

Strategije preživača i glodavaca pri probavi biljne hrane, te probava kod glodavaca s različitim načinima prehrane

Rendulić, Maja

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Food Technology and Biotechnology / Sveučilište u Zagrebu, Prehrambeno-biotehnološki fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:159:643386>

Rights / Prava: [Attribution-NoDerivatives 4.0 International/Imenovanje-Bez prerada 4.0 međunarodna](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-14**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Food Technology and Biotechnology](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prehrambeno-biotehnološki fakultet
Preddiplomski studij Nutricionizam

Maja Rendulić

7358/N

**STRATEGIJE PREŽIVAČA I GLODAVACA PRI PROBAVI BILJNE HRANE, TE
PROBAVA KOD GLODAVACA S RAZLIČITIM NAČINIMA PREHRANE**

ZAVRŠNI RAD

Predmet: Biologija 2

Mentor: doc. dr. sc. Tomislav Vladušić

Zagreb, 2020.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Završni rad

Sveučilište u Zagrebu

Prehrambeno-biotehnološki fakultet

Preddiplomski sveučilišni studij Nutricionizam

Zavod za biokemijsko inženjerstvo

Laboratorij za biologiju i genetiku mikroorganizama

Znanstveno područje: Biotehničke znanosti

Znanstveno polje: Nutricionizam

Strategije preživača i glodavaca pri probavi biljne hrane, te probava kod glodavaca s različitim načinima prehrane

Maja Rendulić, 0058210231

Sažetak: Osnovna podjela životinja s obzirom na prehranu jest na biljojede, svejede i mesojede. Biljna je prehrana najkompliciranija – herbivori su morali razviti posebne strategije kako bi što efikasnije iskoristili teško dostupne izvore energije. Želudac preživača podijeljen je na četiri dijela, a iz njega se hrana vraća nazad u usta na dodatno usitnjavanje. Zahvaljujući veličini, hrana se u probavnom sustavu može dugo zadržavati, što omogućuje njeno bolje iskorištavanje. Iako su daleko manji od preživača i biljojedni glodavci preživljavaju na slabo probavljivoj hrani – u slijepom crijevu zadržavaju lakše probavljive frakcije, dok teško probavljiva vlakna brzo i lako prolaze dalje što omogućava viši i češći unos. Koprofagijom postaju dostupni nutrijenti koje je sintetizirala njihova mikroflora. Neki se glodavci pak hrane sjemenkama, voćem, ili drugim životinjama – njihovi se probavni sustavi uvelike međusobno razlikuju te su potpuno prilagođeni kemijskim i fizikalnim karakteristikama prehrane.

Ključne riječi: glodavci, preživači, probavljivost

Rad sadrži: 30 stranica, 15 slika, 1 tablica, 109 literaturnih navoda, 0 priloga

Jezik izvornika: hrvatski

Rad je u tiskanom i elektroničkom obliku pohranjen u knjižnici Prehrambeno-biotehnološkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, Kačićeva 23, 10 000 Zagreb

Mentor: doc. dr. sc. Tomislav Vladušić

Pomoć pri izradi: doc. dr. sc. Duje Lisičić, mag. biol. Maja Damjanović

Datum obrane: srpanj 2020.

BASIC DOCUMENTATION CARD

Bachelor thesis

University of Zagreb

Faculty of Food Technology and Biotechnology

University undergraduate study Nutrition

Department of Biochemical Engineering

Laboratory for Biology and Microbial Genetics

Scientific area: Biotechnical Sciences

Scientific field: Nutrition

Ruminant and rodent strategies in digestion of plant material, and digestion in rodents with different diet types

Maja Rendulić, 0058210231

Abstract: According to their diet, animals are classified as herbivores, omnivores or carnivores. Herbivorous diet is the most complicated – herbivores have had to develop special strategies in order to utilize energy sources with limited nutrient availability. The ruminant stomach is separated into four chambers, from which food can return to the mouth for further grinding. Their large body size allows the food to be retained in the GI tract for a long time, to extract as much nutrients as possible. Although much smaller, herbivorous rodents are also surviving on a low quality diet – digestible fractions are retained in the cecum while the passage of less digestible fibre is facilitated, which allows for a higher food intake. Nutrients synthesized by gut microflora become more available by coprophagy. Various rodents feed on grains, fruits, or other animals – their digestive systems show many differences and are adapted to the chemical and physical characteristics of their diets.

Keywords: digestibility, rodent, ruminant

Thesis contains: 30 pages, 15 figures, 1 table, 109 references, 0 supplements

Original in: Croatian

Thesis is in printed and electronic form deposited in the library of the Faculty of Food Technology and Biotechnology, University of Zagreb, Kačićeva 23, 10 000 Zagreb

Mentor: Assist. prof. Tomislav Vladušić

Technical support and assistance: Assist. prof. Duje Lisičić, mag. biol. Maja Damjanović

Defence date: July 2020

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. TEORIJSKI DIO	2
2.1. PROBAVLJIVOST	2
2.1.1. Probavljivost biljne hrane i vlakana	2
2.2. PREŽIVAČI	6
2.2.1. Fiziologija probave preživača	6
2.3. GLODAVCI	9
2.3.1. Striktni herbivori	10
2.3.2. Frugivori, granivori i omnivori	15
2.3.3. Insektivori i karnivori	18
3. ZAKLJUČAK	22
4. POPIS LITERATURE	23

1. UVOD

Fiziologija probave ovisi o kemijskim i fizikalnim karakteristikama prehrane. Potraga, odabir hrane, način hranjenja te iskorištavanja hranjivih tvari prilagođeni su prehrani pojedinog organizma (Moyes i Schulte, 2014; Grbeša, 2017). Osnovna podjela životinja s obzirom na hranu koju konzumiraju jest na biljojede, svejede i mesojede, a njihovi se probavni sustavi međusobno poprilično razlikuju kako bi maksimalno iskoristili unesene hranjive tvari. Svaki je njihov dio, od usta do debelog crijeva, građom i funkcijom potpuno prilagođen određenoj vrsti hrane. Razvoj prohodnog probavila omogućio je razvoj specijaliziranih regija, primjerice za skladištenje hrane, za probavu, apsorpciju... Modifikacije probavila pogotovo su bile nužne za poboljšanje probavljivosti biljne hrane s vrlo visokim sadržajem vlakana, a niskom energetsom vrijednošću (Kay, 1998; Moyes i Schulte, 2014). Naime, niti jedna životinja ne može proizvesti enzime potrebne za razgradnju celuloze koja tvori staničnu stijenku biljaka (Kay, 1998; Pough i sur., 2009). Biljojedi se na različite načine nose s ovom preprekom – u simbiotskom su odnosu s mikroorganizmima koji posjeduju gen koji kodira za celulazu, povećanom površinom probavnog sustava povišena je efikasnost apsorpcije nutrijenata, zubi su im građeni tako da probiju staničnu stijenku i time oslobode lako probavljiv stanični sadržaj (Kay, 1998; Moyes i Schulte, 2014; Pough i sur., 2009). No i među njima postoje razlike – nije isto hrani li se životinja isključivo vlaknastom vegetacijom ili u svoju prehranu uvrštava npr. sjemenke i voće (Hintz i sur., 1978). Kod poligastričnih preživača većina se celuloze razgradi u predželucima. Produkti mikrobne fermentacije odlaze u ostatak gastrointestinalnog trakta, gdje ih razgrađuju enzimi životinje, apsorbiraju se te služe kao izvor nutrijenata. Njihov im voluminozan probavni sustav omogućava dugo zadržavanje hrane i samim time njeno potpunije iskorištavanje (Kay, 2009; Grbeša, 2017). Usprkos malenosti tijela te jednostavnom želucu i biljojedni glodavci preživljavaju na slabo probavljivoj hrani – suprotno preživačima njihova je strategija omogućiti što brži prolaz hrane kroz probavni sustav te tako potaknuti viši i češći unos (Björnhag, 1987; Hume 1989; Björnhag 1994; Meyer, 2010). Velika ih većina prakticira koprofagiju, tj. unos vlastitog fecesa, čime postaju dostupni nutrijenti poput vitamina i aminokiselina koje je sintetizirala njihova mikroflora a koji se nisu uspjeli apsorbirati u probavilu. Naposljetku, pojedini se glodavci hrane i insektima ili mesom, što se odražava na građu i funkciju njihovog GI sustava (Yarto-Jaramillo, 2015). Cilj ovoga rada jest usporediti strategije kojima glodavci i preživači, kao predstavnici dva kraja biljojednog spektra, probavljaju vlaknastu biljnu hranu i preživljavaju na njoj, te usporediti morfologiju i fiziologiju probavnih sustava glodavaca kao predstavnika sva tri osnovna tipa prehrane.

