



Bongo horský (*Tragelaphus euryceros isaaci*) je typickým představitelem okusovačů
Mountain bongo (*Tragelaphus euryceros isaaci*) is a typical representative of browsers

Foto/Photo by Roman Vodička

Morfofyzilogické adaptace související s výživou – přežvýkaví (Ruminantia)

IVETA MYŠKOVÁ, ROMAN VODIČKA

Zoologická zahrada hl. m. Prahy, U Trojského zámku 120/3, 171 00 Praha 7

Corresponding author: Iveta Myšková (Iveta.Myskova@zoo Praha.cz)

Přežvýkaví (Ruminantia) jsou početnou, vývojově velice úspěšnou skupinou herbivorních savců. Tento podřád sudokopytníků zahrnuje šest čeledí, fylogeneticky bazální kančilovitě (Tragulidae), jelenovitě (Cervidae), kabarovitě (Moschidae), druhově nejpočetnější turovitě (Bovidae), žirafovitě (Giraffidae) a vidlorohovitě (Antilocapridae). Fylogenetická diferenciací savců úzce souvisí s potravní specializací. Jednu z nejúspěšnějších adaptací představuje předžaludek přežvýkavých, výjimečná evoluční inovace trávicího traktu, která je zajímavá nejen anatomicky, ale i svou funkcí. Výjimečnost tohoto složitějšího orgánu tkví hlavně ve schopnosti vysoce efektivní přeměny a využití energie a živin, i pro relativně velké druhy zvířat z potravy, která je pro většinu ostatních druhů i člověka obtížně stravitelná nebo zcela nestravitelná.

Keywords

ruminant nutrition, feeding ecology, digestive system, captive diet, browser-grazer comparison

Evoluce a ekologie

Složitý vývoj adaptací trávicího traktu trval miliony let, současné paleontologické a fylogenetické poznatky nám mohou pomoci představit si, jakým způsobem si evoluce hledá cesty.

Dle fosilních záznamů v paleocénu před 65–56 mil. let začali zaplňovat volné suchozemské ekologické niky po dinosaurech dnes vyhynulé druhy prvních velkých listožravých savců pantodontů (Alroy 1998, Smith et al. 2010, Raia et al. 2013). V důsledku zvyšování globálních teplot byl celosvětově dominantním prostředím deštný tropický a v dnešním mírném podnebném pásu vlhký subtropický les (Strömberg 2011). V oblastech polárních pak dnes již se na Zemi nevyskytující polární opadavé lesy, jež sezónně shazovaly listy ne kvůli nízkým teplotám, ale kvůli nedostatku světla v zimě (Janis 1998). Již v tomto období došlo k oddělení linií s předky dnešních řádů kopytníků, pravděpodobně z vymřelé celosvětově rozšířené skupiny zvané Condylarthra. Tito savci byli všežravci, malé až střední velikosti (Rose 2006).

Při pokračujícím extrémním oteplování a rozšíření hustých a nepropustných tropických deštných lesů až k polárním kruhům počátkem eocénu (Strömberg 2011), před 56–34 mil. let, se vyvíjely rané formy malých listožravých, chocholatkám nebo kančilům podobných sudokopytníků *Diacodexis* (Palmer 1999) nebo všežravých (hmyz, listy, květy, semena a plody stromů například palem a ambroní) přežvýkavých vyhynulé bazální čeledi Hypertragulidae. Převažovali však druhově rozmanitější, převážně plodožraví lichokopytníci, malí koňovití a příbuzní dnešním velkým nosorožcům a tapířům (Blondel 2001, Janis 2007). V druhé polovině eocénu začalo docházet k mírnému ochlazení, ale stále výrazně teplé a vlhké klima bylo velmi příhodné pro listnatou vegetaci. Obecně původně všežraví a plodožraví savci různých

druhů přecházeli z části nebo zcela ke konzumaci listů (Rose 2006). Trávy se objevovaly extrémně vzácně, netvořily souvislé plochy. Pro tato období nebyli objeveni žádní spásáči (Gordon et al. 2019). Během pozdního období eocénu pokračovalo ochlazování podnebí, a tak zároveň v suchším prostředí začaly převažovat otevřenější subtropické stálezelené lesy a v nich různé velcí lichokopytníci i sudokopytníci okusovači (Collinson 1992, Janis 1993, Blondel 2001, Saarinen et al. 2014). Celková rozmanitost lichokopytníků klesala, ale u sudokopytníků se naopak objevily nové linie (Blondel 2001) včetně prvních předků dodnes žijících přežvýkavých kančilovitých (Tragulidae) v Asii (Métais et al. 2001), nepřežvýkavých suifonních skupin (Foss 2007) a raných forem malých velbloudovitých (Camelidae) v Severní Americe. Tropické deštné lesy se zúžily do blízkosti rovníku a v blízkosti pólů se rozšířil nový biotop smíšených lesů z jehličnanů a sezónně opadavých listnáčů (Janis 2008).

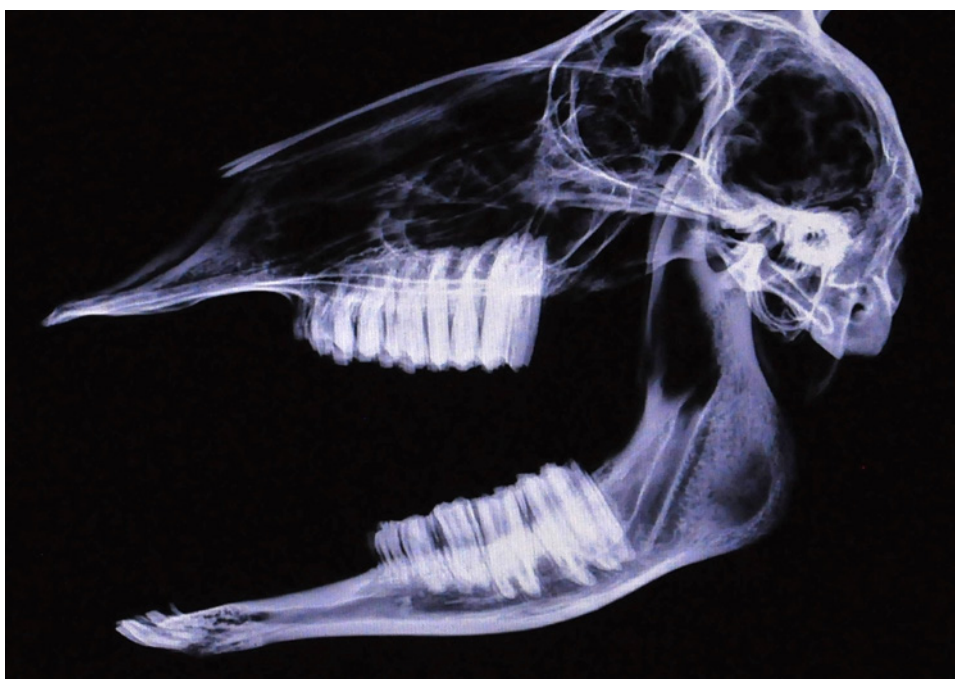
Na konci eocénu a počátku oligocénu, před 34–23 mil. let, došlo k ochlazení, antarktickému zalednění a suchší klima přispělo k prostředí s otevřenějšími lesy a křovinami, trávy se pomalu šířily, netvořily však zatím žádná rozsáhlá prostředí. V severoamerické fauně již dokonce dominovali dnes vyhynulí různé velcí původně listožraví sudokopytníci Merycoidodontidae (Janis 2008). Rozšířili se praví kančilovití a oddělila se skupina s předky ostatních přežvýkavých Pecora (Fernández a Vrba 2005, Hassanin et al. 2012). Došlo k vývoji raných forem jelenovitých (Hassanin et al. 2012). Přežvýkaví okusovači již měli s největší pravděpodobností částečně vyvinutý fermentující předžaludek (Janis 1976, Blondel 1998, 2001). Teprve až v pozdním oligocénu se v oblastech mírného klimatického pásu objevily otevřené lesy s ostrůvkovitými travními porosty (Vincentini et al. 2008, Strömberg 2011) a na nich první intermedii včetně kabarovitých (Novello et al. 2010).

Poměrně teplé klima začátku miocenního období neogénu, před 23–5 miliony let, vystřídalo drastické ochlazování s následnými změnami ekosystémů. Pásma středních zeměpisných šířek se postupně změnila na suché oblasti se sezónním ochlazováním. Lesní vegetaci z části nahradila rozsáhlá otevřená travnatá prostředí (Zachos et al. 2001, Strömberg 2011). Během tohoto období nastalo masivní šíření hlavních skupin kopytníků včetně jejich migrace mezi kontinenty. Došlo k vývoji a extrémní diverzitě samostatných linií jak pravých žirafovitých okusovačů, tak stále častějších intermediátů pokročilých forem jelenovitých i prvních spásajících druhů u turovitých (Gordon & Prins 2008) a druhově velmi bohatých vidlorohovitých. Právě tento nárůst taxonomické diverzity a morfologické rozdílnosti byl důsledkem vzniku nových prostředí a adaptivních změn u živočichů.

Pro pliocenní období, před 5–2,6 mil. let, bylo charakteristické střídání oteplování a ochlazování klimatu (Zachos et al. 2001). Pokračující rozšiřování travních porostů, savan a stepí zejména v Africe a Severní Americe bylo provázeno vývojem a migracemi celé řady druhů již plně adaptovaných spásáčů. Například po pevninském mostu přešli z Ameriky do Asie velbloudovití nebo koňovití, opačným směrem pak někteří jelenovití, turovití a pekariovití (Janis 1998). V začátku pleistocénu, před 2,6 mil. let, docházelo k opakováním ledových dob a při nich k expanzi přizpůsobených široce rozšířených velkých srstnatých kopytníků i jiných savců na tzv. mamutích stepích, někteří z nich jsou dnes dominantními severskými druhy (Guthrie 2001). Avšak stále častější a rychlejší změny podnebí a prostředí vytvářely silný tlak na selekci a vymírání organismů. Pleistocén skončil hromadným vymřením včetně megafauny, což vedlo k ochuzeným herbivorním společenstvím v následujícím holocénu před 11 500 let (Barnosky et al. 2004).

