



Klokánek králikovitý (*Bettongia penicillata*)
Woylie (*Bettongia penicillata*)

Foto/Photo by Roman Vodička

Morfofyziologické adaptace související s výživou – klokani (Macropodoidea)

Morphophysiological adaptations associated with nutrition – macropods (Macropodoidea)

IVETA MYŠKOVÁ, ROMAN VODIČKA
Zoologická zahrada Praha

Potravní chování zvířat je výsledkem evoluční adaptace a zkušeností souvisejících s podmínkami v přirozeném prostředí a dostupností zdrojů potravy. Zvířata jsou přizpůsobena k získávání potravy, která optimálně pokryje jejich fyziologické požadavky. Ideální profil potřebných živin tak představuje přirozená potrava. Složitý vývoj adaptací trávicího traktu trval miliony let a nelze si představit, že v lidské péči si organismus jedince na odlišné náhradní krmení jednoduše zvykne. Správně nastavená a kvalitní krmná dávka je základní podmínkou nejen pro přežití a zdraví organismu, ale ovlivňuje i některé prvky chování a komfort zvířete. Co nejpřirozenější skladba krmení zvířat v lidské péči tak představuje i ten nejlepší a nejlevnější způsob welfare.

Trávení

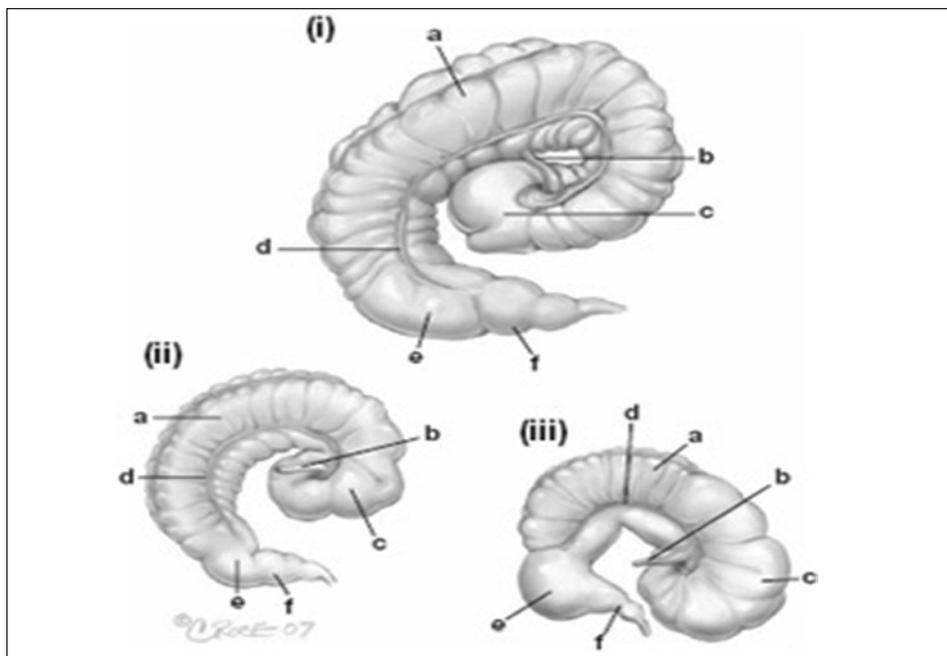
Obecně má trávicí soustava u různých živočišných druhů stejné části, ale jejich velikost a funkce se u jednotlivých druhů liší podle charakteru jejich přirozené potravy. Metabolismus klokánovitých spásáčů, intermediátů a okusovačů je přizpůsoben tomu, aby dokázal získat co nejvíce živin z trávy, bylin nebo listů a kůry stromů. Všežraví klokánkovití, převážně frugivoři, dále z velké části upřednostňují houby, hlízy, semena, plody a hmyz.

Klokánovití tráví pomocí mikrobiomu ve složitém žaludku, jehož obsah může činit 9–15 % celkové tělesné hmotnosti (Dawson, 1995). Výhody mikrobiální fermentace jsou stejné jako u přežvýkavých kopytníků. Symbiotické mikroorganismy tráví celulózu z rostlinných buněčných stěn anaerobně, a tak produkují těkavé mastné kyseliny, které poskytují hlavní zdroj energie hostiteli. Anatomie žaludku klokánovitých se však od předžaludku přežvýkavců liší (Freudenberger *et al.*, 1989; Hume, 1999; Tyndale-Biscoe, 2005).

