIER*, 2006; SAMUELSON, 2006).

2.2.4 Serózní vrstva (*tunica serosa*)

Nachází se na zevním povrchu IT (Obrázek 4). Je tvořena vrstvou zahuštěného vaziva (*lamina propria serosae*), pokrytou mezotelem (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; TICHÝ *et al.*, 2004; EURELL *et FRAPPIER*, 2006; SAMUELSON, 2006; REECE, 2011).

2.3 Krevní zásobení tenkého střeva

Do IT přivádí krev kraniální okružní tepna (*arteria mesenterica cranialis*) a k počátečnímu úseku dvanáctníku tepna žaludeční oblasti (*a. coeliaca*) (KÖNIG *et* LIEBICH, 2004). Větve těchto cév směřují v *mesoduodenu*, *mesojejunu* a *mesoileu* ke střevu, kde do něj v oblasti úponů těchto závěsů vstupují. Proniklé tepny vytvářejí pod serózou pleteň a vydávají silné kmeny, které pronikají svalovou vrstvou do podslizničního vaziva, kde formují další složitou submukózní cévní pleteň, ze které odstupují krátké a dlouhé arterioly (tepénky). Krátké arterioly se rozpadají v kapilární síť zásobující slizniční svalovou vrstvou a žlázy. Dlouhé arterioly přivádějí krev do střevního klku (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; EURELL *et* FRAPPIER, 2006). Ve střevním klku dlouhá arteriola zásobuje krví subepitelovou kapilární síť, směřuje k vrcholu klku a přechází ve venulu. Venuly z klků, spolu s periglandulárními kapilárami, tvoří submukózní venózní pleteň, ze které odstupují silné žíly, jež pronikají svalovou vrstvou do subserózy, kde přijímají krev z kapilárních sítí svalové vrstvy a drenují do portální žíly (EURELL *et* FRAPPIER, 2006). V IT jsou přítomny arteriovenózní anastomózy, které umožňují, v době kdy není střevo funkčně aktivní, obejít kapilární síť mukózy a submukózy (NOVOTNÝ *et al.*, 1966).

2.4 Lymfatické cévy

Lymfatické cévy začínají slepě v podobě chylové cévy, která probíhá v podélné ose klků (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; EURELL *et* FRAPPIER, 2006). Při základně klků se mízní kapiláry klků spojují s mízními kapilárami z oblasti LK a vstupují do subglandulární mízní pleteně. Ze subglandulární mízní pleteně odstupují mízní cévy, jež pronikají svalovinou sliznice do pleteně submukózní. Z této pleteně doprovázejí silné mízní cévy, do subserózy a *mesenteria*, krevní cévy (NOVOTNÝ *et al.*, 1966).

2.5 Inervace střeva

Inervace střeva je zajištěna vnitřním a vnějším okruhem. Vnitřní okruh tvoří Auerbachova pleteň, která se nachází mezi vrstvami hladké svaloviny, a Meissnerova pleteň lokalizovaná v podslizničním vazivu (JUNQUEIRA *et* CARNEIRO, 2005). Nervové pleteně jsou tvořeny ze svazků nemyelinizovaných nervových vláken, gangliových a podpůrných buněk. Vnější okruh zastupují parasympatická pregangliová vlákna *nervu vagu* a postgangliová vlákna *sympatiku* (NOVOTNÝ *et al.*, 1966; JUNQUEIRA *et* CARNEIRO, 2005).

2.6 Embryonální vývoj tenkého střeva

Stejně jako převážná část trávicí trubice vzniká IT z vnitřního zárodečného listu (entodermu) a z přiléhající splanchnopleury. Z entodermu se diferencuje epitel vystylající dutinu střeva i epitel žláz. Splanchnopleura představuje základ pro viscerální list. Seróza a okolní mesenchym dává vznik svalovině a vazivu trávicí trubice (HORKÝ *et al.*, 1984). Nervové součásti vznikají z neurální lišty (HYTTEL, 2010).

Základem trávicí soustavy je primitivní střevo, které probíhá v podélné ose zárodku od kraniálního ke kaudálnímu konci (HORKÝ *et al.*, 1984). Již ve velmi časném embryonálním stádiu lze primitivní střevo rozdělit na přední, střední a zadní. IT vzniká ze středního střeva, které je spojeno pomocí *ductus vitellinus* (později *ductus omphaloentericus*) se žloutkovým váčkem (HORKÝ *et al.*, 1984; JELÍNEK *et al.*, 2007). Z kraniální části tohoto oddílu se v úseku budoucího dvanáctníku vychlípí základ jater a slinivky břišní, a ze zbývajících úseku vzniká základ lačnicku a kyčelníku (HORKÝ *et al.*, 1984).

Střevo je v celém svém rozsahu poutáno k zadní stěně intraembryonální coelomevé dutině pomocí dorzálního *mesenteria* (JELÍNEK *et al.*, 2007). Ventrální *mesenterium* je vytvořeno pouze v rozsahu dvanáctníku. Střední střevo roste rychleji, než tělo zárodku, a to vede k formování kliček, k čemuž přispívá také pomalejší růst dorzálního *mesenteria* a jeho kratší délka. Základ dvanáctníku se ventrálně prohne a vytvoří primitivní dvanáctníkovou kličku, která je zavěšena na dorzálním a ventrálním *mesenteriu* (HORKÝ *et al.*, 1984). Hlavní klička se vyvíjí v místě

vyústění *ductu omphaloentericu* a začíná se ventrálně prohýbat. Na tomto záhybu se rozeznává kraniální sestupné raménko a kaudální vzestupné raménko (HORKÝ *et al.*, 1984; HYTTEL, 2010).