Zuby

Zubní vzorec přežvýkavých je I0/3 C0-1/1 P3/3 M3/3. Srpkovité řezné čepele jejich selenodontních zubů tvoří na okluzním povrchu složitý systém hřebců s hrboly. Lícni zuby jsou buď s nízkými korunkami – brachyodontní, s vysokými korunkami – hypsodontní nebo v kombinaci, někteří autoři uvádějí též přechodný typ tzv. mezodontní. Pro všechny herbivorní kopytníky je však evolučně původním zubem brachyodontní typ charakteristický pro okusovače. Existují významné rozdíly ve strukturálních vlastnostech mezi trávou a listím. Trávy jsou odolnější vůči žvýkání, obsahují vnitřní (křemičitany) i vnější abraziva (prach a půda). A tak se zastoupením trav v potravě pak v reakci na zvýšené opotřebení zubů díky abrazivům v potravě docházelo k nárůstu korunky molárů a premolárů u mnoha druhů dnešních spásáčů. Nejen růst a výška korunky zubu, ale i stupeň tvrdosti a tloušťka vrstvy skloviny na hřebcích korunek, tzv. okluzním povrchu, je další nezávislou adaptací pro různou míru odolnosti zubu vůči abrazi (Janis a Fortelius 1988). Hypsodontie u herbivorních druhů savců se v minulosti mnohokrát paralelně vyvinula u různých druhů býložravých savců, například chobotnatců (Proboscidea), koňovitých



Porovnání brachyodontního chrupu s nízkými korunkami typického okusovače (los evropský, *Alces alces*) s hypsodontním chrupem s vysokými korunkami typického spásače (buvolec běločelý, *Damaliscus pygargus phillipsi*)
 Comparison of low-crowned brachyodont dentition of a typical browser (European moose, *Alces alces*) with high-crowned hypsodont dentition of a typical grazer (blesbok, *Damaliscus pygargus phillipsi*)

Foto/Photo by Roman Vodička



Pohled na typicky obroušené zakulacené třecí plochy zubů spásáče s nízkými hrboly (přimorožec beisa, *Oryx beisa*), zajímavostí je větší opotřebenost zubů v pravé horní čelisti, zvíře preferovalo k přezvykování tuto stranu

A view of the typically abraded rounded occlusal surfaces of the teeth of a grazer (beisa oryx, *Oryx beisa*), interesting is the larger wear of the teeth in the right upper jaw, the animal preferred this side for chewing

Foto/Photo by Roman Vodička



Odlišné, avšak nadměrně obroušené třecí plochy zubů okusovače (los evropský, *Alces alces*). Hrboly korunek by měly být vysoké a pásy skloviny kolem dentinu by měly mít ploché a ostré hrany

Different, but excessively abraded occlusal surfaces of the teeth of the browser (European moose, *Alces alces*). The cusps of the crowns should be high and the bands of enamel around the dentin should have flat and sharp edges

Foto/Photo by Roman Vodička

(Equidae), velbloudovitých (Camelidae), chudozubých (Xenarthra), některých nosorožcovitých (Rhino-cerotidae), některých vačnatců (Marsupialia). Tato konvergentní adaptace se začala u přežvýkavých objevovat zhruba před 24 miliony let (Fortelius et al. 2002). Rozdílná úroveň hypsodontie u jednotlivých druhů vyjadřuje stupeň přizpůsobení vůči obrušování, respektive obranu prodlužující životnost zubu. Úroveň hypsodontie je tedy geneticky podmíněná, druhově specifická. Zvláště mezi turovitými je tato adaptace velmi proměnlivá. Ackermans et al. (2020) v několika nejnovějších experimentech u přežvýkavých intermedie ověřili korelaci mezi ztrátou objemu korunkové části a přírůstkem cementu od kořenové části molárů a potvrdili zpětnou reakci růstu kořenů jako formu kompenzace opotřebení korunky. Potravou a technikou krmení lze do určité míry opotřebení zubu regulovat.

Různé znaky na zubech nám mohou pomoci pochopit a určit vhodný typ krmiva pro specifickou potřebu zvířete. Důkladné rozmělnění sousta přežvykováním, jež vyžaduje přesnou okluzi, je zásadní pro získání živin přežvýkavcem, podporuje tvorbu slin, jež udržuje optimální prostředí v tlamě a předžaludku, významně souvisí s pohodou zvířat. V reprodukčním období života zvířat musí být trvalý chrup v perfektním stavu. Je ukazatelem správné péče chovatele.

Index opotřebení zubů se stanovuje pomocí *mesowear* analýzy (Croft et al. 2018). Tato metoda hodnotí okluzní povrchy lícních zubů (tvary hrotů vyvolané opotřebením) a klasifikuje současně i fosilní býložravce jako okusovače nebo spásače. Při hodnocení *mesowearu* je však třeba brát v potaz i věk jedince. Velmi mladá nebo stará zvířata by měla být vyřazena. Pro přesnější stanovení zastoupení trav, listů, semen a dalších složek potravy během posledních dnů života zvířete se používá *microwear* analýza (Croft et al. 2018), založená na mikroskopických stopách opotřebení na zubní sklovině.

Brachyodontní zub po erupci zastaví růst. Korunka je relativně nízká. Poměrně tvrdší sklovina na povrchu zubu tvoří hladkou souvislou silnou vrstvu. Pásky skloviny kolem dentinu nezasahují pod linii dásně a na povrchu jsou ploché s ostrými hranami. Hrboly korunky jsou vysoké a ostré. Tyto zuby jsou určeny k ukousnutí a nastříhání potravy. Mírné opotřebení může být způsobeno vzájemným otěrem protistojných zubů, ovšem nadměrné obrušování vlivem abrazivního krmiva je nežádoucí.

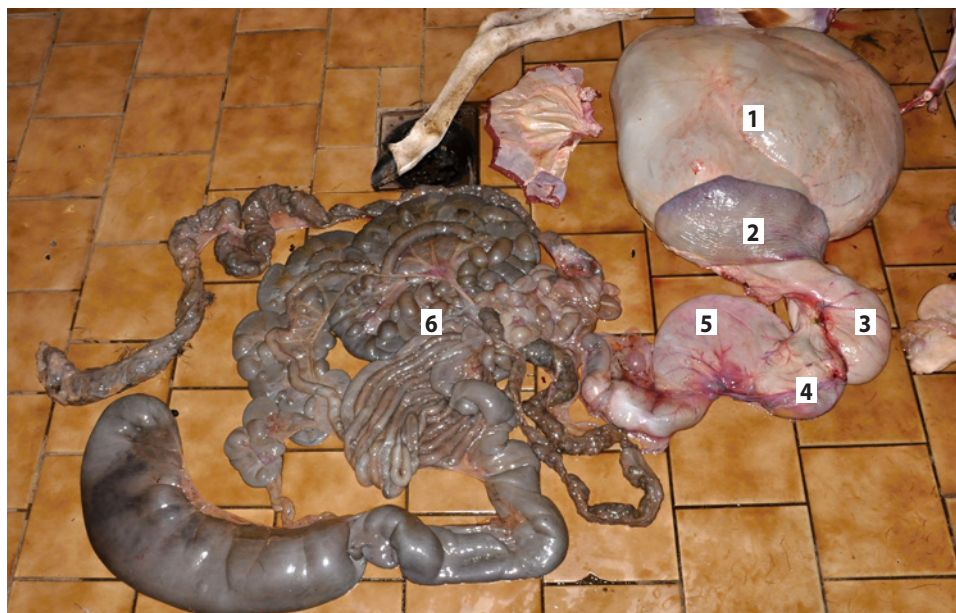
Hypsodontní zub, s vysokou korunkou, dorůstá i během dospělosti zvířete. Na podlouhlém těle zubu ve vrstvách celoživotně přibývá cement. Sklovina ve vertikálních pásích okolo dentinu zasahuje hlouběji pod linii dásně, na povrchu je zaoblená. Okluzní reliéf je zploštělý a drsnější s tupými hrboly. Je určený spíše pro drcení a mletí utrhnutého sousta tuhého travního porostu. Obrušování vlivem abrazivního krmiva je u některých druhů podstatné pro kontrolované udržení jejich délky a zachování efektivní okluze k rozmělnění sousta.

Předžaludky a žaludek

Vícekomorový žaludek je mezi herbivorními savci opravdu pozoruhodným evolučním zdokonalením trávicího traktu. Kromě prasatovitých (Suidae) se předžaludek u všech ostatních herbivorních čeledí sudokopytníků nezávisle vyvinul v různých podobách. Nejdříve ve dvoukomorové formě, včetně pravého přežvykování, u čeledi velbloudovitých (Camelidae) podřádu mozolnatců (Tylopoda). Vznik této linie se datuje na 46,2 milionu let (Chen et al. 2019). Dvoukomorový předžaludek mají i pekariovití (Tayasuidae) a hrochovití (Hippopotamidae), morfologicky a funkčně se však přežvýkavým nepodobá. Vznik linie dodnes žijících druhů Ruminantia je odhadován před 39,1 až 32,3 miliony let (Chen et al. 2019). Ve dvoukomorové formě se před vlastním žaludkem vyvinul přeměnou částí jícnu bezzláznatý předžaludek u nejstarších zástupců bazální skupiny¹ podřádu přežvýkavých čeledi kančilovitých (Tragulidae). Morfologicky i funkčně nejsložitější tříkomorový předžaludek, zdokonalený knihou, se později objevuje již u všech ostatních čeledí přežvýkavých, souhrnně Pecora. Jejich evoluční linie se od Tragulina oddělila před 23,3 až 20,8 miliony let (Chen et al. 2019). Tento vysoce specializovaný orgán stojí za následnou úspěšnou expanzí a diverzifikací taxonů skupiny Pecora.

Jedinečná evoluční funkční výhoda bachoru přežvýkavých tkví ve vysoce účinném trávení velkého množství relativně snadno dostupné potravy, respektive vynikajícím využití těkavých mastných kyselin získaných zejména fermentací celulózy a hemicelulózy prostřednictvím mikrobiomu, který je pro ně

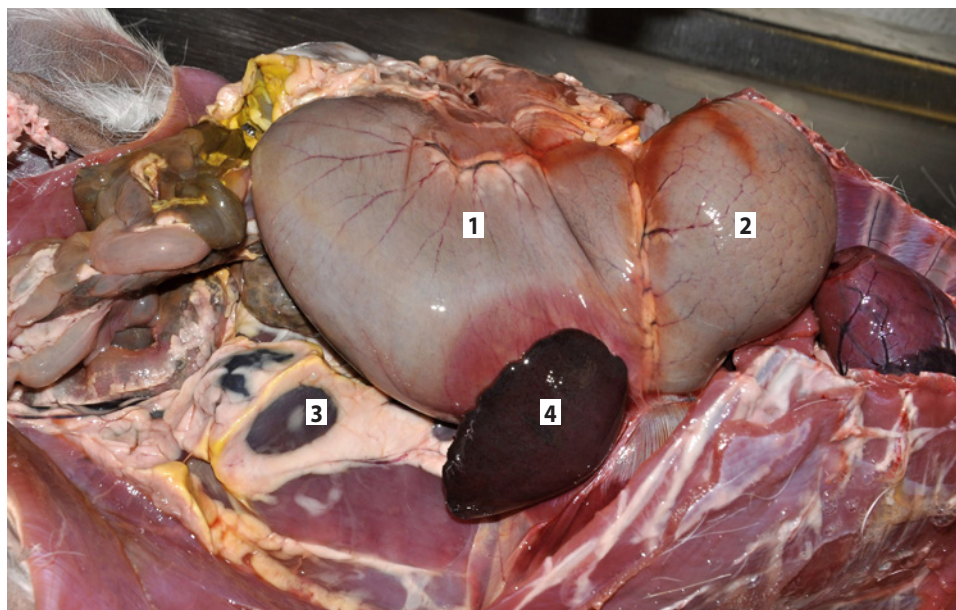
¹ linie kladogeneticky blízká společnému předku, je potomkem jednoho z prvních štěpení skupiny a je situována blízko kořene jejího fylogenetického stromu