Adaptace žaludku

Relativně velký jednokomorový žaludek je členěn na čtyři části – vakovitou, tubovitou, zadní část a vrátník.

Vzhledem k rozdílné skladbě potravy jsou jednotlivé části žaludku různých skupin druhů odlišně vyvinuté. Tyto části mají i různou funkci, dle typu sliznice a hodnoty pH. U klokánovitých a výhradně nebo převážně listožravých klokánů je vakovitá část žaludku větší než tubovitá, což odráží jejich stravitelnější potravu, nižší požadavek na mikrobiální fermentaci a rozklad vlákniny oproti spásáčům (Hume, 1999). U okusovačů specialistů je však navíc přítomna haustrace vakovité části žaludku – více záhybů žaludeční stěny, jež vytváří další menší vřetky, kde se důkladněji zadržuje a promíchává potrava pro delší a efektivnější natrávení listů. U spásáčů je výrazně větší tubovitá oblast, jež je hlavním místem bakteriální fermentace pro štěpení vysokého obsahu vlákniny v píce.



Anatomie žaludku klokanů

a) tubovitá část; b) jícen; c) vakovitá část; d) taenia; e) zadní část; f) vrátník

i) spásáči – větší tubovitá část (a) žaludku, hlavní místo bakteriální fermentace

ii) intermediáti

iii) klokánkovití, okusovači a intermediáti *Thylagale* spp. s převahou listů a bylin v potravě – větší vakovitá část

Anatomy of macropods stomach

a) tubiform forestomach; b) oesophagus; c) sacciform forestomach; d) taenia; e) hindstomach; f) pylorus

i) grazers - a larger tubiform part (a) of the stomach, the main site of bacterial fermentation

ii) intermediates

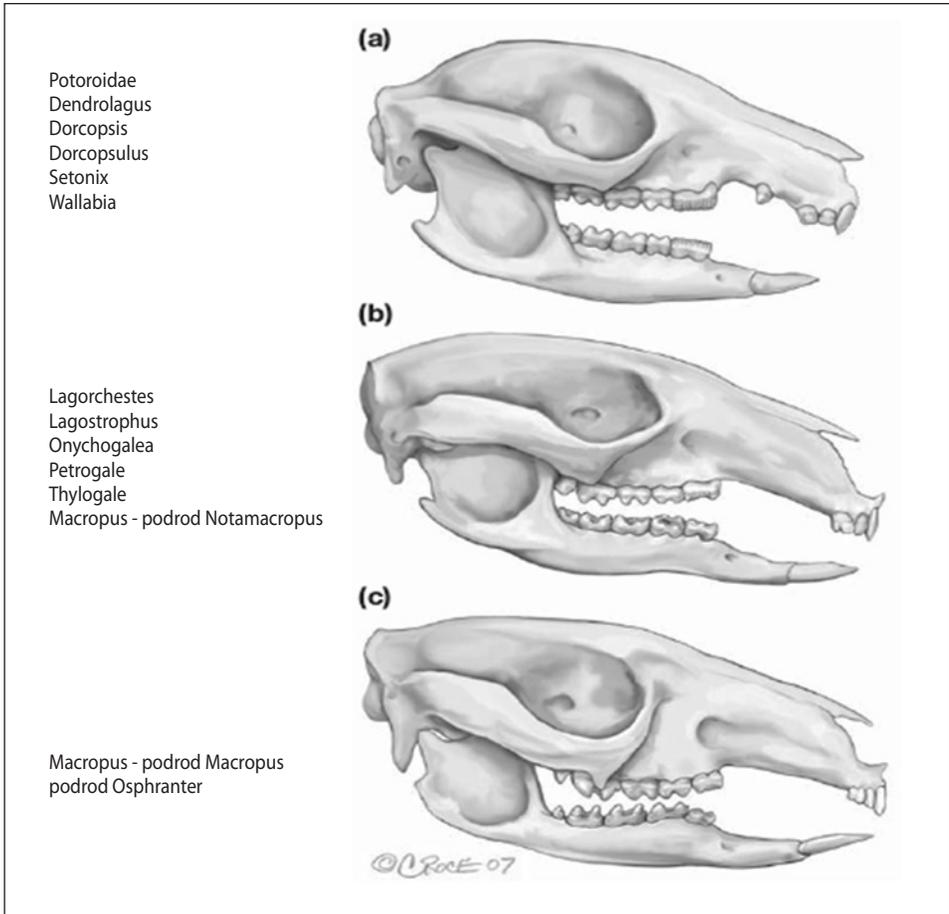
iii) potoroids, browsers and intermediates of *Thylagale* spp. with a predominance of leaves and herbs in the diet - a larger sacciform part