V polovině vzestupného raménka se začne vychlipovat základ slepého střeva, který tvoří hranici mezi IT a tlustým střevem. Hlavní klička v průběhu dalšího vývoje rotuje tak, že sestupné raménko se stáčí kaudálně doprava a vzestupné raménko kraniálně doleva. V průběhu rotace se sestupné raménko a část vzestupného složí v četné kličky, které tvoří základ lačníku (HORKÝ *et al.*, 1984). Jelikož v průběhu vývoje je dutina břišní vyplněná játry, ve kterých probíhá intenzivní hematopoéza, tak větší část kliček tenkého a část kliček tlustého střeva sestupují podél žloutkového stvolu do exocelomu (HORKÝ *et al.*, 1984; HYTTEL, 2010). Tento proces se nazývá fyziologická pupeční kýla (BEAUDOIN *et al.*, 2003; MCGEADY, 2006; HYTTEL, 2010).

U embryí králíků se kličky střeva v pupečnickovém provazci dají pozorovat 13,5. den vývoje. Přičemž rapidní prorůstání střeva pupečnickem probíhá mezi 14,5.–17,5. dnem (BEAUDOIN *et al.*, 2003). Návrat kliček střeva do dutiny břišní proběhne do 18,5. dne vývoje embrya. Mezi faktory, které umožňují tento návrat, patří zvětšení břišní dutiny, snížení velikosti jater (hematopoéza probíhá v kostní dřeni) a zúžení pupečního provazce (HORKÝ *et al.*, 1984; BEAUDOIN *et al.*, 2003; HYTTEL, 2010).

Po zvětšení dutiny břišní a zúžení pupečního provazce je střevo vtaženo do dutiny břišní (HORKÝ *et al.*, 1984). U králíků tento děj nastává 18,5. den embryonálního vývoje (BEAUDOIN *et al.*, 2003).

3. MATERIÁL A METODY

3.1 Experimentální zvířata

Do pokusu bylo zařazeno 20 králíků plemene novozélandský bílý. Po celou dobu sledovaného období králíci přijímali výhradně mateřské mléko.

3.2 Odběr vzorků

V definovaném věku (0., 5., 10., 14. a 19. den) byly králíci (4n) zváženi a následně dle legislativy po aplikaci anestetik usmrceni. Bezprostředně po usmrcení zvířat byla provedena pitva za účelem získání IT.

3.3 Měření délky tenkého střeva

Oddíly IT byly vyjmuty z dutiny břišní a změřeny pomocí milimetrového papíru.

3.4 Odběr vzorků pro histologické zpracování

Pro morfometrickou analýzu byly, z přesně definovaných oblastí jednotlivých oddílů (dvanáctník 5 cm za vrátníkem, 5 cm od počátku lačnicku, kyčelník 1 cm od počátku ileocekální řasy), odebrány vzorky o velikosti 3 cm. Odebrané vzorky IT byly podélně otevřeny a opláchnuty 0,1 M fosfátovým pufrem. Opláchnuté vzorky byly následně upevněny na korek a vloženy do fixační nádoby s 10% pufrovaným formalínem.

3.5 Vlastní histologické zpracování vzorku

Po překrojení byly vzorky vloženy do kazet, propláchnuty ve dvou lázních 60% a 96% etanolu a následně odvodněny a prosyceny parafínem pomocí multifunkčního tkáňového procesoru KOS: 99% histoalkohol – 35 min, isopropylalkohol – 1,15 h, parafín – 1,5 h. Po prosycení byly vzorky zality do parafinových bloků a pomocí rotačního mikrotomu Leica 2235 nařezány řezy

o síle 5 μm . Získané řezy byly následně napnuty na vodní lázni a přilepeny na podložní skla. Takto získané řezy byly obarveny hematoxylinem a eozinem (HE) následujícím postupem:

- o Odparafinování a zavodnění řezů: 3x xylen – 5 min,
2x 96% etanol – 5 min,
1x 70% etanol – 5 min.

- o Opláchnutí vodou.
- o Oplach destilovanou vodou.
- o Barvení hematoxylinem dle Kod'ouska – 7 min.
- o Alkalizace vodovodní vodou – 10 min.
- o Oplach destilovanou vodou.
- o Eozin ve vodě rozpustný 0,1 % – 5 min.
- o Alkohol 80% – 40 s.
- o Alkohol 96% – dvě lázně po 40 s.
- o Aceton – dvě lázně po 1 min.
- o Aceton:xylen (1:1) – po 1 min.
- o Xylen – dvě lázně po 1 min.
- o Zapravení do kanadského balzámu.

3.6 Morfometrická analýza

Prostřednictvím optického mikroskopu Leica DM 2500 a digitální kamery Leica DFC 320 byly pořízeny snímky obarvených řezů, které byly následně analyzovány pomocí softwaru Leica IM 500 (Version 4.0). Ve všech oddílech tenkého střeva byly měřeny shodné parametry (Tabulka 1). Hodnoty velikosti klků a enterocytů představují průměry hodnot naměřených v oblasti vrcholu, středu a báze klku.