Trávicí trakt spásače s relativně větším bachorem a menším čepcem (přimorožec beisa, *Oryx beisa*)
bachor (1), slezina (2), čepce (3), kniha (4), slez (5), střeva (6)

Digestive tract of a grazer with a relatively larger rumen and a smaller reticulum (beisa oryx, *Oryx beisa*)
rumen (1), spleen (2), reticulum (3), omasum (4), abomasum (5), intestine (6)

Foto/Photo by Roman Vodička



Část zažívacího ústrojí okusovače s relativně menším bachorem a větším čepcem (dikdik Kirkův, *Madoqua kirkii*)
bachor (1), čepce (2), ledvina (3), slezina (4)

Part of the digestive system of a browser with a relatively smaller rumen and a larger reticulum (Kirk's dik-dik, *Madoqua kirkii*)
rumen (1), reticulum (2), kidney (3), spleen (4)

Foto/Photo by Roman Vodička



Pohled na sliznice předžaludků a vlastního žaludku (žirafa severní nábijská, *Giraffa camelopardalis camelopardalis*)
bachor (1), čepce (2), kniha (3), slez (4)

A view of the mucous membranes of the forestomachs and the abomasum (Nubian giraffe, *Giraffa camelopardalis camelopardalis*) rumen (1), reticulum (2), omasum (3), abomasum (4)
Foto/Photo by Roman Vodička

následně zároveň zdrojem hodnotného mikrobiálního proteinu. Symbiózy s mikrobiomem tak dokáže přežvýkavec (*foregut fermenter*) dokonale využít, je pro něj životně důležitá a spoléhá na maximální fermentační procesy, právě proto, že byla umístěná před vlastní enzymatické trávení ve slezu a tenkém střevě, na rozdíl od ne tak dokonalého využití například lichokopytníky (*hindgut fermenter*), kteří mají hlavní místo mikrobiálního trávení až v tlustém střevě.

Bachor prioritně slouží jako fermentační komora, potrava zde podléhá fyzikálním změnám, a trávena je mikroorganismy. Je rozčleněn svalovými pilíři na několik vaků, různou měrou zesílených svalovinou. Do bachorové předsíně ústí jícen a ta je zároveň trvale otevřená širokým ústím do čepce. Sliznice celého předžaludku má především resorpční funkci, je různou měrou papilovaná, bezžláznatá. Papily zvětšují resorpční plochu sliznice stěny bachoru a usnadňují tak absorpci tekavých mastných kyselin, což zároveň udržuje homeostázi mikroorganismů (náchylných k acidóze). Potrava je v bachoru provlhlá a silně promíchávána nebo rozvrstvena. K úrovni rozvrstvení (stratifikaci) nebo smíchání obsahu dochází díky rozdílu ve slinách. Právě přežvýkování je v podstatě třídící mechanismus založený na fyzickém oddělení velikostně odlišných frakcí tráveniny, který zajistí, že přežvýkání je aplikováno na velké částice. Ty jsou přemístěny k opětovnému zpracování rozmělněním přes čepce, kdežto menší částice jsou zadrženy, fermentovány a následně pak pokračují v dalších procesech trávení. Rozdíly v tomto mechanismu třídění usnadňují nejrychlejší a neefektivnější zpracování vláknité potravy právě skupině Ruminantia oproti všem ostatním kopytníkům a zajišťují jim vyšší stravitelnost, vyšší využití krmiva a vyšší potenciální příjem další potravy.

Čepce strukturou výstelky připomíná pláštěv. Strany šestiúhelníků jsou různě dlouhé a hřebeny různě vysoké. Tato variace souvisí s druhem přežvýkavce. Hřebeny zvětšují povrch stěny a usnadňují další absorpci tekavých mastných kyselin. I zde dochází ke třídění malých a velkých částic v tekuté trávenině pomocí flotace a sedimentace. Čepce pak slouží jako pumpa, tekutý řídký obsah s většími částicemi vrací do bachoru, hustá trávenina s malými fermentovanými částicemi potravy postupuje dále do knihy. Nedostatečně natrávená nebo nedůsledně rozmělněná potrava (takzvaná efektivní vláknina) stimuluje čepce i bachor k mohutným kontrakcím, jejichž pomocí se regurgitací navrátí přes jícen až do dutiny ústní k opětovnému přežvýkání, proslinění a spolknutí.

Kniha se stala klíčovou inovací ve vývoji předžaludku, je jedinečným charakteristickým znakem anatomie trávicí soustavy skupiny Pecora. V knize pokračuje fermentace a znovu se vstřebává tekutina potřebná jak pro vymývání mikrobů, tak pro mechanismus retikulární separace. Sliznice vytváří listy půlměsíčitěho tvaru. Velikost povrchu listů souvisí i s potravní specializací a napomáhá účinnějšímu vstřebávání vody. Přebytková tekutina by znamenala zbytečné naředění tráveniny ve slezu a tenkém střevě, proto je odstraněna v knize. Největší velikosti a výkonu dosáhla kniha u rodu tur (*Bos*).

Slez neboli vlastní žaludek s typickými funkcemi je složitý, vystlán různými typy žlaznaté sliznice, která vytváří řasy. Dochází zde ke trávení zbytků fermentace, jež se dosud nevstřebaly, a mikrobů namnožených při fermentaci v předžaludku. Slez navazuje vrátníkem na tenké střevo a další trávení již probíhá enzymaticky, obdobně jako u monogastričních zvířat.

Díky adaptacím přežvýkaví překonali dilema býložravých, kdy úroveň příjmu krmiva negativně souvisí s účinností trávení, kterou určují faktory jako důkladnost rozmělnění sousta přežvýkáním a zadržování (retence) tráveniny v zažívacím traktu. Další zvýšení efektivity trávení tkví ve výkonu knihy a hustotě (průtočnosti) tekuté frakce tráveniny zároveň se symbiózou mikrobiomu „nastaveného“ na produkci biomasy (Claus & Rössner 2014). Různé druhy přežvýkavých se dále odlišují nejen úrovní těchto schopností, ale i dalšími výraznými morfofyzilogickými rozdíly.

Rozdíly mezi přežvýkavými

Různá objemová krmiva vykazují mnoho fyzikálních a biochemických rozdílů v obsahu živin, struktuře a stravitelnosti. Nejvýznamnější pro výživu přežvýkavých je rozdíl mezi okusem a trávou. Okus obsahuje vyšší procento dusíkatých látek a sekundární metabolity (trísloviny, alkaloidy, šťavelany apod.), vláknina má vyšší podíl ligninu a pektinu. Trávy obecně obsahují více celkové vlákniny s vyšším podílem celulózy a spolu s obsahem křemičitanů způsobuje, že při zpracování kladou relativně větší odpor a žvýkání vyžaduje více energie než zpracování okusu. Okus se při trávení štěpí na plošné, mnohoúhelníkovité částice, jejichž fermentace probíhá rychleji, zatímco trávy vytváří částice ve tvaru vláken.

Ať už je to potrava, její určité vlastnosti, adaptabilní znaky související s přijímaným krmivem nebo geneticky definované morfofyzilogické rozdíly v trávení, přežvýkavé můžeme podle těchto kritérií dělit na živici se velmi vysokým podílem listů a bylin – okusovače typ los – a trávou nebo směsí jednoděložných a dvouděložných rostlin – spásáče a intermediáty typ skot (Claus et al. 2010). Pro názornost se následující vysvětlení geneticky definovaných morfofyzilogických rozdílů týká druhů z opačných konců spektra druhů přežvýkavců. Mezi nimi však stojí spoustu ne tak jasně vyhraněných druhů (tzv. intermediátů), lišícími se stupni adaptace fyziologie trávení (Hofmann 1989), dle fáze vývoje směrem k typu los nebo skot.

Extrémní okusovači, typ los, se vyznačují brachyodontními zuby. S obrannou strategií proti sekundárním rostlinným sloučeninám v listů pomoci proteinů vázajících taniny mají poměrně vazké sliny. Je-li to produkce těchto proteinů omezujícím faktorem, mají okusovači sice velké slinné žlázy, přesto nedosahují takového množství při tvorbě slin jako spásáči. Menší množství v kombinaci s nízkou průtočností viskózní tekutiny s vysokou hustotou následně snižuje tendenci stratifikace obsahu batoru. Nedostatečný mechanismus rozvrstvení obsahu batoru zamezuje separaci různých velikých částic a oddělení plynu, bubliny jsou proto distribuované rovnoměrně v obsahu. Obsah batoru okusovačů se jeví jako homogenní, a tudíž i papilace stěny je rovnoměrná. Hřebený čepce jsou nižší, aby se zabránilo jeho úplnému vyprázdnění během kontrakcí při regurgitaci pro následné přežvýkání. Menší množství viskózní tekutiny v obsahu předžaludků pak také nevyžaduje tak velkou knihu pro její resorpci (Claus et al. 2010). Pokud vůbec okusovači nějaké trávy přijímají, nedokáží je využít dostatečně. Z dlouhodobého hlediska není možné, aby pouze z takového krmiva získali dostatek živin a energie k pokrytí všech potřeb.