Zdroj/Source: <https://veteriankey.com/macropods/>, podle Hume, 1999; Tyndale-Biscoe, 2005

Dentální adaptace

Zubní vzorec klokanů je I 3/1, C 0-1/0, P 1-2/1-2, M 4/4. Dolní řezáky jsou zvětšené a směřují dopředu. U čeledi klokánkovitých jsou oproti klokanovitým řezáky horní čelisti značně rozšířené a přítomné malé špičáky pomáhají s úchopem velkých plodů nebo louskáním tvrdých semen. Specializaci také výrazně odpovídá velikost diastemy a třenových zubů. Stoličky jsou bunolofodontní – hrboly zubu mezi sebou spojují podélné i příčné hřebeny, tzv. lofy nebo bilofodontní – hrboly zubu utváří dva výrazné příčné hřebeny s širokou brázdou. U některých druhů dochází k jejich postupné anteriorní migraci jako je tomu u slonů a kapustňáků. Tento růst a posun stoliček odzadu dopředu v čelisti je ovlivněn opotřebením těch předních. Různou mírou odolnosti zubů vůči abrazivním komponentům v píci určuje typ a vrstva skloviny.

U volně žijících klokánkovitých a okusovačů je vrstva skloviny na korunkách zubů silná, potravou, resp. o listy se neobrušují a nevypadávají. U spásáčů je sklovina na třenovém zubu a stoličkách křehčí struktury a v tenké vrstvě, zuby se přirozeně opotřebovávají o trávu, jež obsahuje křemičitany, vypadávají a nahrazují je další v řadě. Špatně zvolený typ nabízeného krmiva může způsobit poškození chrupu (nepřirozené obroušení zubů u okusovačů) nebo narušit normální proces růstu a výměny stoliček u spásáčů.



a) Klokánkovití a okusovači – čelisti rovné; třenové zuby silné, dlouhé, čepelovitého tvaru a nevypadávají; stoličky mají nízké korunky, neobrušují se, zůstávají po celý život. Potravu žvýkají, mačkají a drtí. Okluzní morfologie dále rozlišuje všežravé klokánkovité s bunolofodontními nízkými stoličkami s tupými hrboly, jež utváří příčné a podélné hřebeny od okusovačů s bilofodontními stoličkami s výraznými příčnými hřebeny s ostrými hrboly.

Výjimka: klokan bažinný má chrup jako okusovač, velmi široké třenové zuby zůstávají po celý život a stoličky se nemění, i když podle přirozené potravy se jedná spíše o intermediáta.

b) Intermediáti – čelisti mírně zakřivené; zuby se pomalu opotřebovávají, k vypadnutí menších třenových zubů může (ale většinou až v pozdějším věku) i nemusí dojít.

c) Spásači – čelisti zakřivené do oblouku; třenové zuby krátké, malé a vypadávají; stoličky mají vysoké korunky s podélnými lištami, širokými brázdami a tupými hrboly, obrušují se v páru, po opotřebení vypadávají a posouvá se odzadu dopředu další pár. Potravu – trávu stříhají.