Tabulka 1: Měřené parametry

Parametr	Objektiv	Počet měření na jednom řezu
Délka klku	10	10
Šířka při vrcholu klku	10	10
Šířka v polovině délky klku	10	10
Šířka při bázi klku	10	10
Výška enterocytu při vrcholu klku	40	5
Výška enterocytu ve středu klku	40	5
Výška enterocytu při bázi klku	40	5
Hloubka krypt	10	10

3.7 Statistické zpracování dat

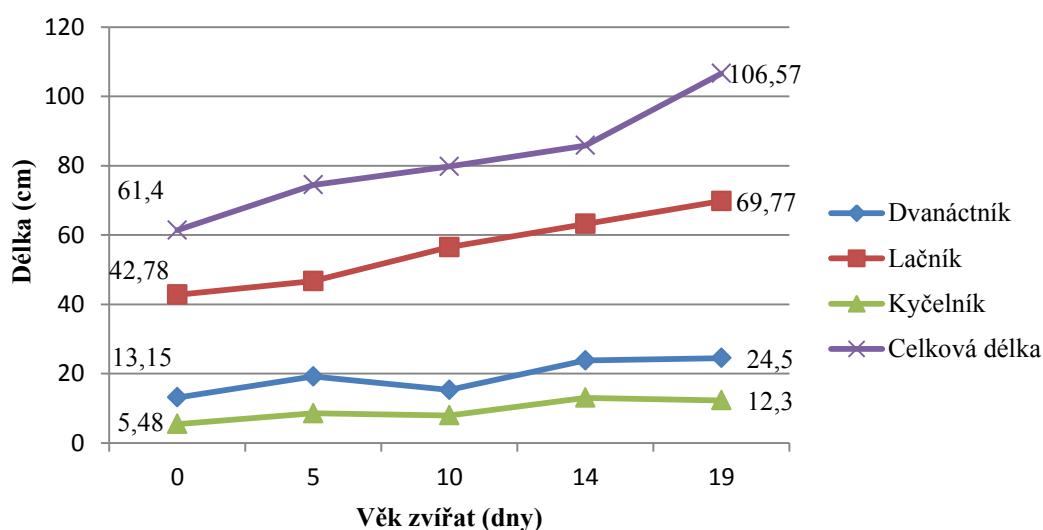
Pro statistické vyhodnocení zjištěných dat byla použita analýza rozptylu (ANOVA) Tukeyův HSD test v programu Statistika 10 (StatSoft. Inc.). Základní statistická průkaznost byla akceptována na hladině významnosti $P < 0,05$.

4. VÝSLEDKY A DISKUZE

Časné postnatální období je spojeno s adaptací na nové životní podmínky a je důležité pro další vývoj organismu (WEAVER *et al.*, 1991). U mláďat savců podmiňuje funkční rozdíly, ve srovnání s dospělými zvířaty, ve značné míře mléčná výživa. U monogastrů se nejprve zvětšuje objem IT, rozvoj tlustého střeva nastává až při příjmu rostlinné potravy (JELÍNEK *et* KOUDELA, 2003).

Výsledky bakalářské práce byly získány hodnocením rozvoje IT a sliznice jeho jednotlivých úseků u králíků v jejich časné postnatální ontogenezi (od narození do 19. dne věku). Změny délkových rozměrů IT a jeho částí jsou uvedeny v grafech 1 a 2. Morfometrické parametry střevních klků, LK a enterocytů ve stejném období v grafech 3–6.

4.1 Délka tenkého střeva v rané postnatální ontogenezi králíků

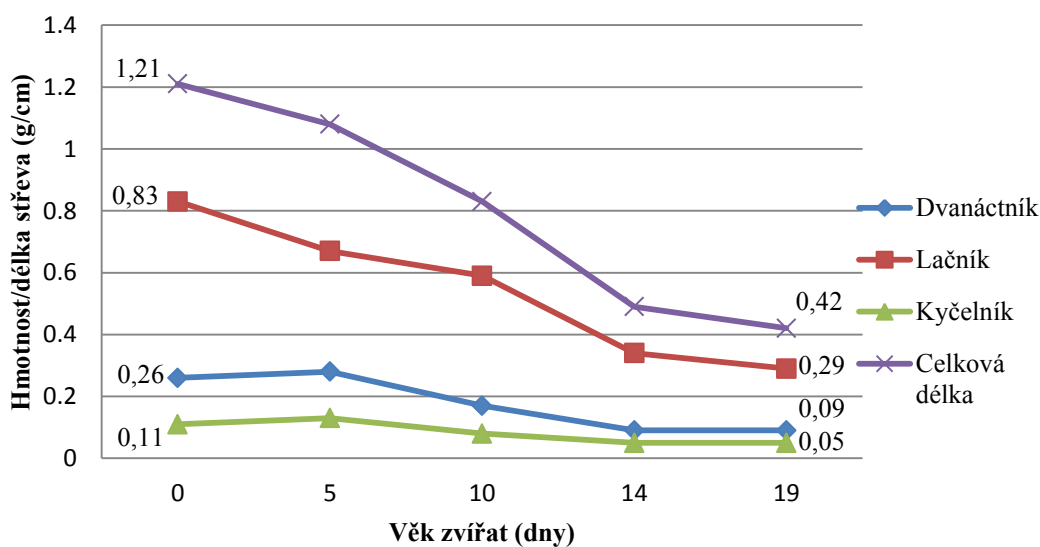


Graf 1: Délka tenkého střeva od narození do 19. dne věku králíků.

Obdobně jako u dospělých jedinců byl již po narození nejdelším oddílem IT lačník ($42,8 \pm 3,1$ cm), naopak nejkratším úsekem kyčelník, jehož průměrná délka byla $5,5 \pm 1,8$ cm (Graf 1). Průměrná délka celého IT byla u narozených králíků $61,4 \pm 2,4$ cm a podíl lačníku představoval 69,5 %. Po narození byl zaznamenán

pozvolný růst jednotlivých oddílů. Do 19. dne věku králíků se nejvíce prodloužil kyčelník (o 124,4 %), nejméně lačník (o 63,1 %), délka dvanáctníku se zvětšila o 86,3 %. Celková délka IT byla 19. den po narození 106,6±9,1 cm (nárůst o 73,6 % oproti délce při narození) a podíl lačníku na celkové délce IT se snížil na 65,5 %. Střevo vykazuje v postnatálním období značné růstové změny, které souvisí s charakterem, objemem a skladbou potravy (ADEOLA *et* KING, 2014). U narozených a rostoucích mladších zvířat je IT relativně delší než u dospělých. Tlusté střevo je naopak relativně kratší po narození a vlivem příjmu hrubé vlákniny se prodlužuje (WOLCZUK *et* KOBÁK, 2013).