Extrémní spásáči, typ skot, se vyznačují hypsodontními zuby. Slinné žlázy jsou sice menší a produkují spíše tekutější sliny, ale ve větším množství. Vysoká průtočnost neviskózní tekutiny s menší hustotou napomáhá rozvrstvení obsahu batoru. K oddělení vrstev dochází v důsledku flotace a sedimentace jednotlivých částic v tekutině. Na hladině se tvoří plovoucí vrstva dosud nestrávených vláknitých částic vzájemně zapletených do jakési rohože, uprostřed je vrstva tekutá a na dně je pak usazena hustá složka, tvořená již zčásti natráveným krmivem. Nad hladinou je oddělená plynová kopule. Tato vysoce účinná stratifikace pevného obsahu vyžaduje delší čas. Naopak tekutá frakce potravy se pohybuje trávicím traktem rychleji než větší částice pevné frakce, čímž z tráveniny účinně vymývá i velmi jemné částice,



Nerovnoměrná a nízká papilace sliznice bachoru s mohutnými pilíři u spásače (přímorožec beisa, *Oryx beisa*)
 Uneven and low papillation of the rumen mucosa with massive pillars of a grazer (beisa oryx, *Oryx beisa*)

Foto/Photo by Roman Vodička



Rovnoměrná vysoká papilace sliznice a slabé pilíře bachoru u okusovače (žirafa severní núbijská, *Giraffa camelopardalis camelopardalis*)

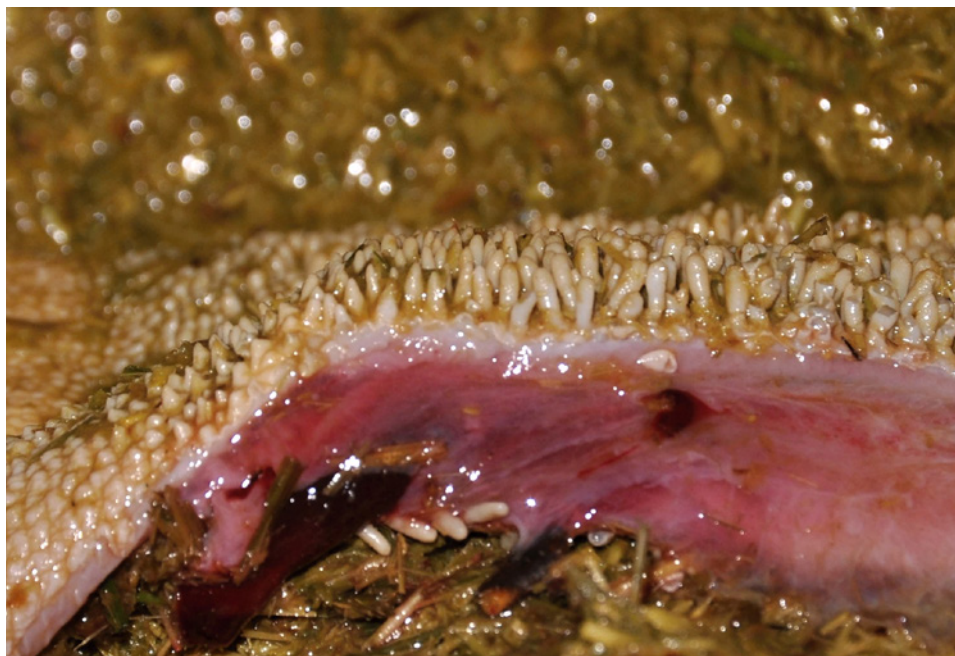
Uniform high papillation of the mucous membrane and weak pillars of the rumen of a browser (Nubian giraffe, *Giraffa camelopardalis camelopardalis*)

Foto/Photo by Roman Vodička



Celková plocha papilace bachoru klesá od okusovačů přes intermediáty ke spásáčům. Typický tvar papil bachoru u okusovače (žirafa severní nubijská, *Giraffa camelopardalis camelopardalis*)

The total area of rumen papillation decreases from browsers through intermediates to grazers. Typical shape of the rumen papillae of a browser (Nubian giraffe, *Giraffa camelopardalis camelopardalis*) Foto/Photo by Roman Vodička



Detail různých velikostí papil na sliznici bachoru intermediáta (sitatunga západoafrická, *Tragelaphus speki gratus*)

Detail of various sized papillae on the rumen mucosa of an intermediate (sitatunga, *Tragelaphus speki gratus*)

Foto/Photo by Roman Vodička

jako jsou bakterie. To umožňuje následnou nepřetržitou zvýšenou „sklizeň“ mikrobů z předžaludku pro autoenzymatické trávení zvířetem ve slezu (Clauss & Hummel 2017). Spásáče typu skot dále charakterizuje neúplná bachorová papilace, která v dorzální a ventrální části bachoru klesá až zcela mizí. Čepcové hřebeny jsou vyšší. Větší množství tekutiny procházející bachorem a čepcem absorbuje objemově větší kniha. Díky vysoké průtočnosti tekutiny a účinnějšímu vymývání mikrobů mají spásáči oproti okusovačům vyšší mikrobiální výtěžnost dusíkatých látek (na jednotku fermentované organické hmoty) produkovaných v bachoru, trávených ve slezu a vstřebaných v tenkém střevě (Clauss et al. 2010). Spásáči se s krmením okusem dokážou poměrně dobře vyrovnat, z dlouhodobějšího hlediska však pro jejich vysoce efektivní trávení mají trávy sice pomalejší, ale ve výsledku vyšší stravitelnost nežli okus. Trávení trav vyžaduje oproti okusu komplikovanější retenční mechanismy - delší retenční dobu pevných částic a naopak rychlejší průchod tekutiny a větší kapacitu předžaludku a střev, ale to všechno efektivní spásáči mají a umí.

Intermediáti, navzdory adaptacím typickým pro morfofyziologii trávení typu skot (Codron & Clauss 2010), si dokázali udržet určitou míru potravní flexibility, kvůli měnícím se podmínkám prostředí, ve kterém žijí. Mohlo by tomu tak být i díky kompenzaci adaptabilními znaky souvisejícími s právě přijímanou potravou jako je míra opotřebení zubů, velikost žvýkacích svalů či velikost povrchu jednotlivých bacherových papil a listů knihy.

Mikrobiom

Obratlovci nedokážou trávit rostlinnou vlákninu (zejména celulózu, hemicelulózu, lignin) vlastními enzymy (autoenzymaticky), ale musí se spoléhat na symbiotický mikrobiom (alloenzymatické trávení). Předžaludek přežvýkavých je osídlený těmito mikroskopickými organizmy (nejvýznamnější podíl představují bakterie, dále prvoci, houby aj.), jejichž primární specializací a podstatou je přeměna živin a energie uložené ve vlákněch rostlinné hmoty na těkavé mastné kyseliny (kyselina octová, propionová, máselná aj.), jež jsou těmi nejzásadnějšími živinami a hlavním zdrojem energie pro ně samotné i pro hostitelské zvíře. Zjednodušeně je v podstatě krmná dávka pro přežvýkavce potravou pro mikrobiom a ten samotný s jeho produkty trávení je pak teprve potravou pro samotného přežvýkavce. S konstantním množením mikrobiomu a mechanismem jeho vyplavování z bachoru, za přítomnosti velkého množství tekutiny, dochází k jeho následnému vstřebání jako mikrobiálního dusíku v tenkém střevě. A nové generace bacherových mikrobů fermentují další veškeré sacharidy na těkavé mastné kyseliny. I tento proces funguje nejlépe v prostředí s vysokým obsahem vody, slin a mikrobiálního hlenu. Tekutina obsahuje bikarbonáty a fosfáty, čímž slouží jako pufr, který udržuje bacherové pH v optimální hodnotě. Rostlinná vláknina je fermentována pomalu a těkavé mastné kyseliny mohou být tráveny, tak jak jsou produkovány. V takovém případě zůstává prostředí a pH fermentační komory víceméně stabilní. Pokud se z různých důvodů změní podmínky a zdravotní stav organismu nebo samotné prostředí bachoru například vlivem nevhodné potravy, musí mikrobiom svým složením reagovat a snažit se stav kompenzovat. Po překonání takové situace má mikrobiom vždy tendenci k navrácení se ke svému specifickému normálu. Pokud je však situace vážná, nebo k výkyvům pH a změnám ve fermentační komoře dochází často, nastane stav nazývaný dysbióza neboli narušení rovnováhy v osídlení, snížení rozmanitosti druhů mikroorganismů nebo také snížení množství „dobrých“ a zvýšení „špatných“ mikrobů. Typ krmiva může zásadním způsobem ovlivnit výkyvy růstu mikroorganismů uvnitř bachoru (Plaizier et al. 2018).

Výživová onemocnění

Za vhodné nebo správné krmení lze považovat pouze takové, které v hlavním místě trávení (což je u přežvýkavců předžaludek) vytvoří soubor fyzikálních a chemických vlastností a podmínek, jejichž pomocí dochází k udržení zdraví zvířete i jeho mikrobiomu. Pokud zvířata přijímají nepřírodní a nevhodná krmiva, která neodpovídají těmto vlastnostem, podmínkám a adaptacím trávení, může to způsobit řadu trávicích poruch a metabolických onemocnění (González et al. 2012). Potrava obsahující relevantní množství nevhodných koncentrovaných složek může významně změnit zásadní, geneticky definované funkce bachoru, například stratifikaci obsahu (Tahas et al. 2017). Narušená funkce bachoru pak může znamenat problém i se správnou složkou krmné dávky. V takové situaci je podstatné správně definovat příčinu problému, logicky by jí však nikdy neměla být přirozená potrava. Proto bychom se jí v lidské péči měli pokusit co nejvíce přiblížit.

Příznivé prostředí pro růst prospěšných celulolytických bakterií zajišťuje krmení objemným krmivem. Nepříznivé prostředí pro celulolytické bakterie, a naopak příznivé pro růst amylolytických bakterií, způsobuje nadměrné krmení škroby a jednoduchými cukry. Dokud je organismus adaptabilními znaky trávicí soustavy do určité míry schopen takové krmení kompenzovat, dochází většinou k obezitě, která prokazatelně souvisí s kardiovaskulárními problémy a poruchami reprodukce. Cukry a škroby jsou oproti vláknině fermentovány velice rychle a pokud mikrobiom produkuje více těkavých mastných kyselin, než může být vstřebáno, a pH začne ve fermentační komoře klesat vlivem nadměrného kvašení, dochází k acidóze. Následkem jsou pak průjemy, nadmutí, zácpy a rumenitidy. Po vážném průběhu acidózy a při stále se opakujících výkyvech pH a změnách v zastoupení a růstu mikroorganismů nastane dysbióza. V takovém případě, kdy je mikrobiální metabolismus méně efektivní, hrozí riziko malfermentace a následného špatného využívání živin nebo vyplavování zcela nevyužitých živin. To pak souvisí s dalšími možnými následnými nejrůznějšími zdravotními problémy, nízkým příjmem potravy a hubnutím, chronickým nedostatkem energie, laminitidou a přerůstáním paznehtů, jaterními abscesy až celkovým snížením životnosti zvířete. Takové krmení je tedy nejen rizikové a život ohrožující, ale i zbytečně nehospodárné.

Mikrobiom je také zapojen do detoxikačních a imunitních procesů, ve správném množství a složení zamezuje rozvoji patogenů (Plaizier et al. 2018).