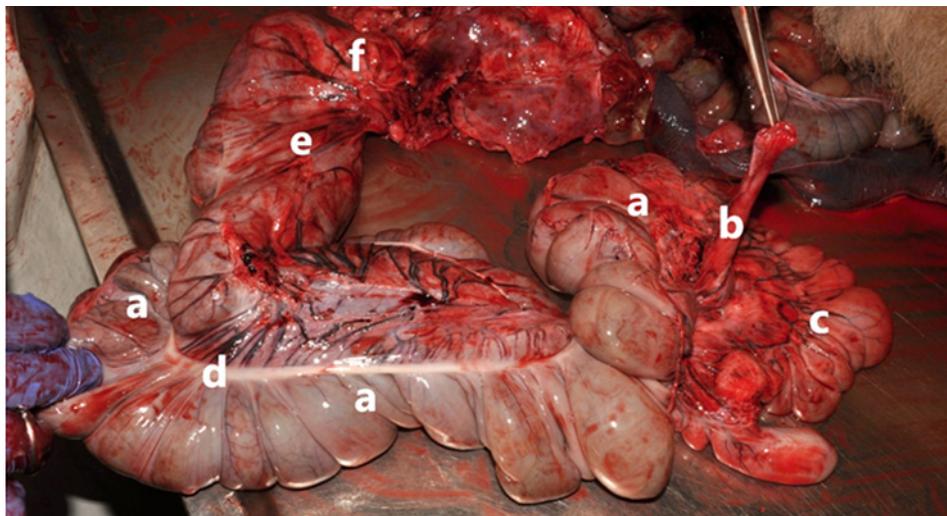
a) Potoroids and browsers - straight jaws; strong, long, blade-shaped premolars that are not shed; the molars have low crowns, they do not abrade, they remain for life. They chew, squeeze and crush the food. Occlusal morphology further distinguishes omnivorous potoroids, with bunolophodont low molars with blunt cusps, which form transverse and longitudinal ridges, and browsers, with bilofodont molars with pronounced transverse ridges with sharp cusps.

Exception: the swamp wallaby has teeth like a browser, very broad premolars remain throughout life and the molars do not change, although, based on its natural food, it is more of an intermediate.

b) Intermediates - jaws slightly curved; the teeth slowly wear down, smaller premolars maybe shed (but usually at a later age) although this may not happen.

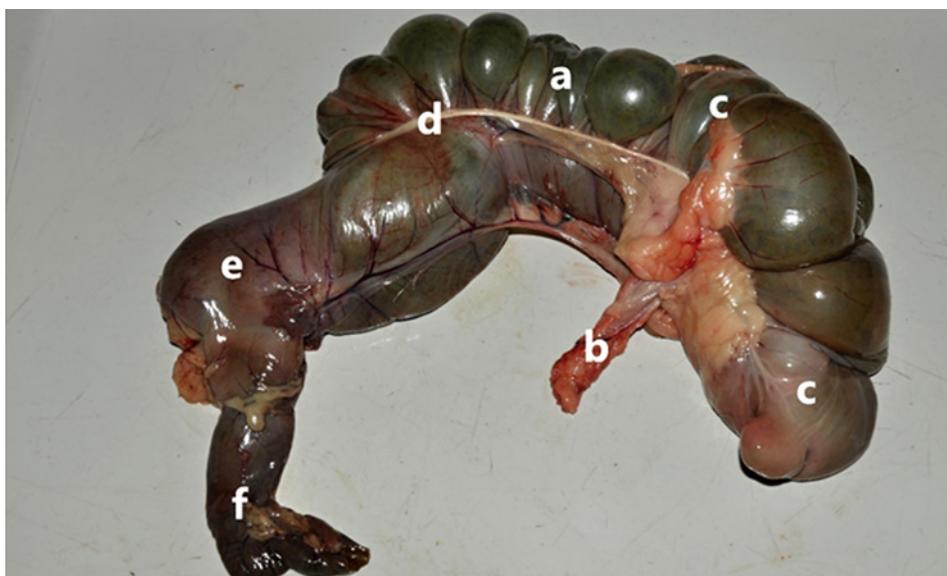
c) Grazers - jaws curved in an arc; premolars short, small and shed; the molars have high crowns with longitudinal ridges, wide furrows and blunt lophes, they grind in pairs, fall out after wear and another pair progresses from the rear to the front. Food - they shear the grass.

Obr. zdroj: <https://veteriankey.com/macropods/>, zařazení a popis podle Janis *et al.*, 2016
Fig. Source: <https://veteriankey.com/macropods/>, ordering and description according to Janis *et al.*, 2016



Obrázek 1: Žaludek klokana obrovského (*Macropus giganteus*)
 Figure 1: Stomach of the eastern grey kangaroo (*Macropus giganteus*)

Foto/Photo by Roman Vodička



Obrázek 2: Žaludek klokana Hagenova (*Dorcopsis hageni*)