2. TEORIJSKI DIO

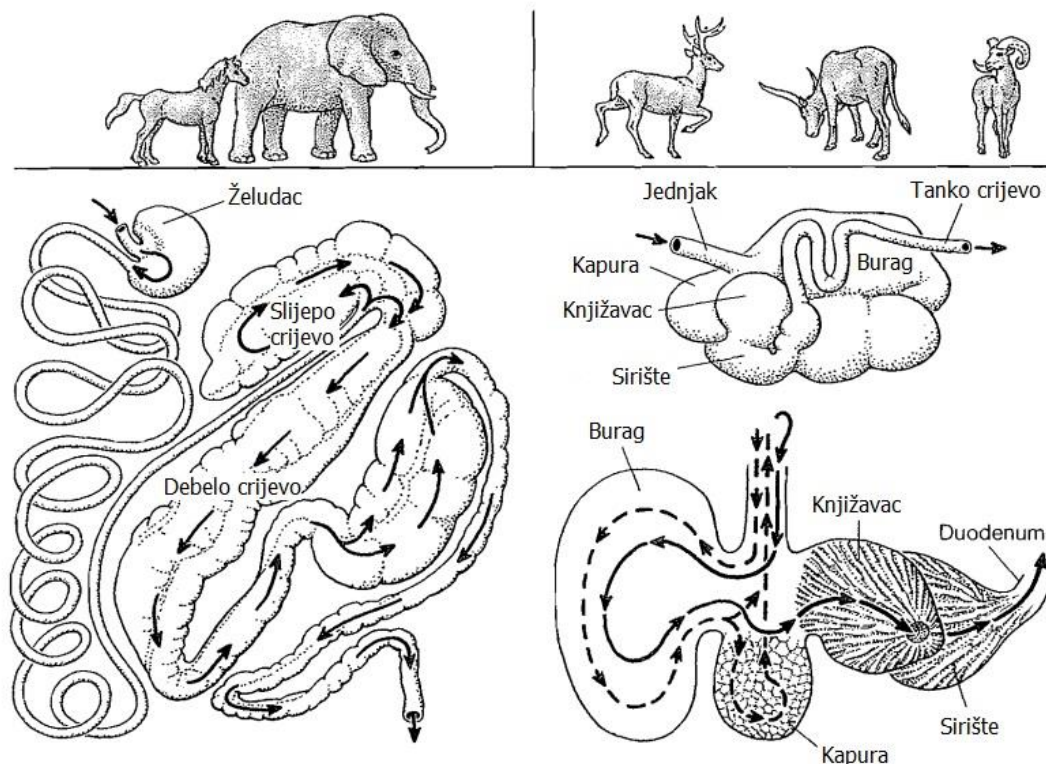
2.1. PROBAVLJIVOST

Probavljivost služi kao indikator kvalitete hrane, te pokazuje koja je životinjska vrsta najbolje prilagođena iskorištavanju određene hrane (Bayley, 1978). Niža je probavljivost hrane koja sadrži puno zaštitnih tvari, poput vlakana u slami te keratina u kopitima i dlaci – tako su vegetativni dijelovi biljaka koje unose striktni herbivori, kao što su preživači i neki glodavci, teže probavljivi od hranjivih tvari iz, primjerice, sjemenki, plodova i mesa (Kay, 1998; Grbeša, 2017). Slabo probavljivu hranu životinje moraju unijeti u većoj količini kako bi podmirile svoje nutritivne potrebe, a za njeno je iskorištavanje potreban i velik probavni trakt – zato biljojedi u pravilu imaju veće probavne sustave nego mesojedi. Neprobavljeni se i neapsorbirani sastojci izlučuju fecesom, dakle mesojedi na lako probavljivoj hrani proizvode manje fecesa po kilogramu tjelesne mase nego biljojedi (Grbeša, 2017). *In vivo* metoda određivanja probavljivosti uključuje mjerenje količine nutrijenta u pojedenoj hrani te u izbačenom fecesu – oduzimanjem druge vrijednosti od prve moguće je saznati koliko se hranjive tvari probavilo te potencijalno apsorbiralo u organizmu životinje, a koliko je izlučeno fecesom. Probavljivost se računa kao omjer apsorpcije i unosa nutrijenata (Allen i Mertens, 1998; Grbeša, 2017). Na taj način dobivena probavljivost je prividna, tj. ne uračunava izlučene tvari nastale endogenom sintezom i uglavnom je manja od stvarne (Grbeša, 2017). Osnovna, tj. Weende analiza koju su 1860. godine razvili Henneberg i Stohmann, obuhvaća određivanje sadržaja vlage, pepela, sirove masti, sirovog proteina te sirovih vlakana. Nedušične ekstraktivne tvari (NET) kojima pripadaju škrob i šećeri se ne određuju eksperimentalno, već se njihova količina računa kao razlika između 100% i zbroja udjela osnovnih kemijskih sastojaka, tj. zbroja udjela sirovih proteina, masti i vlakana (Greenfield i Southgate, 2003).

2.1.1. Probavljivost biljne hrane i vlakana

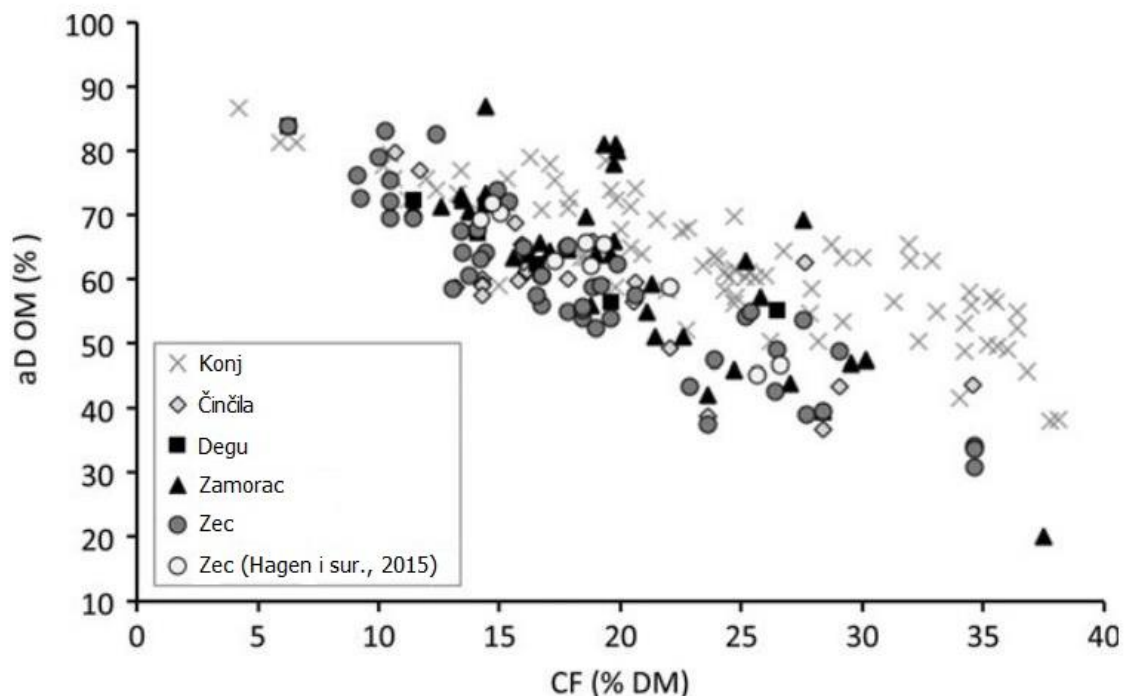
Prilikom analiziranja hrane biljojeda nije dovoljno odrediti samo ukupna sirova vlakna, budući da ona ne pokazuju njen sastav u potpunosti. Potrebno je posebno utvrditi sadržaj celuloze, hemiceluloze i lignina. U tu se svrhu, kuhanjem u neutralnoj ili kiseloj otopini detergenta, dodatno određuju neutralna detergent vlakna (eng. *Neutral Detergent Fibre*, NDF) koja se sastoje od sva tri navedena spoja, kisela detergent vlakna (eng. *Acid Detergent Fibre*, ADF)

celuloza i lignin, te kiseli detergent lignin (eng. *Acid Detergent Lignin*, ADL) (Hatfield i sur., 1994; Van Soest, 1994; Grbeša, 2017). NDF čine 30 – 80% organske tvari voluminozne hrane, dok je ostatak gotovo potpuno probavljiv stanični sadržaj. Naime, biljna je stanica okružena staničnom stijenkom koja predstavlja fizičku potporu biljci, pruža joj čvrstoću, otpornost na bolesti, nametnike i hladnoću te ju štiti od napada biljojeda (Buxton i Redfearn, 1997; Bozinovic i Torres-Contreras, 1998). Građena je od različitih ugljikohidrata (celuloze, hemiceluloze, pektina) povezanih s ligninom, kutinom, taninima i silikatima (Grbeša, 2017). Celuloza čini većinu stijenke – 40 do 50% suhe tvari biljke (Ward, 1981). Molekule glukoze u ovome su polisaharidu međusobno povezane β -1,4 glikozidnim vezama za čije razlaganje životinje ne posjeduju enzime (Kay, 1998). Većina životinja celulozu izlučuje, a neke ju pak iskorištavaju kao glavni izvor energije zahvaljujući simbiotskom odnosu s mikroorganizmima koji posjeduju gen koji kodira za neku od celulaza (Moyes i Schulte, 2014). Oni se nalaze u posebnim odjeljcima probavnog sustava, a pritom razlikujemo dva glavna mjesta fermentacije, tj. mikrobne razgradnje u probavilu – u prednjem i u stražnjem dijelu probavila (slika 1) (Pough i sur., 2009).



Slika 1. Razlika probavnih sustava s obzirom na glavno mjesto fermentacije. Lijevo: fermentacija u stražnjem dijelu probavila – povećano slijepo i debelo crijevo. Desno: fermentacija u prednjem dijelu probavila – segmentirani želudac preživača (preuzeto iz Pough i sur., 2009).

Kod primjerice koala, slonova, zečeva i mnogih glodavaca te kod neparnoprstaša poput konja, magaraca, zebri, tapira i nosoroga (ADW, 2001a), mikrobn je fermentacija u stražnjem dijelu gastrointestinalnog sustava. Te su životinje monogastrične, želudac im je jednostavne građe, a slijepo i debelo crijevo su povećani i razvijeni. Fermentacija se događa u prednjem dijelu probavila poligastričnih preživača, poput goveda, ovaca, koza, žirafa, antilopa i jelena (ADW, 2011), tj. u predželucu podijeljenom na tri dijela. Hranu probavljaju iznimno sporo – u probavnom sustavu krave ona se zadržava 70 do 100 sati, dok je kod konja riječ o svega 30 do 45 sati (Pough i sur., 2009). No, preživači su uglavnom uspješniji pri probavi vlakana – Hintz (1969) je pokazao kako konji probavljaju vlakna sijena s efikasnošću za trećinu manjom nego krave.



Slika 2. Ovisnost prividne probavljivosti organske tvari (aD OM) o sadržaju sirovih vlakana u suhoj tvari (% CF u DM) kod zečeva iz istraživanja Hagen i sur. (2015), koje su oni usporedili s podacima iz literature za zečeve, zamorce, degue, činčile i konje (preuzeto iz Hagen i sur., 2015).

Demment i Van Soest (1985) te Ilius i Gordon (1992) tvrde da su životinje veće tjelesne mase uspješnije u iskorištavanju energije iz biljne hrane i bolje prilagođene njenoj konzumaciji nego što su male životinje. Sukladno tome, Slade i Hintz (1969) su otkrili kako konji probavljaju vlakna više nego dvostruko efikasnije od zečeva. To se slaže i s pretpostavkom da smanjenje kvalitete hrane, tj. smanjenje probavljivosti i povišenje razine vlakana, predstavlja manje značajan problem velikim biljojedima (Castle i Wunder, 1995). Tu su tvrdnju grafički prikazali i Hagen i sur. (2015), usporedivši svoje s literaturnim

podacima o probavljivosti organske tvari u ovisnosti o sadržaju vlakana za zečeve, zamorce, degue, činčile i konje (slika 2). S porastom koncentracije vlakana vidljiv je blaži pad u probavljivosti organske tvari kod konja nego kod malih sisavaca.