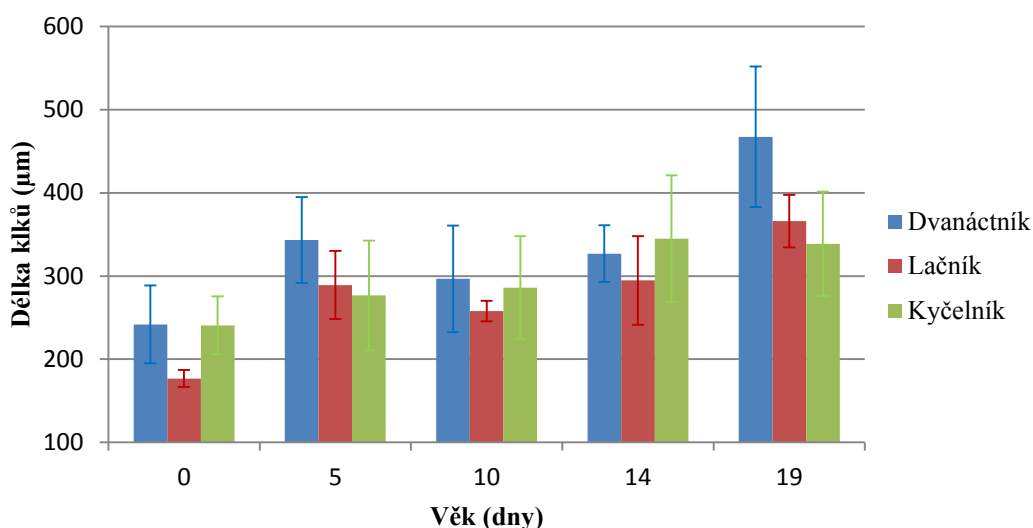
V grafu 2 je vyjádřena délka IT a jeho jednotlivých úseků v závislosti na hmotnosti králíků. S růstem králíků se délka střeva v závislosti na jednotce hmotnosti, na rozdíl od absolutní délky, snižovala. Při narození na 1 g hmotnosti připadala délka IT 1,21 cm, v 19 dnech věku 0,42 cm (snížení o 65,2 %). Obdobně délka lačníku při narození byla 0,82 cm na 1 g hmotnosti a v 19 dnech věku 0,29 cm na 1 g hmotnosti (snížení o 64,4 %), u dvanáctníku došlo ke snížení o 65,4 % a u kyčelníku o 54,5 %.



Graf 2: Délka tenkého střeva od narození do 19. dne věku v závislosti na hmotnosti králíků.

4.2 Morfometrie klků tenkého střeva v rané postnatální ontogenezi králíků

4.2.1 Délka klků



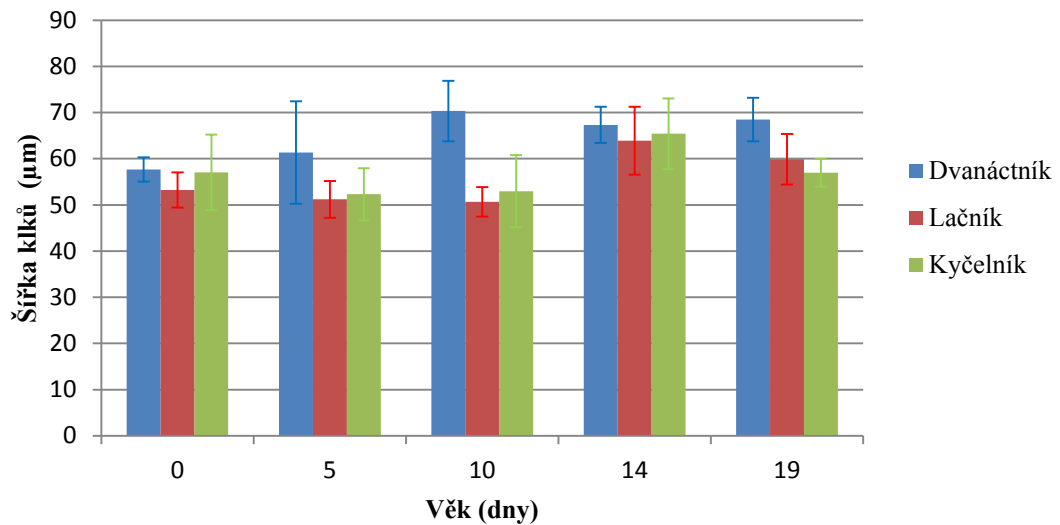
Graf 3: Délka klků v jednotlivých oddílech tenkého střeva.

Růst klků závisí na stupni vývoje jedince a dále také na zvyšování relativní hmotnosti střev (YU *et* CHIOU, 1997). YU *et* CHIOU (1997) u králíků popisují nejvýraznější změny ve velikosti klků v průběhu 8 týdnů života jedince, podobně bylo v prováděném experimentu v průběhu vývoje zaznamenáno významné prodloužení klků ($P < 0,01$).

YU *et* CHIOU (1997) dále popisují růst klků jako pozvolný. Naproti tomu GALLOIS *et al.* (2005) poukazují na pokles ve velikosti klků v období mezi 14.–28. dnem vývoje. Přechodný pokles byl zaznamenán ve dvanáctníku a lačníku 10. den věku, v kyčelníku nastal výrazný pokles až 19. den věku (Graf 3).