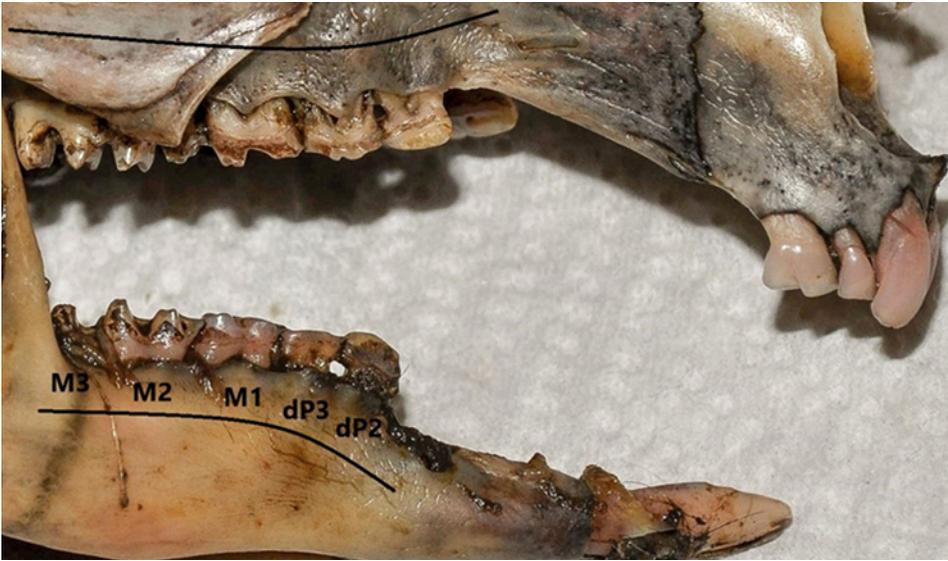
Porovnání částí žaludku spásáče klokana obrovského (obrázek 1) a okusovače klokana Hagenova (obrázek 2). Tráva obsahuje oproti okusu vyšší obsah celulózy a hemicelulózy. Tubovitá část žaludku (a), jež je hlavním místem, kde dochází ke štěpení těchto složek potravy mikrobiomem, je u spásáčů v porovnání s okusovači výrazně objemnější a delší. Na obrázku je dále vyznačen jícen (b), vakovitá část (c), taenia (d), zadní část žaludku (e) a vrátník (f).

Figure 2: Stomach of white-striped dorcopsis (*Dorcopsis hageni*)

Comparing the parts of the stomach of a grazer, eastern grey kangaroo (Figure 1), and a browser, white-striped dorcopsis (Figure 2).

Grass has a higher cellulose and hemicellulose content compared to browse. The tubiform part of the stomach (a), which is the main place where the feed components are broken down by the microbiome, is much larger and longer in grazers compared to browsers. The figure also shows the oesophagus (b), the sacciform part (c), the taenia (d), the hind-stomach (e) and the pylorus (f).

Foto/Photo by Roman Vodička



Obrázek 3: Chrup klokana parmy (*Macropus parma*)
 Figure 3: Teeth of Parma wallaby (*Macropus parma*)

Foto/Photo by Roman Vodička



Obrázek 4: Chrup klokana Hagenova (*Dorcopsis hageni*)

Porovnání zubů intermediáta klokana parmy (obrázek 3) a okusovače klokana Hagenova (obrázek 4).

U klokana parmy dochází díky abrazivní potravě (výrazná převaha trav) v mírně zakřivených čelistech (naznačeno křivkou) k obrušování a vypadávání zubů, jež jsou vůči sobě v okluzi. Dočasně premoláry dP2 a dP3 jsou v pozdějším věku nahrazeny třenovým zubem P3 jež roste zespoda. U P3 zároveň s následující stoličkou však také později dochází k opotřebení. Opotřebované stoličky vypadávají a jsou nahrazovány tou další v řadě, jež se posouvá dopředu. U klokana Hagenova vidíme rovné čelisti se všemi zuby v okluzi. Velké třenové zuby blokují migraci stoliček. Všechny trvalé zuby zůstávají po celý život, a tak je jejich nadměrné obrušování vlivem abrazivního krmiva nežádoucí.

Figure 4: Teeth of white-striped dorcopsis (*Dorcopsis hageni*)

Comparison of teeth from an intermediate, Parma wallaby (Figure 3), and a browser, white-striped dorcopsis (Figure 4). Due to the abrasive food (high predominance of grasses) the Parma wallaby has slightly curved jaws (indicated by the curve) for occluded teeth that grind and drop out. The deciduous premolars, dP2 and dP3, are replaced at a later age by the premolar P3 which grows from below. However, over time, the P3, along with the molar behind it, also wear out. The worn molars fall out and are replaced by the next in line, which moves forward. In the white-striped dorcopsis, the jaws is straight with all the teeth in occlusion. The large retained premolars prevent molar migration. All the permanent teeth remain for life, so excessive abrasion due to abrasive food is highly undesirable.