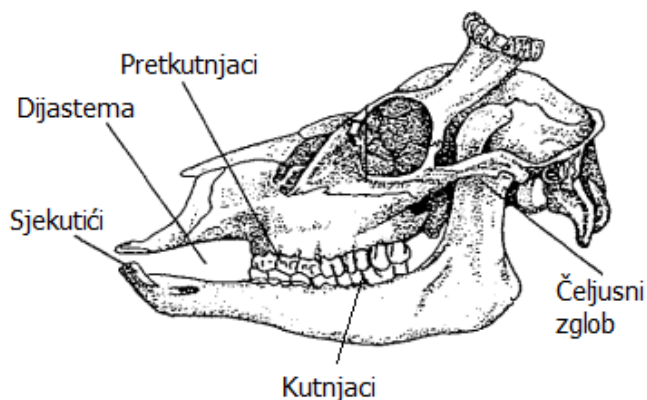
Vlakna smanjuju iskorištenje energije te probavljivost ostalih nutrijenata iz hrane, što je također vidljivo iz slike 2. Pri nižoj koncentraciji vlakana u hrani (0 do 10 %), probavljivost organske tvari je vrlo visoka (70 do 90 %) i uglavnom jednaka među vrstama (Hagen i sur., 2015). Jedan je od glavnih ograničavajućih faktora je lignin – fenolni polimer koji biljkama daje čvrstu strukturu i mehaničku potporu, a nerazgradiv je i za enzime životinja i za enzime bakterija (Buxton i Redfearn, 1997; Grbeša, 2017). Mnoga su istraživanja pokazala negativnu korelaciju između koncentracije lignina i probavljivosti voluminozne krme (Sullivan, 1959; Johnson i sur., 1962; Tomlin i sur., 1964). Naime, lignin se ferulnim mostovima veže za polisaharide stanične stijenke sprječavajući njihovu enzimatsku razgradnju (Jung i Deetz, 1993; Jung i Allen, 1995). Biodostupnost hranjivih tvari i energije ovisi o količini, vrsti, omjerima i strukturi prisutnih vlakana, što pak ovisi o vrsti, starosti, dijelu biljke i načinu prerade i skladištenja (Buxton i Redfearn, 1997; Grbeša, 2017). U pravilu su najlakše probavljive sjemenke, zatim zeleni listovi dvosupnica, a najmanje su probavljivi izdanci jednosupnica (Batzli i Cole, 1979). Vegetativni dijelovi biljke, list i stabljika, glavni su izvori vlakana (Grbeša, 2017). Stabljike su velikim dijelom građene od potpornog i provodnog, visoko lignificiranog tkiva, dok većinu listova čini mezofil tanke stanične stijenke koja sadrži zanemarive količine lignina. Sazrijevanjem raste koncentracija vlakana u biljci, kao i udio stabljike (Delmer i Stone, 1988; Buxton i Redfearn, 1997). Omjer lista i stabljike je odličan pokazatelj hranjivosti biljke – životinje radije jedu mlađe biljke s većim udjelom listova, od njih dobiju i više energije te ih brže probavljaju (Smith i sur., 1972; Minson, 1982; Grbeša, 2017). Uz vlakna i sekundarni biljni metaboliti mogu biti izrazito ograničavajući, a pritom djeluju na više načina – toksični su (Beardsley, 1990; Gilmore i sur., 2001), ometaju probavne procese i smanjuju probavljivost (Palo i Robbins, 1991). Neke biljke pokazuju promjene u skladu s godišnjim dobima – tako na primjer, u području sredozemne klime, biljke su u jesen i zimu više probavljivosti i sadrže veće koncentracije nutrijenata, a manje vlakana i sekundarnih metabolita nego u proljeće i ljeto. Životinje takvih podneblja moraju se moći prilagoditi sezonskim promjenama (Palo i Robbins, 1991). U svakom slučaju, na odabir hrane utječe više faktora. Osim fizikalno-kemijskih svojstava hrane i njene kvalitete, važni su parametri i dostupnost, količina, vrijeme potrebno za njen pronalazak, rizik od predatora kojemu se biljojed pritom izlaže te fiziologija probave same životinje (Bozinovic i Martínez del Río, 1996; Bozinovic i Torres-Contreras, 1998).

2.2. PREŽIVAČI

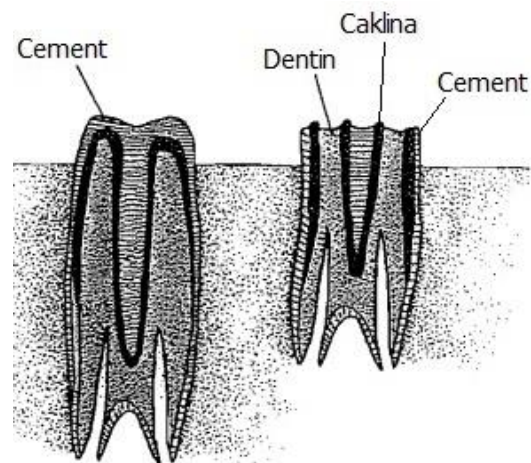
Preživačima pripadaju goveda, ovce, koze, žirafe, antilope i jeleni. To su poligastrični parnoprstaši podreda Ruminantia unutar reda Artiodactyla. Naziv su dobili po procesu preživanja – ponovnog žvakanja djelomično razgrađene hrane koja se vraća iz predželudaca u usta (ADW, 2001a). Probavni je sustav preživača visoko specijaliziran za probavu vegetativnih dijelova biljaka i omogućava im njihovo korištenje kao jedinog izvora energije i nutrijenata. Kao i drugi sisavci, oni sami ne mogu razgraditi celulozne stanične stijenke biljaka već se oslanjaju na mikroorganizme u svojim predželucima (Hofmann, 1989; Kay, 1998).

2.2.1. Fiziologija probave preživača

Proces hranjenja započinje ustima. Jezik je dugačak i mišićav – pašna goveda njime omotaju snop trave te ga otkinu (Young, 1962; Grbeša 2017). Brsne životinje poput ovaca, koza, žirafa i losova odgrizaju hranu i koriste usne za unos, a odabiru hranjivije dijelove biljaka – listove, plodove, cvjetove i mlade izdanke (Grbeša, 2017). Ako je dostupna hrana iznimno bogata vlaknima i vrlo niske probavljivosti preživači ju neće moći dovoljno brzo probaviti, te će naposljetku smanjiti unos (Ulyat, 1973; Meyer i sur., 2010). Lubanje su im prilagođene dugotrajnom žvakanju vrlo abrazivnih vlakana voluminozne hrane (slika 3). Gornje sjekutiće nemaju, na njihovom je mjestu odebljala sluznica kao dentalna ploča, a najčešće nemaju ni očnjake. Pretkutnjaci i kutnjaci su vrlo veliki i četvrtastog oblika (Young, 1962; Babić i Hraste, 2006; ADW, 2011). Između sjekutića i stražnjih zuba nalazi se praznina koja se naziva dijastema. Zubi im moraju biti vrlo čvrsti i trajni kako bi mogli izdržati neprestano trošenje i trenje žvakanjem vegetacije koja je mnogo grublja od ostalih vrsta hrane. Naime, pretkutnjaci i kutnjaci su im tzv. hipsodontnog tipa (slika 4) – kruna im dopire vrlo duboko ispod desni, što omogućava kontinuirano izbijanje zuba (do određene granice) kako bi se održala njegova veličina. Za razliku od većine ostalih sisavaca, sloj cementa prekriva čitavu površinu zuba. Žvakanjem se postupno izlizuje otkrivajući dentin i caklinu koji se troše različitim brzinama, što rezultira hrapavom površinom. Žvaču pomicanjem čeljusti lijevo-desno, usitnjavajući hranu između izbočina na zubima (Young, 1962; Pough i sur., 2009). Hrana se u ustima kratkotrajno žvače, obilno natapa slinom te se guta (Grbeša, 2017).



Slika 3. Lubanja jelena (preuzeto iz Pough i sur., 2006).



Slika 4. Hipsodontni kutnjaci jelena. Lijevo: cement koji prekriva novi, neistrošeni zub. Desno: izlizani zub, vidljivi oštri grebeni dentina, cakline i cementa (preuzeto iz Pough i sur., 2006).

Želudac preživača je četverodijelan i sastoji se od kapure (retikuluma), buraga (rumena), knjižavca (listavca ili omasuma) te sirišta ili abomasuma (desni dio slike 1). Prva su tri predželuci, a posljednji je pravi želudac. Predželuci predstavljaju glavno mjesto fermentacije i budući da se slabo probavljiva hrana mora dugo skladištiti (i do 60 sati) velikog su volumena – burag doseže do 220 litara (Babić i Hraste, 2006; Grbeša, 2017). Zbog toga velike životinje poput krava i bizona mogu bolje i potpunije iskorištavati vlakna, te dulje preživjeti na hrani niske kvalitete nego maleni preživači poput koza i ovaca (Grbeša, 2017). Manji preživači moraju biti izbirljiviji pri odabiru, hraneći se lakše probavljivom hranom kako bi dobili što više energije iz što manjeg volumena hrane. Taj je odnos odlično vidljiv i kod afričkih sisavaca. Dik-dik, najmanja antilopa na svijetu tjelesne mase od oko 3 kg, hrani se samo nekim biljkama i to njihovim određenim dijelovima – mladim listovima i voćem. Eland antilope i bivoli među najvećim su biljojedima tog kontinenta, dosežu i do 900 kg. Hrane se neselektivno, a svoje energetske potrebe zadovoljavaju unosom velike količine biljaka niske kvalitete (Pough i sur., 2009).

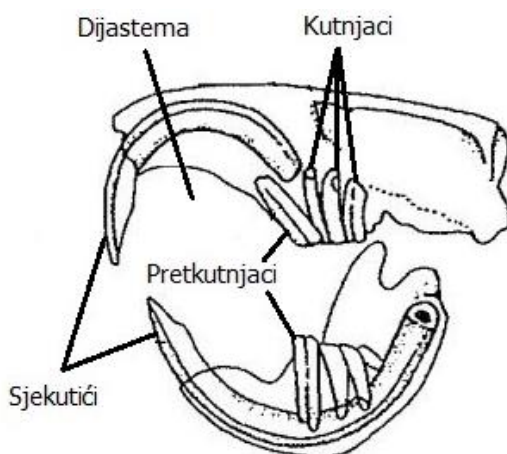
Hrana najprije dopijeva u kapuru i burag, gdje se miješa i podvrgava enzimskoj razgradnji (Pough i sur., 2009; Moyes i Schulte, 2014). Bakterije čine većinu mikroorganizama predželudaca (Grbeša, 2017), a glavne su fibrolitičke vrste *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus flavefaciens*, *Ruminococcus albus* i *Butyrivibrio fibrisolvens* (Cheng i sur., 1991). Tu se još nalaze i protozoe s celulolitičkom aktivnošću (Gijzen i sur., 1988) i gljive