Chování

U herbivorů v lidské péči se objevuje zejména orální abnormální chování, například nadměrné olizování okolních předmětů, zdí, vylizování a vykusování srsti jiných zvířat. Dost často se vyskytují i takzvané zvrácené chutě, jako například příjem moči, výkalů, živočišných krmiv apod. Stereotypní chování, nadměrná agrese při obraně potravy nebo kanibalismus představují další typické formy abnormálního chování. Vznik těchto problémů mohou zapříčinit chovatelské chyby ve výživě nebo technice krmení. Důvodem je neuspokojené potravní chování, špatný druh nebo nedostatek krmiva, čímž zvířata ztrácejí náplň celého dne. Hledáním a okusováním toho nejlepšího listí nebo pastvou stráví kopytník zhruba 8 – 10 hodin denně. Přezvykování pro zvíře představuje konstantní příjem krmiva. Čas strávený přezvykováním ovlivňuje složení krmné dávky. Kráva krmená senem přezvykuje v průměru 8 hodin denně, koncentrovaná krmiva zkracují dobu až na pouhé 2,5 hodiny (Reece 2005). Přezvykování je také obrannou strategií. Po přijetí velkého množství potravy následné přezvykování při odpočinku v úkrytu umožňuje významnou úsporu energie a zároveň snižuje riziko predace. Potravním enrichmentem většinou napodobujeme fázi lovu nebo dobývání se k základní složce potravy, respektive tu náročnou část zisku energie. Pro přezýkávé představuje relativně snadná dostupnost rostlinné potravy jednoduchý podíl na zisku energie, naopak náročný podíl představuje strávení této potravy (Clauss 2019). Pod pojmem enrichment pro přezýkávé si tedy lze jednoduše představit plné jesle, respektive adlibitní množství vhodného, dobře přijímaného, objemného krmiva. Podstatná je však i technika krmení, spásací by měli přijímat krmivo ze země, podlážky nebo koryta, okusovači naopak v jeslích nebo zavěšené na několika místech expozice. Správně zvolenou technikou krmení můžeme předejít některým poraněním a infekcím, ale také častým problémům souvisejícím s nadměrným obrusem nebo špatným růstem zubů.

Doporučení

Pro zdraví organismu, správnou funkci předžaludku a efektivní trávení je nutné akceptovat adaptace trávení přezýkávkých. Celý složitý proces trávení souvisí se symbiózou, fermentací a trofickém využitím mikroorganismů z batoru, vlastními třídícími mechanismy předžaludku a přezvykováním. Nejpodstatnějším doporučením je nenarušovat rovnováhu prostředí a obsahu fermentačních komor. Předžaludek a trávení přezýkávkých funguje správně a velmi efektivně jedině při krmení s vysokým obsahem vlákniny, ale nikdy ne tak dobře při krmení energeticky bohatými krmivy s nízkým obsahem vlákniny, jakými jsou například ovoce, kořenová zelenina nebo obiloviny. Jednoduše lze prokázat, že po zkrmování významného množství nevhodných druhů koncentrovaných krmiv, zvíře snižuje celkový příjem krmiv objemových.

Pokud tedy nechceme narušit proces fermentace použitím koncentrovaných krmiv, a přesto potřebujeme u jakéhokoliv zvířete zvýšit energetický příjem, nabízí se navýšení celkového množství přijatého krmiva. Toho můžeme u přezýkávkých dosáhnout zvýšením účinnosti fermentačního trávení. Trávení

rostlinných vláken mikrobiomem je efektivnější, čím delší dobu trvá neboli čím delší je průměrný gastrointestinální retenční čas (dostatek vody, žádné koncentráty a změna sena za lépe přijímané). Anebo, čím jemnější jsou částice rostlinných vláken, respektive čím jemněji je sousto rozzvíkáno, pro chovatele v tomto případě hraje hlavní roli především prevence související se zdravými zuby.

Špatně zvolený druh objemného krmiva, nedostatek neutrálně detergentní vlákniny (NDF) nebo další přidané cukry a škroby v krmné dávce způsobují tedy u přežvýkavých chovaných v lidské péči problémy. Obsah vlákniny NDF (tj. celulóza, hemicelulóza, lignin) v sušině travní píce se dle druhu a zralosti pohybuje 55 – 78 % u vojtěškové píce 38 – 49 % a okusu 30 – 46 %. Travní a vojtěšková píce i okus obsahuje zanedbatelné množství škrobů 0 – 7 % a 2 – 16 % jednoduchých cukrů v sušině (EAZA Giraffe EEPs 2006). Pro potřeby mnoha druhů spásáčů typu skot je výhodnější travní seno nebo sláma nízké nebo střední výživové kvality. Hygienický stav ale musí být vždy bezvadný. Pokud chceme splnit zvýšený požadavek například v době laktace, můžeme tak učinit pomocí sena s vyšší nutriční hodnotou, přidat zelenou píci nebo siláž. Okusovači typu los, mající ty nejnáročnější potřeby, vyžadují vojtěškové seno vysoké výživové kvality. V období zvýšené potřeby živin a energie lze použít seno nebo siláž s vyšším podílem listů nebo vyšší zastoupení zeleného okusu oproti vojtěškovému senu. Pro kopytníky chované v lidské péči je naprosto rozhodující nabídka různých druhů objemového krmiva, zvláště v situacích, kdy se zvyšují energetické nebo nutriční požadavky. S přidavkem rozumného množství vhodného doplňkového mineralizovaného granulátu pak u nich můžeme dosáhnout optimální kondice. I častý požadavek prostosti v krmné dávce lze zajistit nabídkou různých objemných krmiv s různou nutriční hodnotou.

Pro kontrolu výživného stavu zvířete pravidelně hodnotíme kondici, váhu a tvar a konzistenci výkalů. Objektivnímu hodnocení jedince mohou pomoci vzorníky nebo porovnání s volně žijícími jedinci daného druhu.

Závěr

Pro chov přežvýkavých, zvláště pak ohrožených druhů, má pochopení vývoje a funkce bacheru zásadní význam. Je nebezpečné, nepřírozené a neprofesionální zkrmovat nevhodná energeticky koncentrovaná krmiva. Podstatné je vytvořit podmínky pro napodobení přirozeného potravního chování souvisejícího s jejich výjimečnými adaptacemi trávicí soustavy.

Poděkování

Děkujeme RNDr. Janu Robovskému, Ph.D., za připomínky, komentáře a poskytnutí dalších cenných zdrojů informací. Za poskytnutí komentářů k textu děkujeme Mgr. Jaroslavu Šimkovi, Ph.D.

LITERARURA/REFERENCES

- ACKERMANS N., MARTIN L., CODRON D., KIRCHER P., RICHTER H., CLAUSS M. & HATT J. M., 2020. Confirmation of a wear compensation mechanism in dental roots of ruminants. *The Anatomical Record* 304(2): 425–436.
- ALROY J., 1998. Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science* 280(5364): 731–734.
- BARNOSKY A. D., KOCH P. L., FERANEC R. S., WING S. L. & SHABEL A. B., 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306(5693): 70–75.
- BLONDEL C., 2001. The Eocene–Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168(1–2): 125–139.
- CLAUSS M., 2019. Challenges in zoo animal nutrition – PowerPoint slides. Clinic for Zoo Animals, Exotic Pets and Wildlife, Vetsuisse Faculty, University of Zurich, Czech University of Life Sciences Prague.
- CLAUSS M., HUME I. & HUMMEL J., 2010. Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal* 4: 979–992.
- CLAUSS M. & HUMMEL J., 2017. Physiological adaptations of ruminants and their potential relevance for production systems. *Revista Brasileira de Zootecnia* 46(7): 606–613.
- CLAUSS M. & RÖSSNER G., 2014. Old world ruminant morphophysiology, life history, and fossil record: exploring key innovations of a diversification sequence. *Annales Zoologici Fennici* 51: 80–94.
- CLAUSS M., STEUER P., MULLER D. W. H., CODRON D. & HUMMEL J., 2013. Herbivory and body size: allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism. *PLoS ONE* 8(10), e68714.
- CODRON D. & CLAUSS M., 2010. Rumen physiology constrains diet niche: linking digestive physiology and food selection across wild ruminant species. *Canadian Journal of Zoology* 88(11): 1129–1138.
- COLLINSON M. E., 1992. Vegetational and floristic changes around the Eocene/Oligocene boundary in Western and Central Europe, 437–450 pp. In BERGGREN W. A. & PROTHERO D. R. (eds.) – *Eocene Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Oxford, 584 pp.
- EAZA Giraffe EEPs, 2006. EAZA Husbandry and Management Guidelines for *Giraffa camelopardalis*. Burgers Zoo, Arnhem.
- FERNÁNDEZ M. H. & VRBA E. S., 2005. A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Reviews* 80(2): 269–302.
- FORTELIUS M., ERONEN J., JERNVALL J., LIU, PUSHKINA D., RINNE, TESAKOV A., VISLOBOKOVA I., ZHANG Z. & ZHOU, 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research* 4: 1005–1016.
- FOSS S. E., 2007. Family Entelodontidae, pp. 120–129. In PROTHERO D. R. & FOSS S. E. (eds.) – *The evolution of artiodactyls*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, 384 pp.
- GONZÁLEZ L. A., MANTECA X., CALSAMIGLIA S., SCHWARTZKOPF-GENSWEIN K. S. & FERRET A., 2012. Ruminant acidosis in feedlot cattle: Interplay between feed ingredients, rumen function and feeding behavior (a review), *Animal Feed Science and Technology* 172(1–2): 66–79.
- GORDON I., PRINS H., MALLON J., PUK L., EVERTON M., STARLING-MANNE C., VAN DER WAL R., MOORE B., FOLEY W., LUSH L., MAESTRI R., MATSUDA I. & CLAUSS M., 2019. The ecology of browsing and grazing in other vertebrate taxa. In GORDON I. J. & PRINS H. H. T. (eds.) – *The ecology of browsing and grazing II*. Springer, Cham, 451 pp.
- GREEN J. L. & CROFT D. A., 2018. Using dental mesowear and microwear for dietary inference: a review of current techniques and applications, pp. 53–73. In CROFT D., SU D. & SIMPSON S. (eds.) – *Methods in Paleoeecology*, 410 pp.
- GUTHRIE R. D., 2001. Origin and cause of the mammoth steppe: A story of cloud cover, woolly mammoth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary Science Reviews* 20: 549–574.
- HACKMANN T. J. & SPAIN J. N., 2010. Invited review: Ruminant ecology and evolution: Perspectives useful to ruminant livestock research and production. *Journal of Dairy Science* 93(4): 1320–1334.
- HASSANIN A., DELSUC F., ROPIQUET A., HAMMERE C., VAN VUUREN B. J., MATTHEE C., GARCIA M. R., CATZEFLIZ F., ARESKOU V., NGUYEN T. T. & COULOUX A., 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive of mitochondrial genomes. *Comptes Rendus Biologies* 335(1): 32–50.