Foto/Photo by Roman Vodička

Progresivní periodontální onemocnění

Progresivní periodontální onemocnění (lumpy jaw) je jednou z nejčastějších příčin morbidity a mortality klokanů různých druhů chovaných v lidské péči po celém světě. Je to komplexní syndrom, který se vyznačuje proliferativní osteomyelitidou čelisti spojenou s bakteriální infekcí, která způsobuje otok měkkých tkání dásně (Vogelnest, 2015). McLelland (2019) nemoc definuje jako multifaktoriální progresivní zánětlivé a nekrotizující polymikrobiální onemocnění spojené převážně s anaerobní oportunní bakteriální infekcí měkké tkáně a kosti – podpůrných struktur zubů, které v raných stádiích zřejmě vychází z gingivitidy a periodontitidy a přechází až do primárně mandibulární nebo i maxilární osteomyelitidy.

Nejčastější příčinou gingivitidy (zánětu dásní) je plak a nejčastější příčinou periodontitidy neboli zánětu ozubice je zubní kaz. I pro lidskou populaci platí, že nejvýznamnější faktor, jež vede k rozvoji zánětu je výživový. Z předchozí definice tedy vyplývá, že progresivní periodontální onemocnění by mohlo způsobovat nevhodné krmení s vysokým obsahem mono a disacharidů – cukrů a škrobů (ovoce, zelenina, pečivo, granuláty na bázi obilovin apod.) a nízký příjem objemového krmiva nebo celkově nízký příjem krmiva. Dostatek vhodného objemového krmiva nejenže zajišťuje důkladné žvýkání a proslinění sousta, jež udržuje optimální pH prostředí v tlamě (a tak překyselené prostředí nenarušuje sklovinu), ale má i důležitý čistící efekt.

K udržení optimálního mikrobiomu a zdravých zubů a dásní může pomoci odpovídající krmná dávka.

Pro klokanovité musí být tvořena vhodným druhem objemového krmiva, doplněná o limitované množství vhodného granulátu, jímž kompenzujeme deficitní minerální látky odlišných druhů okusu, pastvy nebo sena z velmi chudých půd. Objemové krmivo pro spásáče představuje tráva a travní seno, pro intermediáty je ideální luční seno s určitým podílem bylin, sezónně doplněné okusem. Objemové krmivo pro okusovače zastupují byliny, okus (listí i kůra stromů) a kvalitní vojtěškové seno. Jako vysoce nevhodné krmivo hodnotíme obiloviny, pečivo, ovoce a zeleninu s výjimkou vybraných druhů listové zeleniny pro okusovače. Z krmivářského hlediska vychází proto doporučení nechovat spásáče a okusovače dohromady a přizpůsobit i druh pastvy ve výběhu konkrétnímu druhu klokanu. V případě společné expozice je minimálně nutné poskytnout nadbytek různých vybraných druhů objemu na několik míst. Jelikož v evropských podmínkách můžeme klokanům jen těžko nabízet přesně ty druhy rostlin, které jsou součástí jejich přirozené potravy a na které jsou adaptováni v lokalitě jejich výskytu, může se stát, že si zčásti budou jednotlivé komponenty potravy užírat navzájem. V tomto případě platí, že krátkodobě se spásáči lépe vyrovnají s okusem nežli okusovači s trávou.

U klokánkovitých by mělo být podstatné množství a vyvážený poměr zastoupených složek krmné dávky kompozičně co nejpodobnějších potravě v přírodě. Vycházet bychom tedy měli ze znalostí o přirozené potravě, o potřebách živin a fyziologických adaptacích jednotlivých druhů.