koje razgrađuju otporna tkiva poput provodnog i mehaničkog (Akin, 1989) te mogu probiti kutikulu i lignificirane stanične stijenke, olakšavajući pristup bakterijama (Akin, 1986). Glavni su produkti fermentacije kratkolančane hlapljive masne kiseline (eng. *Volatile Fatty Acid*, VFA; octena, propionska i maslačna) i plinovi (metan, ugljikov dioksid, amonijak) (Mackie i White, 1990). Uz celulozu bakterije razgrađuju i proteine hrane niske kvalitete, a tako dobivene aminokiseline ugrađuju u vlastite proteine. Za razliku od životinja, pritom su u stanju sintetizirati sve esencijalne aminokiseline (Pough i sur., 2009). Osim fermentacije hrane, mikroorganizmi imaju važnu ulogu i u detoksikaciji sekundarnih metabolita – fitotoksina i mikotoksina (Mackie i White, 1990). U buragu se razlikuje nekoliko slojeva – gornji plinoviti i donji tekući sa sitnim, otopljenim česticama hrane, na čijoj se površini nalaze krupnije čestice. Taj se krupniji dio ponovno vraća u usta na dodatno usitnjavanje (Grbeša, 2017). Upravo zbog tog procesa preživači ne trebaju pretjerano detaljno prožvakati hranu pri samom unosu, budući da se ona prvo u predželucima djelomično razgrađuje i omekšava, a zatim se ponovno žvače (Pough i sur., 2009). To im omogućuje da hranu brzo pojedu i sklone se kako bi ju probavili na miru i u sigurnosti (Young, 1962), što je važna prilagodba u obrani od predatora. Upravo zbog procesa preživljanja, čestice hrane se daleko dulje zadržavaju u predželucima nego njena tekuća frakcija što dovodi do boljeg iskorištavanja vlaknaste hrane, a preživače čini uspješnijima od nepreživača slične veličine (Hintz, 1969; Demment i Van Soest, 1985; Sakaguchi, 2003; Steuer i sur., 2010). Vrijeme zadržavanja himusa u buragu usko je vezano uz probavljivost vlakana (Van Soest, 1994). Čestice mogu prijeći dalje u knjižavac, a potom i u sirište, tek kada su dovoljno sitne. Uz njih, iz predželudaca dolazi i višak mikroorganizama koje razgrade enzimi same životinje. Do trenutka kada hrana dospije do pravog želuca većina je celuloze hidrolizirana i apsorbirana (Pough i sur., 2009), a razgradnja celuloze u ostatku probavnog sustava je minimalna. Naime, Topps i sur. (1968a) proveli su istraživanje o probavi kod ovaca hranjenih ili peletiranim sijenom (oko 35% celuloze i 5% škroba) ili peletiranim koncentratom žitarica (oko 5% celuloze i 45% škroba). Ustanovili su da se između 63 i 72% prividno probavljive suhe tvari apsorbira prije duodenuma, a do te se točke fermentira i više od 90% škroba žitarica. Slične su rezultate dobili i Topps i sur. (1968b) s volovima – 60 do 80% probavljive suhe tvari apsorbirano je prije duodenuma, a 95% škroba fermentirano je prije abomasuma. Proces probave je nakon želuca kao i kod većine drugih sisavaca (Pough i sur., 2009). Dakle, hrana koju preživači unesu se izlaže fermentaciji prije razgradnje u želucu i crijevima. Životinja kao izvor energije i nutrijenata koristi i nusprodukte metabolizma mikroorganizama (VFA) te njihove stanice, čijom se razgradnjom opskrbi kvalitetnim proteinom (Mackie i White, 1990).

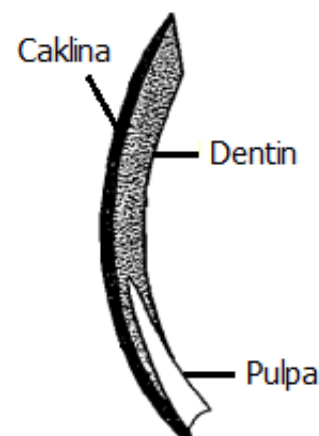
2.3. GLODAVCI

Glodavci čine najveći red (Rodentia) među sisavcima, s više od 2000 vrsta u tridesetak porodica (ADW, 2000). Prilagodili su se životu u svim dijelovima svijeta, u vrlo raznolikim ekološkim nišama – od vjeverica koje život provode u krošnjama do golokrtičastih štakora koji gotovo uopće ne izlaze na površinu zemlje, leminga koji obitavaju na planinama, dabrova vezanih uz vodu i pustinjaških gerbila (Young, 1962; ADW, 2000). Najveći je živući glodavac kapibara koja može težiti i do 70 kg, a najmanji su afrički patuljasti miševi mase svega 5 g (ADW, 2000). S obzirom na morfologiju čeljusti, dijele se u pet podredova: Anomaluomorpha (skočižečevi), Castorimorpha (dabrovi), Hystricomorpha (degui, činčile, zamorci, kapibare), Myomorpha (miševi, štakori, voluharice) i Sciuromorpha (vjeverice, prerijski psi) (Yarto-Jaramillo, 2015).

Jedna im je od glavnih karakteristika zubalo prilagođeno glodanju. Imaju po jedan par sjekutića u svakoj čeljusti, a kao i preživači nemaju očnjake, a imaju dijastemu ispred pretkutnjaka i kutnjaka (slika 5). Sjekutići su veliki i zakrivljeni (Young, 1962; ADW, 2000). Kod svih su glodavaca oni hipselodontni – kruna je vrlo visoka, a korijen je otvorenog tipa zbog čega neprestano rastu. Također, caklina prekriva samo vanjsku stranu zuba dok je s unutrašnje mekši dentin (slika 6). Kako životinje glođu dentin sjekutića se izlizuje, ostavljajući rub cakline koji djeluje kao oštrica (Young, 1962; ADW, 2000; Pough i sur., 2009). Kod nekih glodavaca i kutnjaci kontinuirano rastu – riječ je o biljojedima čiji se zubi neprestano troše, dok kod ostalih to uglavnom nije moguće niti potrebno (Yarto-Jaramillo, 2015).



Slika 5. Lubanja glodavca (preuzeto iz Pough i sur., 2009).



Slika 6. Donji sjekutić glodavca, s caklinom samo na vanjskoj strani (preuzeto iz Pough i sur., 2009).

Želudac je većinom jednostavan, a morfologija i funkcija crijeva ovise o karakteristikama prehrane. Velik broj glodavaca prakticira koprofagiju – unos fecesa bogatog vitaminima i aminokiselinama koje je sintetizirala njihova mikroflora (Yarto-Jaramillo, 2015).

2.3.1. Striktni herbivori

Biljojedima se smatraju životinje koje jedu hranu biljnog porijekla, za razliku od onih koji se hrane drugim životinjama ili im je prehrana mješavina tih dviju vrsta (Landry, 1970). No i među njima postoje razlike – oni koji biraju sjemenke i voće te oni koji se hrane isključivo vlaknastom vegetacijom (Hintz i sur., 1978). Potonji se u literaturi uglavnom nazivaju striktnim herbivorima.

Demment i Van Soest (1985) te Ilius i Gordon (1992) su razmatranjem odnosa veličine tijela, anatomije i fiziologije životinje došli do zaključka kako mali sisavci mase niže od 3 kg ne bi trebali moći efikasno i u dovoljnoj mjeri, oviseći o mikrobnj fermentaciji, koristiti vlakna vegetativnih dijelova biljaka kao glavni izvor energije i nutrijenata. Naime, kapacitet probavnog sustava linearno je ovisan o tjelesnoj masi životinje, a bazalne metaboličke potrebe za energijom su proporcionalne metaboličkoj masi, tj. masi metabolički aktivnih tkiva, koja u pravilu predstavlja tjelesnu masu na 0,75-u potenciju (Demment i Van Soest, 1985). Zato manje životinje imaju veće energetske potrebe po jedinici tjelesne mase od velikih (Björnhag, 1994). No ipak mnogi su glodavci razvili brojne prilagodbe kako bi svladali taj problem i uspješno iskorištavali vlakna (Justice i Smith, 1992). Smatra se da su glodavci potekli od zajedničkog pretka koji je bio svejed (Landry, 1970), te da se prehrana pojedinih promijenila od visokoenergetske kojom su dominirale sjemenke i kukci do niskoenergetske, lako dostupnom ali teško probavljivom hranom, bogatom složenim biljnim polisaharidima. Za tu su tranziciju svakako bile potrebne morfološke i fiziološke promjene njihovog probavnog sustava (Vorontsov 1961; Vorontsov 1962). Perrin i Curtis (1980) su istražili morfološke razlike probavnih sustava različitih glodavaca u odnosu na njihove prehrambene navike. 19 proučavanih vrsta pokrilo je mnoge načine prehrane, od potpuno biljojedne do insektivorne, tako da je moguće vidjeti razlike u gastrointestinalnom sustavu ovisno o karakteristikama prehrane. Dio je njihovih rezultata sažet u tablici 1.

Lubanje i zubi su biljojednim glodavcima više modificirani nego preživačima (Pough i sur., 2009). Pojedinih pripadnicima podreda Hystricomorpha, poput zamoraca, činčila i degua, osim sjekutića i kutnjaci su hipselodontnog tipa. Rastu tijekom čitavog života čime se

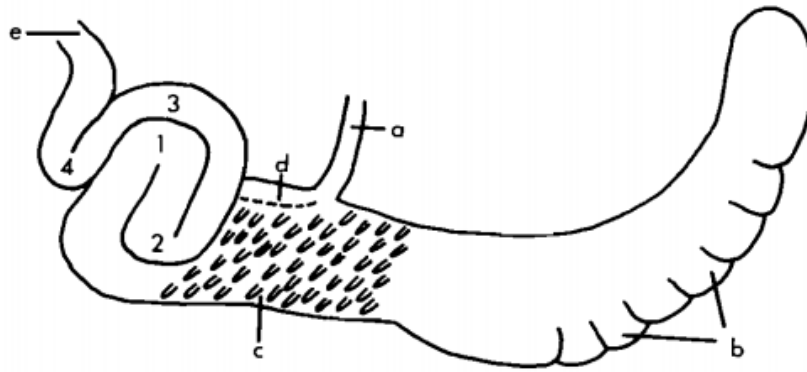
održava njihova veličina. To je nužno jer se neprestano troše konstantnim žvakanjem biljaka koje su mnogo grublje od ostalih vrsta hrane (Pough i sur., 2009; Yarto-Jaramillo, 2015). Izbočine na kruni su im spojene i prerasle su u ravne poprečne grebene između kojih usitnjavaju hranu (slika 7) (Young, 1962; Pough i sur., 2009). Kao i kod preživača, caklina i dentin se izlizuju različitim brzinama rezultirajući hrapavom i oštrom površinom. Moraju žvakati detaljnije i podrobnije nego preživači, kako bi razbili što više staničnih stijenki i time oslobodili sadržaj stanice – lako probavljive šećere, proteine i lipide (Pough i sur., 2009).



Slika 7. Površina donjih lijevih kutnjaka glodavaca iz roda *Otomys*, koji se pretežito hrane travom, lišćem i stabljikama. Vidljivi su poprečni grebeni umjesto pojedinačnih vrhova. Crni dio predstavlja dentin (preuzeto iz Perrin i Curtis, 1980).