Průměrná délka klků se pohybovala v rozmezí od $176,67 \pm 10,2$ µm do $467,46 \pm 84,6$ µm. Z grafu 3 je patrné, že velikost klků byla v jednotlivých oddílech IT variabilní a téměř v celém průběhu sledovaného období byly pozorovány nejdelší klky ve dvanáctníku, avšak statisticky průkazné byly až na konci sledovaného období ($P < 0,01$). Také GALLOIS *et al.* (2005) pozorovali nejdelší klky ve dvanáctníku, naproti tomu Yu *et* CHIOU (1997) popisují nejdelší klky v kyčelníku a naopak nejnižší ve dvanáctníku.

4.2.2 Šířka klků

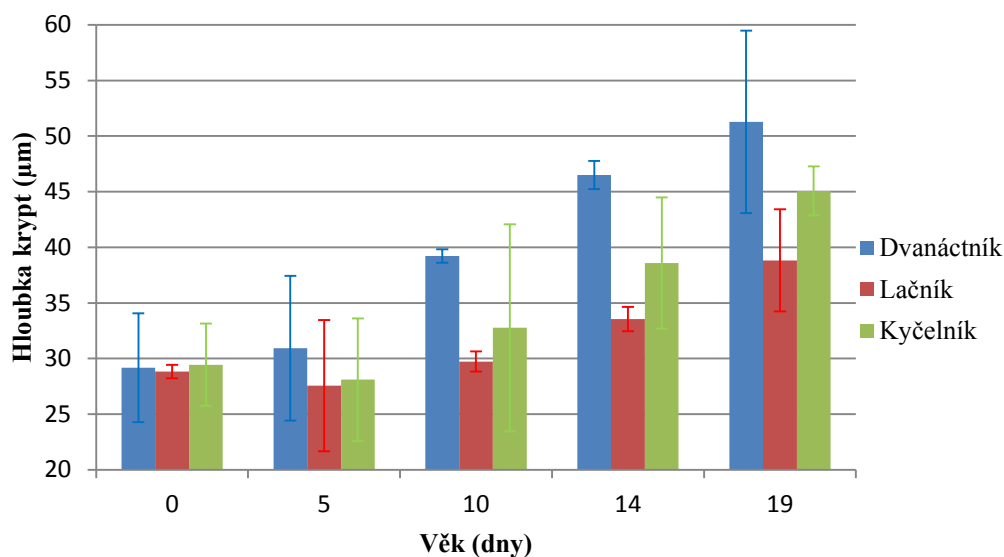


Graf 4: Šířka klků v oddílech tenkého střeva u jednotlivých věkových skupin králíků.

HAGE (1988) uvádí, že klky jsou u novorozenech králíků tenké a dlouhé. Se stářím zvířete dochází k jejich postupnému rozšiřování. Uvedenému tvrzení odpovídá rozšiřování pouze v úseku dvanáctníku, ostatní úseky tuto dynamiku jednoznačně nevykazují (Graf 4). Ve dvanáctníku došlo k nejvýznamnější změně šířky 10. den věku (z 57,65 μm na 70,33 μm ; $P < 0,01$) a v lačníku (z 53,22 μm na 63,91 μm ; $P < 0,01$) a kyčelníků (z 57,03 μm na 65,41 μm ; $P < 0,05$) až 14. den. Ve všech oddílech poté následovalo zúžení střevních klků.

ELNASHARTY *et al.* (2013) uvádějí, že se stářím zvířete dochází ke změně tvaru dvanáctníkových klků, z protáhlého tvaru na jazykovitý. Lze tedy předpokládat, že dochází i ke změně šířky klků, která byla po celou dobu našeho sledování nejvyšší právě ve dvanáctníku.

4.2.3 Hloubka Lieberkühnových krypt



Graf 5: Hloubka Lieberkühnových krypt v jednotlivých oddílech tenkého střeva u jednotlivých věkových skupin králíků.

LK jsou jednoduché tubulózní žlázy, které se nacházejí při bázi dvou sousedních klků (KIERSZENBAUM, 2007). V průběhu postnatálního vývoje jedince dochází nejprve ke zvýšení počtu LK, rozdělením mateřské LK na dvě dceřiné, a poté k jejich hyperplazii (CUMMINS *et al.*, 2006). Autoři VIGUERA *et al.* (1999) a CUMMINS *et al.* (2006) uvádějí, že k rozdělování LK dochází v období mléčné výživy a k hyperplazii až po odstavení. Z výše uvedeného je zřejmé, že hloubka LK je závislá na věku jedince a na charakteru přijímané potravy.

YU *et al.* (1997) uvádějí, že u králíků dochází v průběhu 8 týdnů života k prohlubování LK. Tuto skutečnost potvrzují výsledky zobrazené v grafu 5.