Obrázek 5: Progresivní periodontální onemocnění
Figure 5: Progressive periodontal disease

Foto/ Photo by Roman Vodička

Literatura - References

- ARMAN, SAMUEL & PRIDEAUX, GAVIN. (2015). Dietary classification of extant kangaroos and their relatives (Marsupialia: Macropodoidea). *Austral Ecology*. 40. 10. 1111/aec. 12273.
- HUME, I. D. (1999). Macropod Digestive tract. In: *Marsupial Nutrition*. (Edn., Hume ID), Cambridge University Press; pp 206-234.
- JANIS, CHRISTINE & DAMUTH, JOHN & TRAVOUILLO, KENNY & FIGUEIRIDO, BORJA & HAND, SUZANNE & ARCHER, MICHAEL. (2016). Palaeoecology of Oligo-Miocene macropodoids determined from craniodental and calcaneal data. *Memoirs of Museum Victoria*. 74. 209-232. 10.24199/j.mmv.2016.74.17.
- JOHNSON-DELANEY, CATHY (2014). Captive Marsupial Nutrition. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 17. 415-447. 10.1016/j.cvex.2014.05.006.
- McLELLAND, D. J. (2019). Macropod progressive periodontal disease (jumpy jaw). In L. Vogelnest & T. Portas (Eds.), *Current therapy in medicine of Australian mammals* (pp. 451-462). Clayton South, Victoria: CSIRO Publishing.
- RENDEL, JESSICA AMY JANE. (2019). Epidemiology of lumpy jaw in captive macropods across Australia and Europe: An investigation of disease risk and treatment approaches.
- VOGELNEST, L. (2015). Marsupialia (Marsupials) In R. E. Miller & M. E. Fowler (Eds.), *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine, Volume 8* (Vol. 8, pp. 255-274). St. Louis, MO: W.B. Saunders.

Summary

The feeding behaviour of animals is the result of evolutionary adaptation and the experiences associated with the natural conditions and the availability of food resources. Animals are adapted to obtain food that best covers their physiological needs. Thus, natural diet represents the ideal profile of the necessary nutrients. The complex development of adaptations in the digestive tract has taken millions of years, so it is impossible to imagine that an individual's organism will simply get used to a different substitute feeding whilst in captivity. When correctly attuned, good-quality feed at the correct dosage is a basic condition not only for the organism's survival and health, but it also affects some elements of the animal's behaviour and comfort. Thus, if the feed for animals in captivity is as close to its natural composition as possible, then this also represents the best and cheapest way to look after their welfare.

Digestion

In general, the digestive system has the same parts in various animal species, but their size and function vary from species to species depending on the nature of their natural diet. The metabolism of macropod grazers, intermediates and browsers is adapted so it can obtain as many nutrients as possible from grass, herbs or leaves and tree bark. In addition, omnivorous potoroids, predominantly fungivores and frugivores, further prefer fungi, tubers, seeds and insects.

Macropods digest their food with the aid of their microbiome in a complex stomach, this contents can be 9-15 % of the total body weight (Dawson, 1995). The benefits of microbial fermentation are the same as for ruminant ungulates. Symbiotic microorganisms anaerobically digest cellulose from plant cell walls, thus producing volatile fatty acids that provide the main source of energy to the host. However, the anatomy of the macropod stomach differs from that of ruminants (Freudenberger *et al.*, 1989; Hume, 1999; Tyndale-Biscoe, 2005).

Stomach adaptation

The relatively large single chamber stomach is divided into four parts—sacciform (sac-shaped), tubiform (tube-shaped), hindstomach and pylorus.

Due to the different composition of the food, the individual parts of the stomach of different groups of species have developed in different ways. These parts also have different functions, depending on the type of mucosa and the pH value. In potoroids and exclusively or predominantly leaf-eating wallabies, the sacciform part of the stomach is larger than the tubiform, reflecting their more digestible food, lower requirement for microbial fermentation and fibre breakdown compared to grazers (Hume, 1999). In the case of specialist browsers, however, there is also the haustration of the sacciform part of the stomach - more folds of the stomach wall, which creates other smaller sacs, where the food is more thoroughly retained and mixed for longer and the leaves are digested more efficiently. In grazers, there is a significantly larger tubular area, which is the main site of bacterial fermentation for the breakdown of the high fibre content in grass.

Dental adaptation

The dental formula of macropods is I 3/1, C 0-1/0, P 1-2/1-2, M 4/4. The lower incisors are enlarged and point forward. In the Potoroidae family, compared to Macropodidae, the upper jaw incisors are very broad and the presence of small canines help with gripping large fruits or cracking open hard seeds. The size of the diastema and premolars also corresponds significantly to the specialization. The molars are bunolophodont - the cusps of the tooth are rounded and are linked by longitudinal and transverse ridges called lophs - or bilophodont - the cusps of the tooth form two distinctive transverse ridges with a wide furrow. In some species, there is gradual anterior migration, as in the case of elephants and manatees. This growth and movement of the molars from the rear to the front of the jaw is affected by the wear of the front teeth. The varying degrees of the teeth's resistance to abrasive components in the forage is determined by the type and layer of enamel.