Kod pojedinih je herbivora došlo do gubitka žučnog mjehura (Vorontsov, 1962). Smatra se da je to prilagodba na konzumaciju hrane niske kalorijske vrijednosti i niske koncentracije masti, budući da redovit unos vegetacije dovodi do neprestanog lučenja veoma malene količine žuči (Mahida i Perrin, 1993). Stoga nema potrebe za njenim skladištenjem u posebnom organu.

Celuloza predstavlja značajan izvor energije iz biljaka, pogotovo vegetativnih tkiva, a ne može se razgraditi sve dok ne dođe do slijepog i debelog crijeva gdje se nalaze brojni mikroorganizmi. Upravo iz tog razloga, kod ovih su životinja ta dva organa vrlo dobro razvijeni (slika 8) (Pough i sur., 2009). Kod nekih glodavaca slijepo crijevo je građeno od proširenja (haustra) razdvojenih longitudinalnim vrpčama mišića, tenijama (Perrin i Curtis, 1980; Edwards, 2009). Pokazalo se da kod prehrane bogate vlaknima i siromašne nutrijentima može doći do povećanja volumena i kapaciteta probavila, posebice njegovog stražnjeg dijela, a time je omogućen veći unos i efikasnija fermentacija. To je potvrđeno kod primjerice degua (Bozinovic i sur., 1997) i raznih vrsta voluharica (Gross i sur., 1985; Lee i Houston, 1993; Wang i sur., 1995; Derting i Austin, 1998; Pei i sur., 2001a).

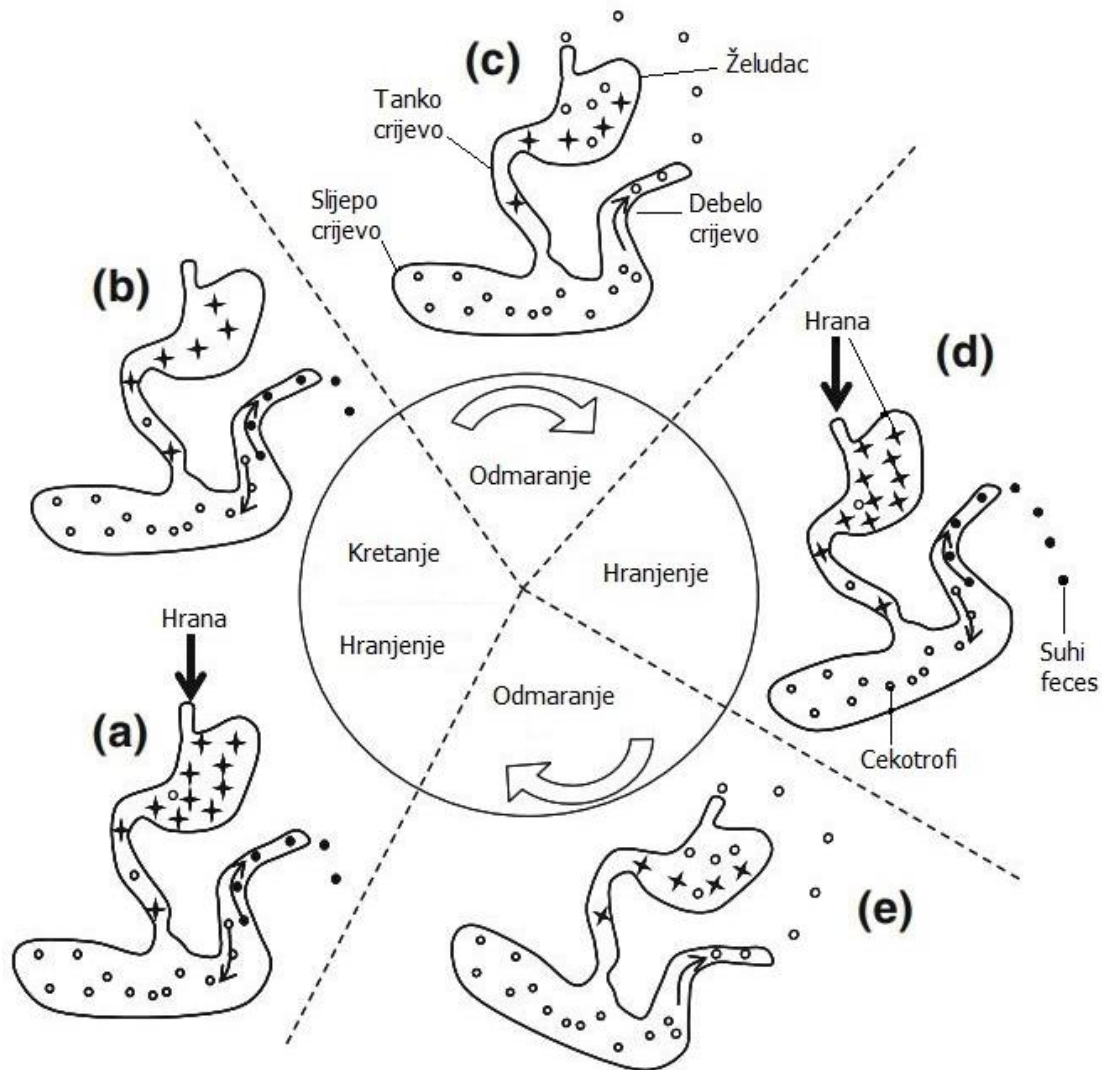


Slika 8. Shema slijepog i proksimalnog dijela debelog crijeva biljojednog glodavca (a = kraj tankog crijeva; b = haustre; c = papile; d = žlijeb između tankog i debelog crijeva; e = proksimalni dio debelog crijeva; 1-4 = spiralni zavoji debelog crijeva) (preuzeto iz Perrin i Curtis, 1980).

Ipak, apsorpcija iz stražnjeg dijela probavnog sustava je daleko manja nego iz tankog crijeva, stoga je velik dio energije i nutrijenata izlučen fecesom (Pough i sur., 2009). Zato je koprofagija od iznimne važnosti – na taj način glodavci unose produkte fermentacije, esencijalne aminokiseline i vitamine skupine B i K koje su sintetizirali mikroorganizmi, te pritom gubitke nutrijenata izmetom svode na minimum (Meyer i sur., 2010; Yarto-Jaramillo, 2015). Alexander (1993) tvrdi da bi povećanje unosa energije koprofagijom moglo iznositi od 10 do 15%. Liu i sur. (2007) su ustanovili da koprofagija pridonosi s 9% dnevnog unosa proteina i 8% unosa metaboličke energije kod Brandtove voluharice (*Microtus brandti*) u zatočeništvu, hranjene lako probavljivim peletima, no pretpostavljaju kako su ti udjeli i važnost koprofagije znatno veći za životinje u divljini. Također, spomenute su voluharice u prosjeku pojele 17% proizvedenih peleta fecesa. Degui na peletima lucerne visokog sadržaja vlakana unijeli su dvostruko veći postotak fecesa proizvedenog u 24 sata. Veliku su većinu pojeli tijekom noći, ali ako hrana nije bila dostupna čitavog dana feces bi unosili i u onim periodima kada nisu imali ništa ponuđenoga (Kenagy i sur., 1999). Iz navedenih se podataka može zaključiti da što je hrana lošije kvalitete, životinja će konzumirati više fecesa kako bi nadoknadila njenu slabu iskoristivost. Cranford i Johnson (1989) su potvrdili da učestalost konzumiranja fecesa ovisi o kvaliteti prehrane. Također, istražili su negativne posljedice mehaničkog sprječavanja koprofagije kod voluharica – smanjenu probavljivost hrane, gubitak tjelesne mase i nedostatak određenih nutrijenata. Young (1962) navodi kako životinja ugiba unutar tri tjedna ako se nastavi takvo onemogućavanje. Takav je slučaj kod zamoraca (Sharkey, 1971). Smatra se da je moguć preduvjet koprofagiji tzv. mehanizam separacije u debelom crijevu (eng. *Colonic Separation Mechanism, CSM*). Riječ je o razdvajanju nutritivno bogate, lako probavljive frakcije koja se sastoji uglavnom od sitnih čestica hrane, bakterija i

tvori topljivih u vodi, od vlaknastih, velikih, slabo probavljivih čestica. Do tog procesa dolazi u proksimalnom debelom crijevu odakle se sitne čestice vraćaju u slijepo crijevo, a krupnima je olakšan i ubrzan prolaz kroz ostatak probavila (Björnhag, 1987; Hume 1989; Björnhag 1994). Time nastaju dvije vrste fecesa: nutrijentima bogati cekotrofni ili meki feces kojeg životinja konzumira i tvrdi, suhi feces nastao od krupnih čestica. Međutim, kod glodavaca ta morfološka razlika nije toliko očita kao kod dvojzubaca, zečeva i kunića. Ipak, postoji nutritivna razlika – feces koji se konzumira sadrži značajno više dušika od onog odbačenog (Björnhag i Sjöblom, 1977; Kenagy i Hoyt, 1980; Björnhag 1981; Holtenius i Björnhag, 1985; Hirakawa, 2001). Proteini iz fecesa su lakše probavljivi (Björnhag, 1994), a često ih ima i više nego u hrani (Sakaguchi, 2003). Morfološka diferencijacija je potvrđena kod vrlo malog broja glodavaca, kao što su dabar (Ingles, 1961) i nutrija (Gosling, 1979). Hirakawa (2001) uočava kako je takva razlika primijećena kod vrsta čija je tjelesna masa od 0,1 do 10 kg, a samo nutritivna razlika primijećena je kod manjih životinja – onih ispod 1 kg. Naime, navodi da je za prepoznatljivu morfološku razliku potreban iznimno razvijen mehanizam razdvajanja, stoga pretpostavlja kako je ta pojava povezana uz veličinu životinje. Liu i sur. (2007) su proučavali ponašanje Brandtove voluharice, posebice obrazac koprofagije i CSM-a. Otkrili su da se taj proces razdvajanja događa za vrijeme hranjenja i kretanja (slika 9 a, b, d), a prestaje tijekom mirovanja. Tada sadržaj slijepog crijeva nesmetano prolazi ostatkom probavnog sustava, formira se meki feces, životinja ga pojede kad dođe do anusa – sjekutićima uzima feces iz anusa, ponekad uz pomoć prednjih udova, temeljito ga prožvače, ti se nutrijenti ponovno vraćaju u želudac i bivaju razgrađenima (slika 9 c, e). Sličan je ritam prisutan i kod drugih vrsta voluharica (Oullette i Heisinger, 1980; Cranford i Johnson, 1989). Ubrzavanje prolaska dijela himusa, tj. kraće zadržavanje slabo probavljive frakcije omogućuje viši unos, a samim time i probavu veće količine hrane u manjem vremenu. Meyer i sur. (2010) su ustvrdili kako su maleni biljojedi kod kojih dolazi do koprofagije u stanju povisiti unos ako konzumiraju visokovlaknastu i niskoproteinsku hranu. To je potvrđeno i istraživanjima, primjerice kod leminga (Batzli i Cole, 1979), voluharica (Hume i sur., 1993) i degua (Bozinovic i Torres-Contreras, 1998). Također, zbog razlike u kvaliteti i dostupnosti nutrijenata, biljojedni glodavci uglavnom konzumiraju veću količinu hrane po kilogramu tjelesne mase nego svejedni ili mesojedni (Calvert, 1995; Rubal i sur., 1995; Damjanović i sur., neobjavljeno). Leminzi su jedni od rijetkih sisavaca koji u svoju prehranu uvrštavaju mahovine, s obzirom na to da su one veoma slabo iskoristive – bogate su vlaknima, a siromašne dušikom i dostupnom energijom. Sisavci, pogotovo biljojedi arktičkih krajeva, uglavnom ju konzumiraju zimi budući da je u to doba dostupan malen broj drugih biljnih vrsta (Richardson, 1981; Prins, 1982; Varner i Dearing, 2014). Zimsku prehranu sibirskog

leminga (*Lemmus sibiricus*) čini čak 40% mahovine (Batzli i Pitelka, 1983). No, zahvaljujući koprofagiji, mahovina bi za leminge mogla biti hranjivija nego za životinje kod kojih takva navika nije prisutna – unošenjem nutritivno bogatog izmeta oni iskorištavaju fermentirana vlakna koja bi im inače bila nedostupna (Varner i Dearing, 2014). Björnthag i Sjöblom (1977) navode kako brdski leminzi (*Lemmus lemmus*) pojedu 30% dnevno proizvedenog fecesa.