- HOFMANN, R. R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants - a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78(4): 443–457.
- CHEN L., QIU Q., JIANG Y., KUN W., LIN Z., LI Z., BIBI F., YANG Y., WANG J., NIE W., SU W., GUICHUN L., LI Q., FU W., PAN X., LIU Ch., YANG J., ZHANG Ch., YIN Y. & WANG W., 2019. Large-scale ruminant genome sequencing provides insights into their evolution and distinct traits. *Science* 364(6446), eaav6202.
- JANIS C. M., 1976. The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30: 757.
- JANIS, C. M., 1998. Samozřejmě vítězové, pp. 169–217. In GOULD S. J. (ed.) – Dějiny planety Země, Praha, Kníží klub, 256 pp.
- JANIS C. M., 2007. The horse series, pp. 257–280. In REGAL B. (ed.) – Icons of evolution, Greenwood Press, West-port, CT, 720 pp.
- JANIS C. M., 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates, pp. 21–45. In GORDON I. J. & PRINS H. H. T. (eds.) – The ecology of browsing and grazing, *Ecological Studies* 195, Springer, Berlin, 328 pp.
- JANIS C. M. & FORTELIUS M., 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biology Reviews* 63(2): 197–230.
- MÉTAIS G., CHAIMANEE Y., JAEGER J. & DUCROCQ S., 2001. New remains of primitive ruminants from Thailand: evidence of the early evolution of the Ruminantia in Asia. *Zoologica Scripta* 30(4): 231–248.
- NOVELLO A., BLONDEL C. & BRUNET M., 2010. Feeding behavior and ecology of the Late Oligocene Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from La Milloque (France): Evidence from dental microwear analysis. *Comptes Rendus Palevol* 9(8): 471–478.
- PALMER D., 1999. The Marshall illustrated encyclopedia of dinosaurs and prehistoric animals. London: Marshall Editions 312 pp.
- PLAIZIER J. C., DANESH M. M., DERAKHSHANI H., GOLDER H., KHAFAPOUR E., KLEEN J. L., LEAN I., LOOR J., PENNER G. & ZEBELI Q., 2018. Review: Enhancing gastrointestinal health in dairy cows. *Animal* 12: s399–s418.
- RAIA P., CAROTENUTO F., PASSARO F., PIRAS P., FULGIONE D., WERDELIN L., SAARINEN J. & FORTELIUS M., 2013. Rapid action in the Palaeogene, the relationship between phenotypic and taxonomic diversification in Cenozoic mammals, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1750): 2012–2244.
- REECE W. O., 2005. Functional anatomy and physiology of domestic animals. Lippincott Williams & Wilkins, Baltimore, MD., 3rd ed. 513 pp.
- ROSE K. D., 2006. The beginning of the age of mammals. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 431 pp.
- SAARINEN J., BOYER A. G., BROWN J. H., COSTA D. B., ERNEST S., EVANS A. R., FORTELIUS M., GITTLEMAN J. L., HAMILTON M. J., HARDING L. E., LINTULAAKSO K., LYONS S. K., OKIE J. G., SIBLY R. M., STEPHENS P. R., THEODOR J., UHEN M. D. & SMITH F. A., 2014. Patterns of body size evolution in Cenozoic land mammals: intrinsic biological processes and extrinsic forcing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1784): 20132049.
- SAARINEN J., MANTZOUKA D. & SAKALA J., 2020. Aridity, cooling, open vegetation, and the evolution of plants and animals during the cenozoic, 83–107 pp. In MARINETTO E., TSCHOPP E. & GASTALDO R. A. (eds.) – Nature through time. Springer, Cham, 462 pp.
- SMITH F. A., BOYER A. G., BROWN J. H., COSTA D. P., DAYAN T., ERNEST S. K. M., EVANS A. R., FORTELIUS M., GITTLEMAN J., HAMILTON M. J., HARDING L. E., LINTULAAKSO K., LYONS S. K., MCCAIN C., OKIE J. K., SAARINEN J., SIBLY R. M., STEPHENS P. R., THEODOR J. & UHEN M. D., 2010. The evolution of maximum body size of terrestrial mammals. *Science* 330(6008): 1216–1219.
- STRÖMBERG C., 2011. Evolution of grasses and grassland ecosystems, *Annual Review Earth and Planetary Science* 39: 517–544.
- TAHAS S. A., JURADO M. O., HAMMER S., ARIF A., REESE S., H., J. M., & CLAUSS M., 2017. Gross measurements of the digestive tract and visceral organs of addax antelope (*Addax nasomaculatus*) following a concentrate or forage feeding regime. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 46(3): 282–293.
- VINCENTINI A., BARBER J. C., ALISCIONI S. S., GIUSSANI L. M. & KELLOGG E. A., 2008. The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Global Change Biology* 14(12): 2963–2977.
- WINKLER D., MARCE NORGUE J. & KAISER T., 2020. Enamel ridge alignments in ungulates: a cut above. In Martin T. & Koenigswald W. (eds.) – Mammalian Teeth – Form and Function. Munchen (Pfeil), 248 pp.
- ZACHOS J. C., PAGANI M., SLOAN L., THOMAS E. & BILLUPS K., 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292(5517): 686–693.

Morphophysiological adaptations associated with nutrition – ruminants (Ruminantia)

Ruminantia are a large group of herbivorous mammals that are very successful evolutionarily. This sub-order of even-toed ungulates is made up of six families, the phylogenetically basal chevrotains (Tragulidae), deer (Cervidae), musk deer (Moschidae), the highly species-diverse bovids (Bovidae), giraffes and okapis (Giraffidae) and pronghorns (Antilocapridae). The phylogenetic differentiation of mammals is closely tied to dietary specialization. One of the most successful adaptations is represented by the compartmentalized stomach of the ruminants, an exceptional evolutionary innovation of the digestive tract that is interesting not only anatomically but also in its functionality. This complex organ is unique primarily for its highly efficient ability to convert and utilize energy and nutrients, even for relatively large species, from diet that for most other species and humans is difficult to digest or completely indigestible.

Evolution and ecology

The complex evolution of adaptations to the digestive tract has taken millions of years, and recent palaeontological and phylogenetic findings can help form a picture of how evolution works.

According to the fossil record, in the Palaeocene, 65–56 million years ago, the now extinct pantodonts, various species of the first large, leaf-eating mammals, began to fill the terrestrial ecological niches left open by the dinosaurs (Alroy 1998, Smith et al. 2010, Raia et al. 2013). As a result of increasing global temperatures, the dominant worldwide environment was tropical rainforest and humid subtropical forest was found in what are now temperate climates (Strömberg 2011). At the time, the polar regions had deciduous forests that seasonally shed their leaves not due to low temperatures but due to lack of light in winter (Janis 1998). By this time, lineages that contained ancestors of today's ungulate orders, probably from an extinct, globally prevalent group called Condylarthra, had separated. These mammals were omnivores, small to medium in size (Rose 2006).

The continued extreme warming and the spread of dense and impermeable tropical rainforests to the Arctic Circle in the early Eocene (Strömberg 2011), 56–34 Ma ago, saw the evolution of early forms of *Diacodexis*, small leaf-eating, duiker-like or chevrotain-like even-toed ungulates (Palmer 1999) or the extinct family of Hypertragulidae, basal ruminants that were omnivorous (insects, leaves, flowers, seeds and fruits of trees such as palms and liquidambar). However, more species-diverse, mostly frugivorous odd-toed ungulates, small equids and relatives of today's large rhinoceroses and tapirs predominated (Blondel 2001, Janis 2007).

In general, originally omnivorous and frugivorous mammals of various species partially or fully switched to consuming leaves (Rose 2006). Grasses appeared extremely rarely and did not form continuous areas. No grazers were discovered for these periods (Gordon et al. 2019). During the late Eocene, climate continued to cool, and at the same time, the drier environments led to the prevalence of more open subtropical evergreen forests, with various sizes of both odd-toed and even-toed grazers (Collinson 1992, Janis 1993, Blondel 2001, Saarinen et al. 2014).

The overall diversity of the odd-toed ungulates declined, but in contrast, new lineages emerged in the even-toed ungulates (Blondel 2001), including the earliest ancestors of the extant ruminant chevrotains (Tragulidae) in Asia (Métais et al. 2001), the non-ruminant suina groups (Foss 2007), and early forms of small camelids (Camelidae) in North America. Tropical rainforests contracted near the equator and a new habitat of mixed conifer and seasonally deciduous broadleaf forests expanded near the poles (Janis 2008).

At the end of the Eocene and beginning of the Oligocene, 34–23 million years ago, there was a cooling; Antarctic glaciation and the drier climate contributed to an environment with more open forests and shrublands; grasses slowly spread, however, they did not yet form any extensive environments. North America's fauna was dominated by various forms of the now extinct *Merycoidodontidae*, a leaf-eating artiodactyl (Janis 2008). The true mouse-deer expanded, and a group with ancestors of other *Pecora* ruminants split off (Fernández & Vrba, 2005, Hassanin et al. 2012). Early forms of deer began to evolve (Hassanin et al. 2012). Ruminant browsers most likely had already partially developed foregut fermentation (Janis 1976, Blondel 1998, 2001). It was not until the late Oligocene that open forests with pockets of grassland appeared in temperate regions (Vincentini et al. 2008, Strömberg 2011) and in these forests the first intermediates, including musk deer (Novello et al. 2010).

The relatively warm climate at the beginning of the Miocene epoch of the Neogene, 23–5 million years ago, gave way to drastic cooling with subsequent changes in ecosystems. The mid-latitude zones gradually changed into arid areas with seasonal cooling. Forest vegetation was partly replaced by large, open grasslands (Zachos et al. 2001, Strömberg 2011). This period saw a massive dispersal of the main ungulate groups, including intercontinental migration. There was evolution and extreme diversity within separate lineages, be they the true giraffe browsers and the increasingly common intermediate forms of advanced cervids or the first grazing species among the *Bovidae* (Gordon & Prins 2008) and the species-rich *Antilocapridae*. It was the emergence of new environments that led to this increase in taxonomic diversity and morphological divergence as the animals made adaptive changes.

The Pliocene period, 5–2.6 million years ago, was characterized by alternating warming and cooling climates (Zachos et al. 2001). The continued expansion of grasslands, savannas and steppes, particularly in Africa and North America, was accompanied by the evolution and migration of a number of species of grazers that had become fully adapted. For example, camelids or equids came over the land bridge from the Americas to Asia, and some cervids, bovids and *Tayassuidae* went in the opposite direction (Janis 1998). In the early Pleistocene, 2.6 million years ago, there were repeated ice ages and, during them, the expansion of well-adapted, widespread, large, fur-bearing ungulates and other mammals on the Mammoth Steppes, some of which are now the dominant northern species (Guthrie 2001). However, increasingly frequent and rapid changes in climate and environment created strong selection pressure and the extinction of organisms. The Pleistocene ended in mass extinctions, including megafauna, which led to depleted herbivore communities in the subsequent Holocene, 11,500 years ago (Barnosky et al. 2004).

Teeth

The dental formula of ruminants is $I0/3 C0-1/1 P3/3 M3/3$. The crescent-shaped cutting blades of their selenodont teeth form a complex system of ridges with bumps on the occlusal surface. The molars are either with short crowns - brachyodont, with high crowns - hypsodont, or a combination, some authors also mention an intermediate type called mesodont. For all herbivorous ungulates, however, evolutionarily speaking, the brachyodont type, characteristic of browsers, is the original tooth.