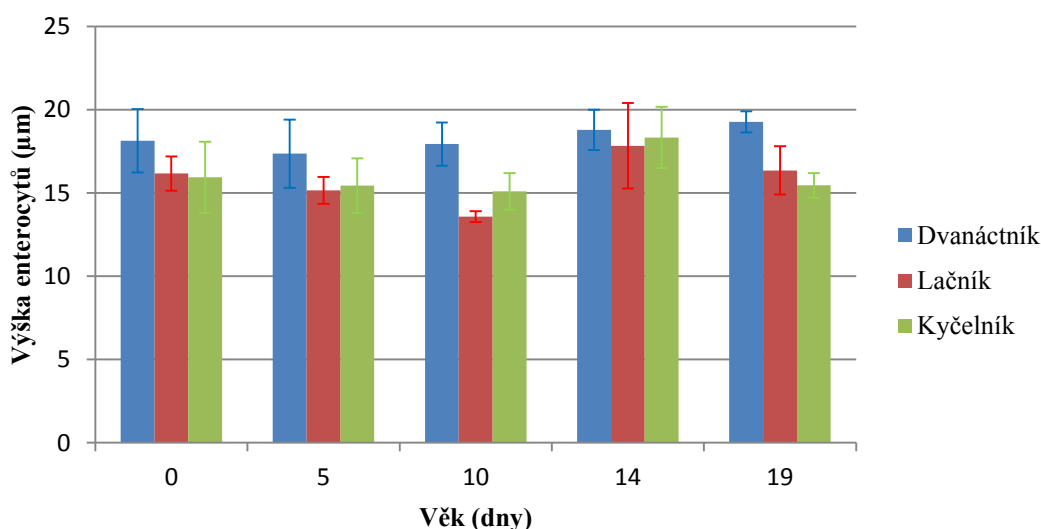
Z grafu 5 je také patrné, že dynamika vývoje LK není v celém IT shodná. K nejrychlejšímu vývoji LK dochází ve dvanáctníku, kdy bylo statisticky významné prohloubení LK ($P < 0,01$) pozorováno již 10. den věku králíků. Ve zbývajících oddílech IT došlo nejprve v průběhu 5denního vývoje králíků ke statisticky nevýznamnému snížení hloubky LK, po kterém následovalo postupné prohlubování LK. Statisticky významné prohloubení LK bylo pozorováno v lačniku 10. den ($P < 0,05$) a v kyčelníku až den 14. ($P < 0,01$).

YASON *et al.* (1987) uvádějí, že prohlubování LK je ukazatelem zvýšené potřeby náhrady epitelových buněk klků. Z výsledků vyplývá, že v průběhu vývoje je

dvanáctník oproti distálním úsekům IT více fyziologicky zatížen, či vystaven jiným faktorům, které vedou k nutné obnově epitelových buněk.

GALLOIS *et al.* (2005) v průběhu postnatálního vývoje králíků pozorovali nejvýraznější prohloubení LK ve dvanáctníku a naproti tomu nejmenší v kyčelníku. V našem experimentu došlo v průběhu 19denního vývoje králíků ve všech oddílech IT ke statisticky významnému prohloubení ($P < 0,01$) LK. Podobně jako GALLOIS *et al.* (2005) bylo zjištěno nejvyšší prohloubení LK ve dvanáctníku (z 29,18 μm na 51,27 μm), avšak nejnižší v lačníku (z 28,83 μm na 38,83 μm).

4.2.4 Výška enterocytů.



Graf 6: Výška enterocytů v jednotlivých oddílech tenkého střeva u jednotlivých věkových skupin králíků.

Po celou dobu sledování se nejvyšší enterocyty vyskytovaly ve dvanáctníku (průměrná hodnota byla $18,29 \pm 1,2$). Při porovnání s ostatními úseky IT nebyly pozorovány statisticky významné rozdíly ve velikosti enterocytů až na 14. den věku. Na základě získaných výsledků (Graf 6) nelze jednoznačně prokázat závislost výšky enterocytů na vývoji jedince. Toto tvrzení odpovídá údajům KEELAN *et al.* (1985), kteří v experimentech nezaznamenali vliv věku, respektive stárnutí, na velikost enterocytů.

5. ZÁVĚR

Během časného postnatálního vývoje dochází k intenzivnímu růstu zvířat a k výrazným změnám v délce i ve struktuře sliznice IT. Roste potřeba využití maximálního množství živin v procesu trávení a vstřebávání. K usnadnění resorpce slouží střevní klky, které několikanásobně zvětšují povrch střeva. Klky se v průběhu růstu organismu postupně rozšiřují a prodlužují, k jejich rozvoji dochází již během několika dní po narození. Z experimentu vyplývá:

Průměrná délka IT novorozených králíků byla $61,4 \pm 2,4$ cm, nejdelším úsekem byl lačník ($42,8 \pm 3,1$ cm), jehož podíl na délce IT činil 69,5 %. Průměrná délka dvanáctníku byla $13,2 \pm 2,5$ cm a kyčelníku $5,5 \pm 1,8$ cm.

Průměrná délka IT 19. den věku králíků byla $106,5 \pm 9,1$ cm, podíl lačníku na délce tenkého střeva se snížil na 65,5 %

Nejvyšší intenzitu růstu do 19. dne věku vykazoval kyčelník, který se prodloužil o 124,4 %, nejmenší lačník (o 63,1 %), délka dvanáctníku se zvětšila o 86,3 %.

Průměrná délka klků se pohybovala v rozmezí od $176,67 \pm 10,2$ μm do $467,46 \pm 84,6$ μm . Nejdelší klky byly zaznamenány po celou dobu sledování ve dvanáctníku, nejnižší v lačníku.

Šířka klků vykazovala obdobné tendence jako jeho délka, nejširší klky byly po celou dobu vývoje ve dvanáctníku, nejužší v lačníku.

Hloubka LK se ve všech úsecích tenkého střeva až do 19. dne postupně zvětšovala. Nejhlubší LK vykazoval dvanáctník, nejmenší lačník.

Okolo 10. dne vývoje došlo k přechodné krátkodobé stagnaci růstu klků a vývoje enterocytů, pravděpodobně v souvislosti s adaptací a postupným navykáním na rostlinné krmivo.

Výsledky práce mohou být předstupněm dalšího studia zaměřeného zejména na hodnocení vlivu výživy na morfologickou a funkční adaptaci tenkého, ale i tlustého střeva králíků podmiňující růst například brojlerových králíků.