Slika 9. Ciklusi hranjenja, kretanja, defekacije, odmaranja i koprofagije kod Brandtove voluharice (preuzeto iz Liu i sur., 2007).

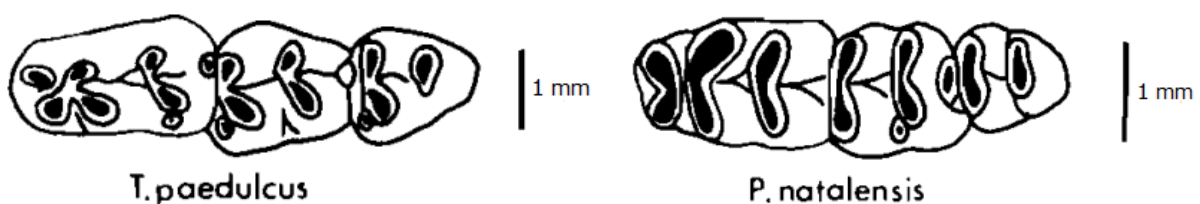
Ako im je ponuđen izbor glodavci će radije konzumirati hranu s visokim sadržajem dušika, a niskim vlakana i sekundarnih biljnih metabolita (Bergeron i Jodoin, 1987; Bozinovic i sur., 1997; Bozinovic i Torres-Contreras, 1998). No važan je faktor i dostupnost, lakoća pronalaska i vrijeme potrebno za manipulaciju hrane – u divljini biljojedi moraju uskladiti što viši unos nutrijenata sa što nižim rizikom od predatora, što znači da je moguć odabir biljke

niske kvalitete ako je ona prisutna u velikoj količini (Lagos i sur., 1995; Torres-Contreras i Bozinovic, 1997; Bozinovic i Torres-Contreras, 1998).

2.3.2. Frugivori, granivori i omnivori

Vjerojatno najpoznatiji svejedi u svijetu glodavaca su miševi, štakori i hrčci (Yarto-Jaramillo, 2015). Primarno granivorni rodovi su gerbili i pustinjski štakori – najzastupljeniji dio njihove prehrane čine sjemenke, ali ponekad konzumiraju listove i stabljike biljaka (MacDonald, 1984; Zhang i Wang, 1998). Pripadnici porodice vjeverica većinom se hrane sjemenkama, voćem, a ponekad i kukcima, jajima, gljivama, lišajevima i malim kralježnjacima (ADW, 2014). Takva je hrana kvalitetnija, lakše probavljiva i bogatija dostupnom energijom i nutrijentima nego vlaknasta tkiva biljaka (Vorontsov, 1962; Batzli i Cole, 1979; Derting i Noakes, 1995). Kada je riječ o probavi, u literaturi se ove skupine glodavaca često grupiraju zajedno s obzirom na to da su međusobno sličniji od striktnih herbivora, a i ti se načini prehrane često preklapaju i miješaju.

Budući da se ne hrane naročito grubim i abrazivnim vlaknima, kutnjaci su im brahiodontnog tipa (slika 10) – niske su krune, čvrsto ukorijenjeni, ne obnavljaju se i ne rastu čitavog života, vidljivi su individualni vrhovi, a namijenjeni su drobljenju i gnječenju (Perrin i Curtis, 1980; Pough i sur., 2009; Yarto-Jaramillo, 2015).



Slika 10. Površina donjih lijevih kutnjaka glodavaca vrsta *Thalomys paedulcus* i *Praomys natalensis* koji se pretežito hrane sjemenkama, kukcima i biljkama. Brahiodontni zubi, s vidljivim individualnim vrhovima na kruni. Crni dio predstavlja dentin (preuzeto iz Perrin i Curtis, 1980).

Voronstov (1962) navodi kako u usporedbi sa striktnim herbivorima granivori i omnivori uglavnom imaju kraći probavni sustav, manji kapacitet probavila, posebice slijepog i debelog crijeva, te veći udio tankog crijeva u odnosu na čitav GI trakt. To je potvrđeno i istraživanjima – volumen, površina i duljina slijepog i debelog crijeva manji su kod granivora i

omnivora nego kod herbivora (Barry, 1977; Wang i sur., 2003). Kapacitet probavila granivora je manji (Parra, 1978), te su im probavni sustavi kraći i manje mase (Schieck i Millar, 1985). Mjere stražnjeg dijela GI sustava također se razlikuju među svejedima i biljojedima (Derting i Noakes, 1995). Za razliku od striktnih herbivora, prehrana granivora i omnivora se sastoji većinom od proteina i jednostavnih ugljikohidrata koji se lako skladište, probavljaju i apsorbiraju iz prednjeg dijela probavila, tj. želuca i tankog crijeva. Oni ne ovise u tolikoj mjeri o fermentaciji i ekstrakciji nutrijenata u slijepom i debelom crijevu (Derting i Noakes, 1995).

Svejedi u pravilu unose manju količinu hrane po kilogramu tjelesne mase (TM) od biljojeda. Primjerice, 24-satni unosi suhe tvari kod striktno herbivornih vrsta dinarskog voluhara (*Dinaromys bogdanovi*) i prerijske voluharice (*Microtus ochrogaster*) iznose 8,8% (Damjanović i sur., neobjavljeno) i oko 13% (Calvert, 1995) njihovih tjelesnih masa, a kod omnivorne vrste krškog miša (*Apodemus mystacinus*) riječ je pak o 3,5% TM (Rubal i sur., 1995). U istraživanju Pei i sur. (2001b), mongolski gerbili (*Meriones unguiculatus*) su jednako efikasno probavljali suhu tvar na prehrani s niskim udjelom vlakana kao i voluharice (*Microtus townsendii*) (Hume i sur., 1993) – probavljivost je u oba slučaja iznosila 77%, a udio ADF-a bio je 7%. Kada se udio ADF povisio na 19-22%, probavljivost se kod oba glodavca smanjila na oko 54%, no kod gerbila je unos suhe tvari ostao nepromijenjen dok su voluharice svoj unos povisile za 20%. Probavljivost sirovih vlakana, NDF-a i ADF-a, veća je kod zamoraca nego kod hrčaka i pogotovo štakora (Sakaguchi i sur., 1987). Vjeverice i gerbili nisu dovoljno dobro prilagođeni probavi vlaknastog bilja da bi mogli na njemu preživjeti – nemaju specijaliziran mehanizam separacije u debelom crijevu. Kenagy i Hoyt (1980) su proučavali koprofagiju kod 13 vrsta glodavaca. Od njih, samo su striktni herbivori redovito i često konzumirali feces. Kod granivora i frugivora je do toga dolazilo daleko rjeđe, a jedini kod kojih ta aktivnost uopće nije bila primijećena su bile vjeverice. Ipak, svejedno se mogu nositi sa sezonskim promjenama u kvaliteti hrane i to povećanjem kapaciteta probavila, tj. povećanjem mase i volumena slijepog i debelog crijeva te njihovih sadržaja kao odgovorom na povišenu koncentraciju vlakana u prehrani. Time je omogućen viši unos te razgradnja i apsorpcija veće količine nutrijenata (Hume i sur., 1993; Pei i sur., 2001b).

Perrin i Curtis (1980) su istražili morfološke razlike gastrointestinalnog sustava u 19 vrsta južnoafričkih glodavaca iz podreda Myomorpha u odnosu na njihovu prehranu (tablica 1). Tih 19 vrsta pokrilo je mnoge hranidbene navike – bilo je onih koji se hrane kukcima, sjemenjem, voćem, povrćem, gomoljima, listovima, travama, stabljikama ili kombinacijom nečega od navedenog, tako da je bilo moguće uočiti razlike u probavnom sustavu ovisno o karakteristikama prehrane. Naime, kod granivora i omnivora je vidljiv manji stupanj

prilagodbe konzumiranju biljne hrane. Slijepo crijevo je u odnosu na ostatak probavnog sustava kraće, manji je omjer debelog i slijepog crijeva u usporedbi s tankim, površina ta dva organa je manja zbog manjeg broja haustri u slijepom i spiralnih zavoja u debelom crijevu, a žučni mjehur je češće zadržan kod takvih glodavaca.

Tablica 1. Određene karakteristike probavnog sustava 19 južnoafričkih glodavaca podreda Myomorpha koje ukazuju na prilagodbe konzumiranju biljne hrane. Vrste su prikazane redoslijedom ovisno o stupnju prilagodbe, od najmanjeg prema najvišem (I = insektivor; G = granivor; O = omnivor; H = herbivor; B = herbivor koji se uglavnom hrani korijenjem, gomoljima i lukovicama). Vrijednosti su navedene kao prosječne, bez standardne devijacije (preuzeto iz Perrin i Curtis, 1980).