In the case of free living potoroids and browsers, the layer of enamel on the crowns of the teeth is thick, so that they do not wear or fall out due to the food i.e. leaves. In grazers, the enamel on the premolars and molars has a more fragile structure and a thin layer, the teeth naturally wear out on the grass, which contains silicates, fall out and are replaced by others in the row. Offering the wrong type of food can damage the teeth (unnatural grinding of the teeth for browsers) or disrupt the normal process of molar growth and replacement in grazers.

a) Potoroids and browsers - straight jaws; strong, long, blade-shaped premolars that are not shed; the molars have low crowns, they do not abrade, they remain for life. They chew, squeeze and crush the food. Occlusal morphology further distinguishes omnivorous potoroids, with bunolophodont low molars with blunt cusps, which form transverse and longitudinal ridges, and browsers, with bilophodont molars with pronounced transverse ridges with sharp cusps.

Exception: the swamp wallaby has teeth like a browser, very broad premolars remain throughout life and the molars do not change, although, based on its natural food, it is more of an intermediate.

b) Intermediates - jaws slightly curved; the teeth slowly wear down, smaller premolars maybe shed (but usually at a later age) although this may not happen.

c) Grazers - jaws curved in an arc; premolars short, small and shed; the molars have high crowns with longitudinal ridges, wide furrows and blunt lophs, they grind in pairs, fall out after wear and another pair progresses from the rear to the front. Food - they shear the grass.

Progressive periodontal disease

Progressive periodontal disease (lumpy jaw) is one of the most common causes of morbidity and mortality in various macropod species kept in captivity around the world. It is a complex syndrome characterized by proliferative osteomyelitis of the jaw in connection with a bacterial infection that causes swelling of the soft tissues of the gums (Vogelnest, 2015). McLelland (2019) defines the disease as a multifactorial progressive inflammatory and necrotizing polymicrobial disease associated mainly with opportunistic anaerobic bacterial infection of the soft tissue and bone – the supporting structures of the teeth, which, in the early stages, probably originates from gingivitis and periodontitis and progresses to primary mandibular or maxillary osteomyelitis.

The most common cause of gingivitis (inflammation of the gums) is plaque and the most common cause of periodontitis or gum disease is tooth decay. Just as it is for the human population, the most important factor leading to the development of inflammation is nutritional. It follows from the previous definition that progressive periodontal disease could be caused by inappropriate feed with a high content of mono and disaccharides - sugars and starches (fruits, vegetables, bread, granules based on cereals, etc.) and a low intake of bulk feed or an overall low intake of feed. Sufficient suitable bulk feed not only ensures thorough chewing and insalivation of the food, which maintains the optimal pH in the mouth (thus an over-acidic environment does not disrupt the enamel), but also has an important cleaning effect.

An appropriate feed ration can help maintain an optimal microbiome, healthy teeth and gums.

For macropods, it must consist of a suitable type of bulk feed, supplemented by a limited amount of suitable granulate, which is used to compensate for deficient minerals of different types of browse, pasture or hay from very poor soils. Bulk feed for grazers is grass and grass hay. Meadow hay with a certain proportion of herbs, seasonally supplemented with browse is ideal for intermediates. Bulk feed for browsers is represented by herbs, browse (leaves and tree bark) and quality alfalfa hay. Cereals, bread, fruits and vegetables are considered to be highly unsuitable feed, with the exception of selected types of leafy vegetables for browsers. Thus, from a feed point of view, the recommendation is not to keep grazers and browsers together and to adapt the type of grazing in the enclosure to the specific macropod species. In the case of a joint enclosure, it is at least necessary to provide a surplus of different selected types of bulk in several places. Since in European conditions it is difficult to offer macropods exactly those plant species that are part of their natural diet and to which they have become adapted in their habitat, it may happen that they will partly eat each other's individual food components. In this case, in the short term, grazers cope better with browse than browsers do with grass.

In the case of potoroids, a substantial amount of the feed ration should be as similar in composition as possible to the diet in the wild. Therefore, their feed should be based on knowledge of the individual species' natural food, nutritional needs and physiological adaptations.