There are significant differences in the structural characteristics of grass and leaves. Grasses are more resistant to chewing and contain both internal (silicates) and external abrasives (dust and soil). Thus, with increased grasses in the diet, as a response to increased tooth wear due to more abrasives in the diet, there was an increase in the crown of molars and premolars in many species of modern grazers. Not only a bigger and taller crown, but also the degree of hardness and thickness of the enamel layer at the crests of the crowns, called the occlusal surface, is another independent adaptation for various degrees of tooth resistance to abrasion (Janis & Fortelius, 1988).

Hypsodont dentition in herbivorous mammalian species has been paralleled many times in the past in various herbivorous mammalian species, such as the elephants (*Proboscidea*), equids (*Equidae*), camelids (*Camelidae*), ant eaters (*Xenarthra*), some rhinoceros (*Rhinocerotidae*), and some marsupials (*Marsupialia*). This convergent adaptation, first appeared in ruminants about 24 million years ago (Fortelius et al. 2002). The different levels of hypsodontia in different species reflect the degree of adaptation to abrasion, or defences that prolong tooth life. Thus, the level of hypsodont dentition is genetically determined, species-specific. This adaptation is particularly variable amongst bovids. In several recent experiments in ruminant intermediates, Ackermans et al. (2020) verified the correlation between

crown volume loss and cement gain from the root portion of the molars and confirmed the reverse response of root growth as a form of compensation for crown wear. Tooth wear can, to some extent, be regulated by feed and feeding technique.

The various marks on teeth can help us understand and determine the appropriate type of feed for the animal's specific needs. Thoroughly grinding the mouthful by chewing, requiring precise occlusion, is essential for the ruminant to acquire nutrient. It promotes saliva production, which maintains an optimal environment in the mouth and foregut, and is significantly related to animal well-being. In the animals' reproductive period of life, its permanent dentition must be in perfect condition. It is an indicator of good keeper care.

The tooth wear index is determined by mesowear analysis (Croft et al. 2018). This method assesses the occlusal surfaces of the molars (the shapes of the cusps induced by wear) and classifies current and fossil herbivores as browsers or grazers. However, the age of the individual must also be taken into account when assessing mesowear. Very young or old animals should not be included. Microwear analysis (Croft et al. 2018), based on microscopic wear marks on tooth enamel, is used for a more accurate determination of the ratio of grasses, leaves, seeds and other food components during the last days of an animal's life.

The brachyodont tooth stops growing after eruption. The crown is relatively low. The relatively harder enamel on the tooth's surface forms a smooth, continuous thick layer. The bands of enamel around the dentin do not extend below the gum line and are flat on the surface with sharp edges. The crown ridges are high and sharp. These teeth are designed to bite and cut leaves. Slight wear may be caused by mutual abrasion of opposing teeth, but excessive abrasion caused by abrasive feed is undesirable.

A hypsodont tooth, with a high crown, also grows during the animal's adulthood. Cement builds up in layers on the elongated tooth body throughout the animal's life. The vertical bands of enamel around the dentin extends deeper below the gum line and is rounded on the surface. The occlusal relief is flattened and rougher with blunt bumps. It is designed more for crushing and grinding mouthfuls of tough grass. In some species, abrasion by abrasive feed is essential to maintain tooth length in a controlled manner and to maintain effective occlusion to grind the mouthful.

Foregut and stomach

The multi-chambered stomach of herbivorous mammals is a truly remarkable evolutionary refinement of the digestive tract. Apart from the pigs (Suidae), the foregut has independently evolved in various forms in all other herbivore families of artiodactyls. At first it was a two-chambered form, including true rumination, in the Camelids of the suborder Tylopoda. The origin of this lineage has been dated to 46.2 million years ago (Chen et al. 2019). Peccaries (Tayassuidae) and hippopotamids (Hippopotamidae) also have a two-chambered foregut, but it is morphologically and functionally dissimilar to that of the ruminants. The origin of the lineage of extant Ruminantia species is estimated to be 39.1 to 32.3 million years ago (Chen et al. 2019).

In the two-chambered form, a glandless foregut evolved in front of the stomach proper by part of the oesophagus transforming. This occurred in the earliest representatives of the basal group¹ of the suborder Ruminantia from the mouse deer family (Tragulidae). The morphologically and functionally most complex three-chambered foregut, improved upon by the omasum, appears later in all other families of ruminants, collectively the Pecora. Their evolutionary lineage diverged from the Tragulinas 23.3 to 20.8 million years ago (Chen et al. 2019). This highly specialized organ is behind the subsequent successful expansion and diversification of Pecora taxa.

The unique evolutionary functional advantage of the ruminants' rumen lies in its highly efficient digestion of large amounts of relatively readily available feed, or rather the excellent utilization of volatile fatty acids obtained mainly by the microbiome fermenting cellulose and hemicellulose, this in turn is

¹ a lineage cladogenetically close to the common ancestor, it is a descendant of one of the first branches from the group and is located near the root of its phylogenetic tree

also a source of valuable microbial protein for the animal. The microbiome symbiosis is made perfect use of by the ruminants (foregut fermenters). It is vital for them and relies on maximising the fermentation processes. It is precisely because it has been positioned before the actual enzymatic digestion in the spleen and small intestine that it can do so, as opposed to the less perfect use by, for example, the odd-toed animals (hindgut fermenters), where the main site of microbial digestion is in the large intestine.

The rumen primarily serves as a fermentation chamber, the food undergoes physical changes and is digested by microorganisms. It is divided by muscle pillars into several sacs, reinforced to varying degrees by muscle. The oesophagus opens into the rumen, which is also permanently open into the reticulum through a wide opening. The primary function of the entire foregut's mucous membrane is absorption, it is papillated to varying degrees, and is glandless. The papillae increase the rumen wall's absorptive surface area, thus facilitating the absorption of volatile fatty acids, which also maintains the homeostasis of microorganisms (prone to acidosis). The food is moistened and heavily mixed or stratified in the rumen. The degree of stratification or mixing of contents occurs due to differences in saliva. Thus, rumination is essentially a sorting mechanism based on the physical separation of size-differentiated fractions of the digestive material, which ensures that rumination is applied to large particles. The reticulum sends the large particles back for reprocessing by grinding, whereas the smaller particles are retained, fermented and then continue with further digestive processes. The differences in this sorting mechanism facilitate the fastest and most efficient processing of fibrous material for the Ruminantia group compared to all other ungulates, providing them with higher digestibility, higher feed utilization and higher potential uptake of additional diet.

The reticulum has an internal mucosa structure similar to a honeycomb. The sides of the hexagons vary in length and the crests vary in height. This variation is related to the species of ruminant. The crests increase the surface area and facilitate further absorption of volatile fatty acids. Again, small and large particles in the liquid digestate are sorted by flotation and sedimentation. The reticulum then works as a pump, the liquid with larger particles returns to the rumen, the dense digestate with small, fermented food particles advances further into the omasum. Poorly digested or improperly chewed food, the so-called physically effective fibre, stimulates the reticulum and the rumen to powerful contractions which return it via regurgitation through the oesophagus to the oral cavity for re-chewing, salivation and swallowing.

The omasum was a key innovation in the development of the foregut, a unique hallmark of the Pecora group's digestive anatomy. The omasum continues to ferment and reabsorb the fluid required for both washing out microbes and the mechanism of reticular separation. The mucosa forms crescent-shaped leaflets. The size of the leaflet surface is also related to food specialization and aids better water absorption. Moreover, the fluid would mean unnecessary dilution of the digestate in the abomasum and small intestine, so it is removed in the omasum. The genus cattle (*Bos*), have the largest and most efficient omasum.

The abomasum, or stomach proper, with the typical functions as such, is complex, lined with various types of glandular mucosa that forms cilia. Fermentation residues that have not been absorbed and microbes multiplied during fermentation in the foregut are digested here. The abomasum is connected by the pylorus to the small intestine and digestion is then carried out enzymatically, similar to monogastric animals.

Thanks to adaptations, ruminants have overcome the herbivore problem, the level of feed intake is negatively related to digestive efficiency, determined by factors such as the thoroughness of grinding the food by chewing and retaining the digestive material in the digestive tract. An additional increase in digestion efficiency lies in the omasum's output and the density (flowability) of the liquid fraction of the digestate. This is further aided by the symbiosis of the microbiome being "set" for biomass production (Clauss & Rössner 2014). Different ruminant species further differ not only in the level of these abilities but also in other significant morphophysiological differences.

Differences between ruminants

Different roughages show many physical and biochemical differences in nutrient content, structure and digestibility. The most important for ruminant nutrition is that the browse contains a higher percentage of nitrogenous substances and secondary metabolites (tannins, alkaloids, oxalates, etc.), while

the fibre has a higher proportion of lignin and pectin. Grasses, in general, contain more total fibre with a higher proportion of cellulose and, together with their silicate content, place relatively more resistance during processing and require more energy to chew than when processing browse. During digestion, browse breaks down into flat, polygonal particles which ferment faster, whereas grasses produce fibre-shaped particles.

Whether it is the type of diet, its specific properties, adaptive traits associated with the ingested fodder or genetically defined morphophysiological differences in digestion, ruminants can be divided by these criteria into those feeding on a very high proportion of leaves and herbs - moose-type browsers, and grasses or a mixture of monocots and dicots - grazers and cattle-type intermediates (Clauss et al. 2010). For illustration, the following explanation of genetically defined morphophysiological differences concerns species from opposite ends of the ruminant species spectrum. In between, however, there are many species with varying degrees of adaptation to the physiology of digestion (Hofmann 1989), depending on the stage of evolution towards the moose or cattle type.

Extreme browsers, the moose type, are characterized by brachyodont teeth. They have relatively viscous saliva that uses tannin-binding proteins as a defence strategy against secondary plant compounds in the foliage. Because the production of these proteins is a limiting factor, browsers, although they have large salivary glands, do not produce the same amount as grazers. The smaller amount, combined with the low flow rate of the high-density, viscous fluid, then consequently reduces the tendency to stratification in the ruminal mat.

The poor stratification mechanism of the mat prevents the separation of different sized particles and gas separation; therefore, bubbles are distributed evenly in the mat. The contents of the rumen of browsers appear to be homogeneous and therefore the wall papillae are uniform. The cusps of the reticulum are lower to prevent it being completely emptied during contractions during regurgitation for subsequent mastication. The smaller amount of viscous fluid in the foregut contents thus also does not require such a large omasum for resorption (Clauss et al. 2010). If browsers do ingest grass, they cannot use it sufficiently; in the long term, it is impossible for them to obtain enough nutrients and energy to meet all their needs from such diet alone.