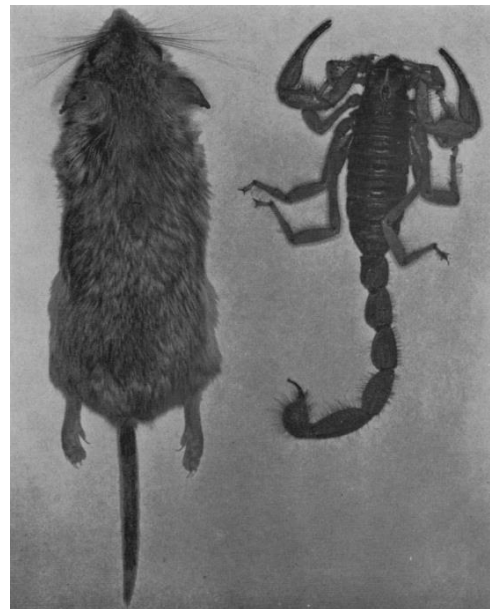
Vrsta	Prehrana	Duljina slijepog crijeva (% ukupne duljine crijeva)	Omjer tankog i debelog + slijepog crijeva	Broj haustri u slijepom crijevu	Broj spiralnih zavoja debelog crijeva	Žučni mjehur
<i>Graphiurus murinus</i>	G/I	0,0	1,1	-	0	da
<i>Praomys natalensis</i>	O	6,0	2,7	0	0	ne
<i>Tatera brantsii</i>	O	8,0	1,8	0	2	da
<i>Tatera leucogaster</i>	O	8,6	1,6	0	2	da
<i>Acomys spinosissimus</i>	G/I	7,0	2,6	0	1	da
<i>Mus minutoides</i>	O	5,8	2,6	0	0	ne
<i>Rattus rattus</i>	O	3,7	4,0	0	1	ne
<i>Steatomys pratensis</i>	G/I	7,9	3,0	0	2	ne
<i>Aethomys namaquensis</i>	O/H	11,4	1,8	0	2	ne
<i>Rhabdomys pumilio</i>	O	11,1	1,4	3	4	da
<i>Mystromys albicaudatus</i>	G/O	6,6	1,1	0	0	ne
<i>Aethomys chrysophilus</i>	O/H	11,1	1,4	0	2	ne
<i>Lemniscomys griselda</i>	O/H	10,6	1,2	0	3	ne
<i>Thallomys paedulus</i>	O	16,3	1,0	0	4	da
<i>Cryptomys hottentotus</i>	B	29,1	1,7	19	0	da
<i>Desmodillus auricularis</i>	G/I	7,3	1,9	0	2	ne
<i>Saccostomus campestris</i>	G/I	12,9	1,1	0	2	ne
<i>Otomys angoniensis</i>	H	20,2	0,7	22	4	ne
<i>Otomys irroratus</i>	H	18,4	0,7	31	4	ne

2.3.3. Insektivori i karnivori

Hydromys chrysogaster, mesojedni glodavci koji žive uz rijeke i jezera, hrane se pretežito rakovima, školjkašima i ribom, ali i žabama, miševima, peradi, kornjačama i šišmišima (ADW, 2003). Miševi roda *Onychomys* smatraju se kukcojedima, a prehrana im se uglavnom sastoji od skakavaca i škorpiona te ponekad i drugih kralježnjaka poput glodavaca, ptica i guštera (Rowe i Rowe, 2015).

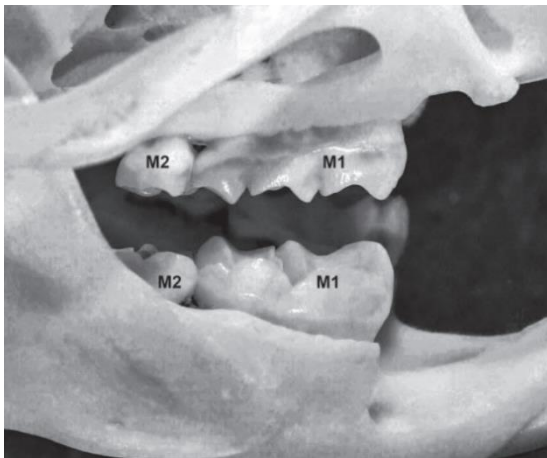
Ove si skupine životinja mogu priuštiti niži unos hrane u odnosu na biljojede i svejede, budući je hrana koju unose nutritivno bogatija, hranjivija i lakše probavljiva, ali i teže dostupna – oni svoju hranu moraju uloviti, što znači da im obroci nisu redovito zagarantirani (Kay, 1998). Tako insektivorni miševi *Acomys russatus* dnevno konzumiraju suhu tvar u iznosu od svega 2,8% svoje tjelesne mase (Rubal i sur., 1995), dok već spomenuti svejed krški miš unosi 1,25 puta, a biljojedne voluharice i oko 3 do 5 puta veću količinu (Calvert, 1995; Damjanović i sur., neobjavljeno).

Ponašanje, morfologija i fiziologija insektivornih i karnivornih glodavaca potpuno su prilagođeni takvoj prehrani. Horner i sur. (1965) su proučavali populaciju vrste *Onychomys torridus longicaudus* u zatočeništvu, nudili im razne vrste hrane od biljaka do živih životinja i bilježili njihove reakcije. Uočena je očita preferencija hrane životinjskog porijekla, žive hrane koja se kreće nad mrtvom ili nepokretnom, te onog kukca koji je najveći među ponuđenima. Čim je stavljen u terarij njihov je plijen zauzeo obrambeni stav i tražio sklonište, a miševi su odmah i vrlo agresivno napadali. Ubijali su i konzumirali svu dostupnu životinjsku hranu – člankonošce (škorpione (slika 11), paukove, bogomoljke, moljce, brašnare i druge kornjaše, rakove) i kralježnjake (žabe i punoglavce, guštere, daždevnjake, male miševe). U prirodi se često hrane i potencijalno letalnim škorpionima, a smatra se da su razvili određen stupanj otpornosti na otrov – ionski kanali u njihovim senzorskim neuronima vežu toksine blokirajući signale boli (Rowe i Rowe, 2015). Također, način

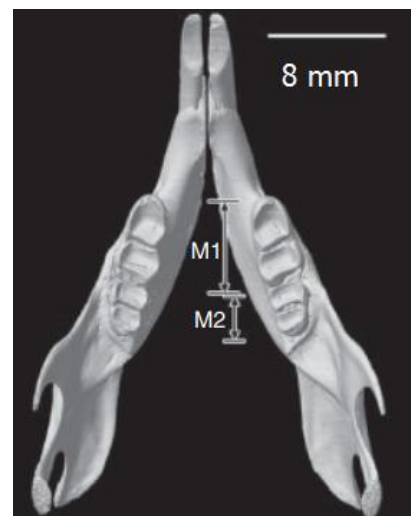


Slika 11. *O. torridus longicaudus* i jedan od škorpiona kojima se hrani, velik gotovo kao i sam glodavac (preuzeto iz Horner i sur., 1965).

lova koji im je, čini se, urođen svodi rizik od uboda na minimum – najprije napadaju rep škorpiona i ubrzo ga slamaju zubima, imobilizirajući ga (Horner i sur., 1965). Problem im ne predstavljaju ni ostali beskralježnjaci koji na razne načine odbijaju predatore – neugodan miris kukaca brašnara, gusjenice odbojnog okusa koje se hrane lišćem duhana, mravlja kiselina, ugriz tarantule, neurotoksini stonoga duljih od samog miša te razni drugi člankonošci koji špricaju otrove i kiseline (Eisner, 1962; Horner i sur., 1965; Rowe i Rowe, 2015). Pri konzumaciji redovito ostavljaju vršak repa škorpiona, krutu kutikulu, dijelove nogu i krila člankonožaca (Horner i sur., 1965). Agresivni su i prema drugim glodavcima, čak i onim većima, bržima i spretnijima od sebe. Pri lovu na miševe trenutačno ih imobiliziraju ugrizom za leđnu stranu vrata kod baze lubanje. Jedu ih iznutra ostavljajući rep, kožu i dlaku (Horner i sur., 1965). Jedine ponuđene životinje u eksperimentu Horner i sur. (1965) koje *O. torridus longicaudus* nije uspio svladati bili su miš njemu slične veličine, ali mnogo brži i agilniji (*Peromyscus maniculatus*) i gotovo tri puta veći pustinjski štakor (*Dipodomys microps*). No u oba slučaja *Onychomys* je bez sumnje bio u ulozi predatora.



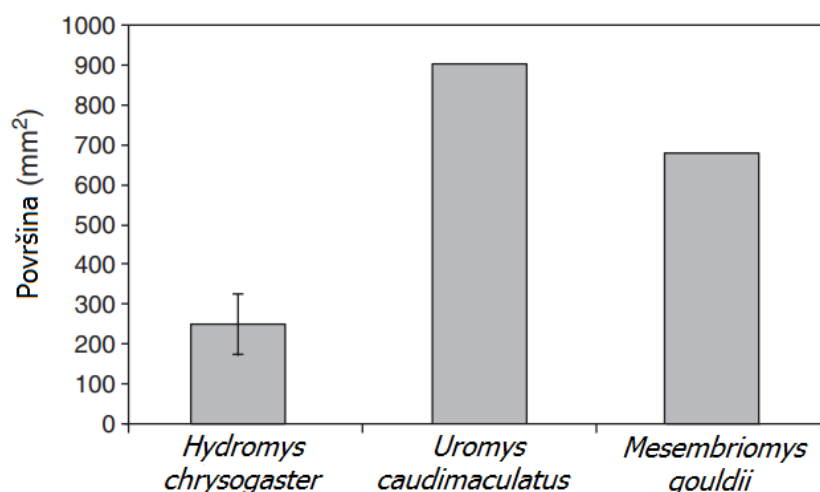
Slika 12. Bočni pogled na kutnjake vrste *H. chrysogaster*. Vidljivi oštri rubovi zuba (M1 = prvi kutnjak; M2 = drugi kutnjak) (preuzeto iz Speight i sur., 2016).



Slika 13. Donja čeljust vrste *H. chrysogaster*. Kutnjaci u obliku udubine (M1 = prvi kutnjak; M2 = drugi kutnjak) (preuzeto iz Speight i sur., 2016).