6. SEZNAM ZKRATEK

LK	Lieberkühnovy krypty
IT	Tenké střevo
HE	Hematoxylin – eozin

7. SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Průběh dvanáctníku v dutině břišní. Laterální pohled po odstranění pravé stěny dutiny břišní. Upraveno dle BARONE <i>et al.</i> (1973).....	12
Obrázek 2: Uložení lačnicku v dutině břišní. Laterální pohled po odstranění levé stěny dutiny břišní. Upraveno dle BARONE <i>et al.</i> (1973)	13
Obrázek 3: Uložení lačnicku v dutině břišní po odstranění ventrální stěny dutiny břišní. Upraveno dle BARONE <i>et al.</i> (1973).....	13
Obrázek 4: Příčný řez dvanáctníkem (HE).	14

8. SEZNAM TABULEK

Tabulka 1 – Měřené parametry	24
------------------------------------	----

9. SEZNAM GRAFŮ

Graf 1: Délka tenkého střeva od narození do 19. dne věku králíků	25
Graf 2: Délka tenkého střeva od narození do 19. dne věku v závislosti na hmotnosti králíků	26
Graf 3: Délka klků v jednotlivých oddílech tenkého střeva.....	27
Graf 4: Šířka klků v oddílech tenkého střeva u jednotlivých věkových skupin králíků.	28
Graf 5: Hloubka Lieberkühnových krypt v jednotlivých oddílech tenkého střeva u jednotlivých věkových skupin králíků.	29
Graf 6: Výška enterocytů v jednotlivých oddílech tenkého střeva u jednotlivých věkových skupin králíků.	30

10. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

1. ADEOLA, O., KING, D. E. (2014): Developmental changes in morphometry of the small intestine and jejunal sucrase activity during the first nine weeks of postnatal growth in pigs. Department of Animal Sciences, Purdue University, West Lafayette, ISBN 479072054. 112–117.
2. CUMMINS, A. G., JONES, B. J., FIONA M. THOMPSON, M. F. (2006): Postnatal Epithelial Growth of the Small Intestine in the Rat Occurs by Both Crypt Fission and Crypt Hyperplasia. *Digestive Diseases and Sciences*, 51(4): 718–723.
3. BARONE, R., PAVAU, C., BLIN, P. C., CUQ, P. (1973): Atlas d'Anatomie du Lapin. Paris: Masson. 224 p.
4. BEAUDOIN, S., BARBET, P., BARGY, F. (2003): Developmental Stages in the Rabbit Embryo: Guidelines to Choose an Appropriate Experimental Model. *Fetal Diagn Ther*, 18. Université Paris V, Paris, France. 422–427.
5. DONNELLY, T. M. (2004) Basic anatomy, physiology and husbandry. In: QUESENBERRY, K. E., CARPENTER, J. W. (2004): *Ferrets, Rabbits and Rodents: Clinical Medicine and Surgery* 2nd edition. WB Saunders, Elsevier Science, Philadelphia. ISBN 9780721693774. 136–146.
6. ELNASHARTY, M. A., ABOU-GHANEMA, I. I., SAYED-AHMED, A., ELNOUR A. A. (2013): Mucosal–Submucosal Changes in Rabbit Duodenum during Development. *World Academy of Science, Engineering and Technology*. 408–413.
7. ERGUN, E., ERGUN, L., OZEN, A., KURUM, A., BAYRAKTAROGLU, A. G. (2010): Histomorphology of the Brunner's Glands in the Angora Rabbit. *Journal of Animal and Veterinary Advances*. 9(5): 887 – 891.
8. EURELL, J. A., FRAPPIER, B. L. (2006): *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6.th edition, Iowa, Blackwell Publishing. 420 p. ISBN 0781741483. 414–415.
9. GALLOIS, M., GIDENNE, T., FORTUN-LAMONTHE, L., LE HUERON – LURON, I., LALLÈS, J. (2005): An early stimulation of solid feed intake slightly influences the morphological gut maturation in the rabbit. *Reproduction Nutrition Development* 45(1): 109–122.

10. GEBERT, A., ROTHKOTTER, H., PABST, R. (1996): M cells in Peyer's patches of the intestine. *International Review of Cytology*. 167: 91–159.
11. HAGE, M. (1988): The morphogenesis of the small intestinal mucosa of the rabbit. A stereomicroscopical study. *Proceedings of the Fourth World Rabbit Congress*, Budapest, 3: 347–355.
12. HORKÝ, D., MIKYSKA, E. (1984): *Veterinární embryologie*. 1. vydání Praha: Vysoká škola veterinární v Brně. 191 s. ISBN 8085114844.
13. HORKÝ, D., MIKYSKA, E., ŠTAHRA, O. (1982): *Veterinární histologie – Mikroskopická anatomie*. 1. vydání Praha: Vysoká škola veterinární v Brně. 115 s.
14. HYTTEL, P. (2010): Development of the gastro – pulmonary system In: HYTTEL, P., SINOWATZ, F., VEJLSTED, M. (2010): *Essentials of Domestic Animals Embryology*. Saunders Elsevier. Denmark. ISBN 9780702028991. 217–251.
15. HOSTE, H., REILLY, M. (1988): Scanning electron microscopy of the jejunal and ileal mucosa of rabbits infected with *Trichostrongylus colubriformis*. *Annales de Recherches Veterinaires, Paris*. 19(2):123–8.
16. IWATSUKI, H., SUDA, M. (2007): Keratin 20 Expressed in the Endocrine and Exocrine Cells of the Rabbit Duodenum. *Acta Histochemica et Cytochemica*. 2007; 40(4):123–130.
17. JELÍNEK, F., JELÍNEK, K. (2006): *Morfologie hospodářských zvířat*. 2. vydání České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta. 294 s. ISBN 8070408456.
18. JELÍNEK P., KOUDELA, K. (2003): *Fyziologie hospodářských zvířat*. 1. vydání, Brno. 414 s. ISBN 8071576441.
19. JELÍNEK, R., DOSTÁL, M., LIKOVSKÝ, Z., HALAŠKOVÁ, M., MAŇÁKOVÁ, E., PETERKA, M., PETERKOVÁ, R., TITLBACH, M. VELICKÝ, J., ZEMANOVÁ, Z. (2007): *Histologie embryologie*. [elektronická skripta] [cit. 13.10.2015]. Dostupné z: <http://old.lf3.cuni.cz/histologie/materialy/doc/skripta.pdf>.
20. JENKINS, J. R. (2000): Rabbit and ferret liver and gastrointestinal testing. In: FUDGE, A. M. (2000): *Laboratory medicine avian and exotic pets*. Philadelphia: W. B. Saunders; 486 p. ISBN 9780721676791. 291–304.