Extreme grazers, such as cattle, are characterized by hypsodont teeth. The salivary glands are indeed smaller and produce a rather runnier saliva, but in larger quantities. The high flow of non-viscous fluid with lower density helps to stratify the mat. Layers separate due to individual particles floating and sedimenting in the fluid. A floating layer of undigested fibrous particles forms on the surface, entangled in the ruminal mat, with a liquid layer in the middle and a dense component, consisting of partly digested contents, on the bottom. Above the surface is a separate gas dome. This highly efficient stratification of the solid content takes a longer time. In contrast, the liquid fraction of the feed moves through the digestive tract faster than the larger particles of the solid fraction, effectively washing out even very fine particles such as bacteria from the digesta. This allows the subsequent continuous, increased "harvesting" of microbes from the foregut for autoenzymatic digestion by the animal in the abomasum (Clauss & Hummel 2017).

Cattle-type grazers are further characterized by incomplete rumen papillae, which decrease to completely disappear in the dorsal and ventral parts of the rumen. The reticular cusps are higher. The greater amount of fluid passing through the rumen and the reticulum is absorbed by a larger volume omasum. Due to the high fluid flow and more efficient microbial washout, grazers have a higher microbial yield of nitrogenous substances (per unit of fermented organic matter) produced in the rumen, digested in the abomasum and absorbed in the small intestine compared to browsers (Clauss et al. 2010). Grazers can cope relatively well with feeding on browse, however, in the longer term, because of their highly efficient digestion, grasses have a slower but ultimately higher digestibility than browse. Digestion of grasses requires more complicated retention mechanisms compared to browse - longer retention time of solid particles and conversely faster passage of fluid and greater foregut and intestinal capacity, but effective grazers have all these things and can use them.

Intermediates, despite adaptations typical of cattle-type digestive morphophysiology (Codron & Clauss 2010), have been able to maintain a degree of dietary flexibility due to the changing environmental conditions in which they live. This could be due to compensation by adaptive traits associated with the food currently ingested, such as tooth wear rate, size of masticatory muscles, surface area of individual rumen papillae and omasum leaflets.

Microbiome

Vertebrates are unable to digest plant fibre (especially cellulose, hemicellulose, lignin) with their own enzymes (autoenzymatically), instead they must rely on a symbiotic microbiome (alloenzymatic digestion). The ruminant foregut is populated by the following microscopic organisms (bacteria are the most important, followed by protozoa, fungi, etc.), whose primary specialization and essence is to convert the nutrients and energy stored in the fibres of plant matter into volatile fatty acids (acetic, propionic, butyric, etc.), which are the most essential nutrients and the main source of energy for themselves and the host animal. Putting it simply, the ruminants' fodder is essentially food for the microbiome and the microbiome itself, with its digestion products, is then food for the ruminant.

With the constant propagation of the microbiome and the mechanism of its being washed out of the rumen, in the presence of large amounts of fluid, it is subsequently absorbed as microbial nitrogen in the small intestine. And new generations of microbes continue to ferment all carbohydrates into volatile fatty acids. Again, this process works best in an environment with high water, saliva and microbial mucus content. The fluid contains bicarbonate and phosphate, which act as a buffer to keep the rumen pH at optimal levels. Plant fibre is fermented slowly and volatile fatty acids can be digested as they are produced. In this case, the fermentation chamber's environment and pH remain more or less stable.

If, for various reasons, the conditions and health of the organism or the environment of the rumen itself change, for example due to inappropriate dietary item, the microbiome must react via its composition and try to compensate. After overcoming such a minor situation, the microbiome always tends to return to its specific normal. However, if the situation is serious, or if there are frequent pH fluctuations and changes in the fermentation chamber, a condition called dysbiosis occurs, i.e. a disturbance in the balance of the population, leading to a decrease in the diversity of microorganisms or even a decrease in "good" and an increase in "bad" microbes. The type of feed can influence the fluctuations in the growth of microorganisms within the rumen.

Nutritional diseases

Only feed that creates a set of physical and chemical properties and conditions at the main site of digestion, the foregut in ruminants, so that it maintains the health of the animal and its microbiome can be considered suitable or correct. If animals are fed unnatural and inappropriate feeds that do not correspond to these properties, conditions and digestive adaptations, then this can lead to a range of digestive disorders and metabolic diseases (González et al. 2012). Diets containing relevant amounts of inappropriate, concentrated ingredients can significantly alter essential, genetically defined rumen functions such as content stratification (Tahas et al. 2017). Impaired rumen function may then also pose a problem even with the correct feed component. It is essential to correctly define the cause of the problem, but logically it should never be the natural diet. Therefore, it is necessary to approximate it as much as possible in captivity.

Feeding roughage provides a favourable environment for beneficial cellulolytic bacteria to grow in. Excessive starches and simple sugars in the feed lead to an unfavourable environment for cellulolytic bacteria and, in contrast, one favourable for the growth of amylolytic bacteria. If the organism is, to some extent, able to compensate for such feed by adaptive features of the digestive system, obesity is usually the result, and has been shown to be associated with cardiovascular problems and reproductive disorders. Sugars and starches are fermented very rapidly compared to fibre, if the microbiome produces more volatile fatty acids than can be absorbed and the pH starts to drop in the fermentation chamber, due to excessive fermentation, this leads to acidosis. The consequence is diarrhoea, bloating, constipation and rumenitis. If acidosis is severe with repeated fluctuations in pH and changes in the proportion and growth of microorganisms, dysbiosis occurs. In this case, when microbial metabolism is less efficient, there is a risk of malfermentation and subsequent poor nutrient utilization or completely unused nutrients being washed out. This is then linked to a further possible cascade of various health problems, low intake and weight loss, a chronic lack of energy, laminitis and overgrown hooves, liver abscesses and even a general reduction in the animal's lifespan. Such feed is therefore not only risky and life-threatening, but also unnecessarily wasteful.

The microbiome is also involved in detoxification and immune processes, in the right amount and composition it inhibits the development of pathogens.

Behaviour

Particularly abnormal oral behaviour can appear in herbivores in captivity, for example excessively licking the surrounding objects, walls, licking and biting the fur of other animals. Another behaviour that is also quite common is pica, such as imbibing urine, faeces, animal-based feed, etc. Stereotypic behaviour, excessive aggression in defence of dietary items or cannibalism, are other typical forms of abnormal behaviour. These problems may be caused by errors in nutrition or feeding techniques. The reason is unsatisfied foraging behaviour, the wrong type or lack of feed, and the day becomes empty for the animals.

Ungulates spend about 8–10 hours a day searching for and nibbling the best leaves or grazing land. Rumination means the animal has a constant intake of feed. The composition of the feed influences the additional time spent ruminating. A cow fed on hay ruminates for an average of 8 hours, whereas concentrated feeds reduce this time to just 2.5 hours per day. Rumination is also a defensive strategy. After ingesting large amounts of forage and then ruminating while resting in a safe place, the animal conserves significant amounts of energy while reducing the risk of predation. Feeding enrichment usually mimics the phase of searching for or hunting the staple food, i.e. the challenging part of obtaining energy. For ruminants, the relative abundance of plant material represents the easy part of obtaining energy, whereas the challenging part is digesting this feed. Thus, the term enrichment for ruminants can simply be thought of as a full manger, or an unrestricted amount of suitable, easily eaten, roughage. However, feeding technique is also important; grazers should take their feed from the ground, floor or trough, whereas browsers should take their feed from mangers or suspended at several points around the exposition. Correct feeding technique can prevent some injuries and infections, but also common problems related to excessive wear or incorrect tooth growth.

Recommendations

For the health of the organism, proper foregut function and efficient digestion, it is necessary to accept the adaptations of ruminant digestion. The entire complex process of digestion is related to symbiosis, fermentation and the trophic utilization of the microorganisms in the rumen, the intrinsic stratification mechanisms of the foregut and rumination. The most important recommendation is not to disturb the balance of the environment and the contents of the fermentation chambers. The foregut and ruminal digestion of ruminants only works properly and very efficiently when fed high fibre feeds. It doesn't work so well when fed energy-dense, low fibre feeds such as fruit, root vegetables or cereals. It can simply be shown that after feeding significant amounts of inappropriate types of concentrated feed, the animal reduces its total roughage intake.

Therefore, if it is undesirable to disturb the fermentation process by using concentrated feeds, but there is still a need to increase the energy intake of any animal, an increase in the total amount of feed intake is suggested. This can be achieved in ruminants by increasing the efficiency of fermentative digestion. Digestion of plant fibre by the microbiome is more efficient the longer it takes or the longer the average gastrointestinal retention time (enough water, no concentrates and changing hay for hay that has better uptake). Alternatively, a more thoroughly chewed mouthful, i.e. finer particles of plant fibres, guarantees a higher energy intake. For the breeder, in this case, the prevention of issues related to tooth health is of primary importance.

Thus, poorly chosen roughage, a lack of neutral detergent fibre (NDF) or additional added sugars and starches in the diet cause problems for ruminants kept in captivity. The NDF content (i.e. cellulose, hemicellulose, lignin) in the dry matter of grass forage varies from 55 – 78%, for alfalfa forage it is 38 – 49% and for browse it is 30 – 46%, depending on species and maturity. Grass and alfalfa forage and browse contain negligible amounts of starches, 0 – 7%, and 2 – 16% of simple sugars in the dry matter (EAZA Giraffe EEPs 2006). For the needs of many cattle type grazers, grass hay or straw of low or medium nutritional quality is more expedient. However, the hygiene must always be impeccable. If it is necessary to meet an increased requirement, for example during lactation, this can be done by using hay

with a higher nutritional value, adding greens or silage. Moose-type browsers, which have the most demanding needs, require alfalfa hay of high nutritional quality. During periods of increased nutrient and energy needs, hay or silage with a higher percentage of leaves or a higher proportion of green browse than alfalfa hay can be used. For ungulates kept in captivity it is absolutely crucial to offer various types of roughage, especially in situations where energy or nutritional requirements increase, and with the addition of a reasonable amount of suitable supplementary, mineralized pellets, it is possible to have animals in perfect condition. Even the frequent condition of variety in the fodder ration can be ensured by offering different roughages with varying nutritional value.

Regular assessments are made of the condition, weight and shape and consistency of the faeces to check an animal's nutritional status. Fecal and body condition scores or comparisons with wild species can help to objectively assess the individual.

Conclusion

Understanding the development and function of the rumen is fundamental for ruminant breeding in institutions with a focus on environmental education. It is dangerous, unnatural and unprofessional to feed inappropriate, energy-concentrated feeds when presenting these animals. It is essential to create the conditions to mimic the natural feeding behaviour associated with their exceptional adaptations to the digestive system.

Acknowledgements

Our thanks go to RNDr. Jan Robovský, Ph.D., for his observations, comments and for providing other valuable sources of information. We would like to thank Mgr. Jaroslav Šimek Ph.D., who provided comments on the text.