21. JUNQUEIRA, L., C., U., CARNEIRO, J.: (2005): Basic histology. 11th edition, New York: McGraw – Hill Medical. 479 s. ISBN 354021965.
22. KIERSZENBAUM, A. L. (2007): Histology and cell biology: an introduction to pathology. 2nd edition. Edinburgh: Elsevier Mosby, 671 p.
23. KEELAN, M., WALKER, K., THOMSON, A. B. (1985): Intestinal morphology, marker enzymes and lipid content of brush border membranes from rabbit jejunum and ileum: effect of aging. *Mechanism of Ageing and Development*. 31(1): 49–68.
24. KNOTEK, Z., MÍŠEK, I., ČERVENÝ, Č., RAJTOVÁ, V. (1999): Chov a využití pokusných zvířat, II. díl. 1. vydání Brno: Veterinární a farmaceutická univerzita Brno. 140 s. ISBN 8085114690.
25. KÖNIG H. E., LIEBICH, H. G. (2004): *Veterinary Anatomy of Domestic Mammals*. Stuttgart: Schattauer; 681 p. ISBN 3794521013.
26. MARVAN, F., HAMPL, A., HLOŽÁNKOVÁ, E., KRASAN, J., MASSANYI, L., VERNEROVÁ, E. (1998): *Morfologie hospodářských zvířat*. 2. vydání Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze a Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 328 s. ISBN 8020902732.
27. MCGEADY, T. A., QUINN, P. J., FITZPATRICK, E. S., RYAN, M. T., CAHALAN, S. (2006): *Veterinary Embryology*. Wiley – Blackwell. 392 p. ISBN: 9781405111478.
28. NEUTRA, M. R., FREY, A., KRAEHENBUHL, J. P. (1996): Epithelial M cells: gateways for mucosal infection and immunization. *Cell Press* 86: 345–348.
29. NOVOTNÝ, E., BÖHM, R., GEISSEL, V., HOLMAN, J. (1966): *Veterinární histologie*. 1. vydání Praha: Státní zemědělská nakladatelství v Praze. 637 s. 182–191.
30. REECE, W: (2011): *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat*. 2. vydání Praha: Grada Publishing, 480 s. ISBN 9788024732824.
31. ROSS, M. H., PAWLINA, W. (2011): *Histology: A text and atlas*. 6.th edition, Lippincott Williams and Wilkins, Philadelphia, 974 p. ISBN 0781772001.
32. SAMUELSON, D. A. (2006): *Textbook of Veterinary Histology*. 1.th edition, Saunders, St. Louis. 546 p. ISBN 0721681743.

33. TICHÝ, F., HORKÝ, D., BUCHTOVÁ, M., GOROŠOVÁ, A., KOCIÁNOVÁ, I., PÁRAL, V., ZIBRÍN, M. (2004): Histologie – Mikroskopická anatomie. 1. vydání Brno: Veterinární a farmaceutická univerzita Brno. 275 s. ISBN 8073054957.
34. YU, B., CHIOU, P. W. S. (1997) The morphological changes of intestinal mucosa in growing rabbits. *Laboratory Animals*, 31: 254–263.
35. VARGA, M. (2014): Textbook of rabbit medicine: revised and edited. 2nd edition. New York: Elsevier, 494 p. ISBN 9780702049798.
36. WEAVER, L. T., AUSTIN, S., COLE, T. J. (1991): Small intestinal length: a factor essential for gut adaptation. *Gut*. 32: 1321–1323.
37. VIGUERA, R. M., ROJAS – CASTANEDA, J., HERNÁNDEZ, R., REYES, G., ALVAREZ, C. (1999): Histological characteristics of the intestinal mucosa of the rat during the first year of life. *Laboratory Animals*. 33(4): 393–400.
38. WOLCZUK, K., KOBAK, J. (2014): Post – natal Growth of the Gastrointestinal Tract of the Siberian Hamster: Morphometric Analysis. *Anatomia Histologia Embryologia*. 43(6): 453–467.
39. YASON, C. V., SUMMERS, B. A., SCHAT., K. A. (1987): Pathogenesis of rotavirus infection in various age groups of chickens and turkeys: Pathology . *American Journal of Veterinary Research*. 6: 927–938.
40. ZANUZZI, C. N., FONTANA, P. A., BARBEITO, C. G., PORTIANSKY, E. L., GIMENO, E. J. (2008): Paneth cells: histochemical and morphometric study in control and *Solanum glaucophyllum* intoxicated rabbits. *European Journal of Histochemistry*. 52(2): 93–100.