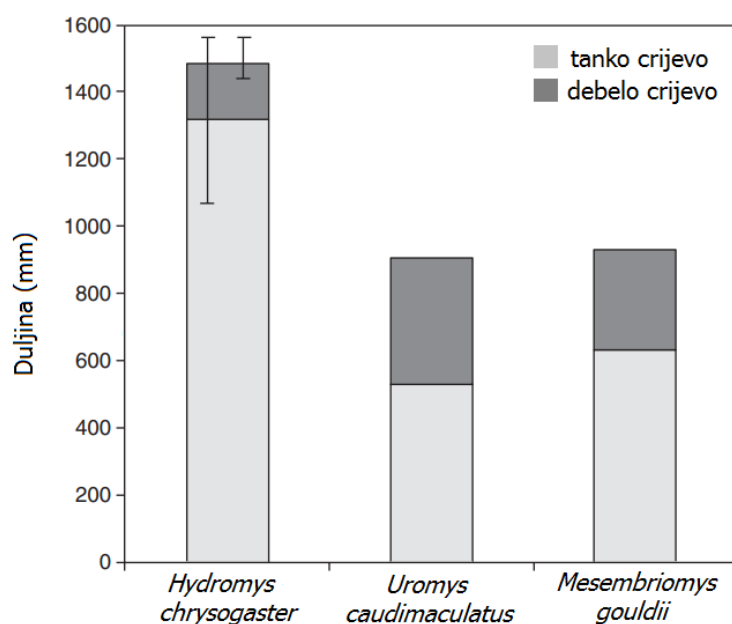
Fabre i sur. (2017) su uočili razlike između karnivorne vrste *Hydromys chrysogaster* i omnivornih srodnika roda *Melomys* u proporcijama i funkcijama mišića glave, linijama njihova djelovanja i duljini vlakana, te obliku čeljusti. Morfologija čeljusti kod vrste *H. chrysogaster* dopušta brže zatvaranje i veće otvaranje, što omogućava svladavanje većih životinja, no

daleko se snažniji ugriz ipak ostvaruje pri manjem otvaranju čeljusti. Također, masa žvakaćeg mišića (*m. masseter*) je manja, a sljepoočnog (*m. temporalis*) je veća nego kod svejeda, što je u suglasnosti s navodom kod Pough i sur. (2009) o različitom korištenju mišića čeljusti kod različitih tipova prehrane. Za razliku od većine ostalih glodavaca natporodice Muroidea, imaju dva umjesto tri kutnjaka oblika udubine s uzdignutim i oštrim rubovima (slika 12 i 13) (Speight i sur., 2016). U odnosu na omnivornu vrstu *Peromyscus maniculatus* (ADW, 2001b), jedinke vrste *Onychomys leucogaster* imaju snažniji ugriz, agresivniji su i spremnije napadaju plijen (Williams i sur., 2009; Rowe i Rowe, 2015). Čak su im i pandže prilagođene kako bi što uspješnije uhvatile plijen koji se otima (Rowe i Rowe, 2015). Iako vrlo detaljno žvaču hranu te odbacuju čvrste dijelove egzoskeleta člankonožaca, određena količina hitina svejedno dospije u probavne sustave *O. torridus longicaudus*. Zato im želuci moraju biti visoko specijalizirani – meko tkivo sa žljezdanim stanicama zaštićeno je od oštih fragmenata kutikula u posebnom odjeljku želuca kroz kojega ne prolazi hrana. Unutarnju stijenku glavnog dijela želuca čini slojeviti, rožnati epitel (Horner i sur., 1965). Budući da su u izmetu divljih jedinki pronašli velike količine čestica pijeska, Horner i sur. (1965) nagađaju kako bi on mogao imati ulogu u dodatnom skidanju mekog tkiva s fragmenata egzoskeleta. Speight i sur. (2016) su uspoređivali morfološke karakteristike probavnih sustava srodnih vrsta glodavaca slične tjelesne mase, biljojeda *Mesembriomys gouldii*, svejeda *Uromys caudimaculatus* i mesojeda *H. chrysogaster*. Zaključili su da je slijepo crijevo kod mesojeda znatno manje (slika 14) i jednostavnije građe, bez nabora koji povećavaju površinu.



Slika 14. Površine (\pm standardna devijacija) slijepih crijeva vrsta *H. chrysogaster*, *U. caudimaculatus* i *M. gouldii*. Može se uočiti kako je slijepo crijevo mesojedne vrste *H. chrysogaster* manje nego kod druga dva glodavca (preuzeto iz Speight i sur., 2016).

Također, uočili su da je kod mesojeda znatno dulje tanko crijevo te da ono čini oko 87% ukupne duljine njegovog probavnog sustava, dok je kod svejeda i biljojeda riječ o 58% i 68%. Sukladno tome, udio debelog crijeva u čitavom GI sustavu je najmanji kod vrste *H. chrysogaster* te iznosi oko 11%, a kod druge dvije vrste taj je postotak mnogo veći – 42% i 32% (slika 15).



Slika 15. Duljine (\pm standardna devijacija) tankih i debelih crijeva vrsta *H. chrysogaster*, *U. caudimaculatus* i *M. gouldii*. Vidljiv je veći udio tankog crijeva u odnosu na čitav probavni sustav kod mesojedne vrste *H. chrysogaster* (preuzeto iz Speight i sur., 2016).

Sličnu su morfologiju također uočili Jackson i Woolley (1993) kod još jedne vrste mesojednog glodavca (*Pseudohydromys murinus*), dakle relativno dugačko tanko crijevo, maleno slijepo i kratko debelo crijevo.

3. ZAKLJUČAK

S obzirom na prehranu osnovna podjela životinja jest na biljojede, svejede i mesojede. Biljna je prehrana pritom najkompliciranija – herbivori su morali razviti posebne strategije kako bi što efikasnije iskoristili teško dostupne izvore energije i nutrijenata, zaštićene staničnom stijenkom (Kay, 1998; Moyes i Schulte, 2014). Neophodna je simbioza s mikroorganizmima u probavnom sustavu koji, za razliku od same životinje, posjeduju sposobnost razgradnje celuloze (Kay, 1998; Pough i sur., 2009). Preživači i biljojedni glodavci nalaze se na dva suprotna kraja biljojednog spektra. Preživači su poligastrični, velike tjelesne mase, mikrobn se fermentacija odvija u prednjem dijelu probavila, a hrana se u njemu vrlo dugo zadržava kako bi došlo do maksimalne ekstrakcije nutrijenata (Kay, 1998; Grbeša, 2017). Glodavci preživljavaju na suprotan način – selektivnim zadržavanjem lakše probavljivih frakcija, brzim prolaskom hrane kroz probavni sustav i visokim unosom kompenziraju za malenu veličinu tijela (Björnhag, 1987; Hume 1989; Björnhag 1994; Meyer, 2010). Do mikrobne razgradnje dolazi u slijepom i debelom crijevu, a budući da apsorpcija iz tih organa nije dostatna, prakticiraju koprofagiju čime unose nutrijente koje je sintetizirala njihova mikroflora (Yarto-Jaramillo, 2015). Neki se glodavci hrane lakše probavljivim sjemenkama, plodovima, insektima ili mesom, što se očituje u njihovoj građi – tanka crijeva su im uglavnom dulja, a slijepa i debela kraća nego biljojedima (Vorontsov, 1962; Derting i Noakes, 1995; Speight i sur., 2016). Sve u svemu, fiziologija i morfologija probavnih sustava životinja međusobno se prilično razlikuju, a u potpunosti su prilagođeni fizikalnim i kemijskim karakteristikama pojedine prehrane (Moyes i Schulte, 2014).

4. POPIS LITERATURE

- ADW (2011) Artiodactyla. ADW – Animal Diversity Web, <<https://animaldiversity.org/accounts/Artiodactyla/>> Pristupljeno 11. svibnja 2020.
- ADW (2003) *Hydromys chrysogaster*. ADW – Animal Diversity Web, <https://animaldiversity.org/accounts/Hydromys_chrysogaster/> Pristupljeno 29. lipnja 2020.
- ADW (2001a) Perissodactyla. ADW – Animal Diversity Web, <<https://animaldiversity.org/accounts/Perissodactyla/>> Pristupljeno 11. svibnja 2020.
- ADW (2001b) *Peromyscus maniculatus*. ADW – Animal Diversity Web, <https://animaldiversity.org/accounts/Peromyscus_maniculatus/> Pristupljeno 4. srpnja 2020.
- ADW (2000) Rodentia. ADW – Animal Diversity Web, <<https://animaldiversity.org/accounts/Rodentia/>> Pristupljeno 24. svibnja 2020.
- ADW (2014) Sciuridae. ADW – Animal Diversity Web, <<https://animaldiversity.org/accounts/Sciuridae/>> Pristupljeno 3. srpnja 2020.
- Akin D. E. (1986) Chemical and biological structure in plants as related to microbial degradation of forage cell walls. U: Control of Digestion and Metabolism in Ruminants, Milligan L. P., Grovum W. L., Dibsins A., ur., Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. str. 139 – 157.
- Akin D. E. (1989) Histological and physical factors affecting digestibility of forages. *Agronomy Journal* **81**(1): 17 – 25.
- Alexander R. M. (1993) The energetics of coprophagy: a theoretical analysis. *Journal of Zoology* **230**: 629 – 637.
- Allen M. S., Mertens D. R. (1988) Evaluating Constraints on Fiber Digestion by Rumen Microbes. *Journal of Nutrition* **118**: 261 – 270.
- Babić K., Hraste A. (2006) Anatomija i histologija domaćih životinja, Školska knjiga, d. d., Zagreb. str. 86 – 108.
- Barry R. E. (1997) Length and absorptive surface area apportionment of segments of the hindgut for eight species of small mammals. *Journal of Mammalogy* **57**: 273 – 290.
- Batzli G. O., Cole F. R. (1979) Nutritional Ecology of Microtine Rodents: Digestibility of Forage. *Journal of Mammalogy* **60**(4): 740 – 750.
- Batzli G. O., Pitelka F. A. (1983) Nutritional ecology of microtine rodents: food habits of lemmings near Barrow, Alaska. *Journal of Mammalogy* **64**: 648 – 655.
- Bayley H. S. (1978) Comparative Physiology of the Hindgut and its Nutritional Significance. *Journal of Animal Science* **46**(6): 1800 – 1802.

- Beardsley, T. (1990) Clearing the Airways. *Scientific American* **263**(6): 28 – 33.
- Bergeron J. M., Jodoin L. (1987) Defining “high quality” food resources of herbivores: a case for meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Oecologia* **71**: 510 – 517.
- Björnhag G. (1981) Separation and retrograde transport in the large intestine of herbivores. *Livestock Production Science* **8**: 351 – 360.
- Björnhag G. (1987) Comparative aspects of digestion in the hindgut of mammals. The colonic separation mechanism. *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift* **94**: 33 – 36.
- Björnhag G. (1994) Adaptations of the large intestine allowing small mammals to eat fibrous foods. U: The digestive system in mammals: food, form and function, Chivers D. J., Langer P., ur., Cambridge University Press, Cambridge. str. 287 – 309.
- Björnhag G., Sjöblom L. (1977) Demonstration of coprophagy in some rodents. *Swedish Journal of Agricultural Research* **7**: 105 – 113.
- Bozinovic F., Martínez del Río C. (1996) Animals eat what they should not: why do they reject our foraging models? *Revista Chilena de Historia Natural* **69**: 15 – 20.
- Bozinovic F., Novoa F. F., Sabat P. (1997) Feeding and Digesting Fiber and Tannins by an Herbivorous Rodent, *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha). *Comparative Biochemistry and Physiology* **118A**(3): 625 – 630.
- Bozinovic F., Torres-Contreras H. (1998) Does digestion rate affect diet selection? A study in *Octodon degus*, a generalist herbivorous rodent. *Acta Theriologica* **43**(2): 205 – 212.
- Buxton D. R., Redfearn D. D. (1997) Plant Limitations to Fiber Digestion and Utilization. *The Journal of Nutrition* **127**(5): 814S – 818S.
- Calvert C.C. (1995) Nutrient Requirements of Laboratory Animals: Fourth Revised Edition. National Research Council (US) Subcommittee on Laboratory Animal Nutrition. National Academy Press, Washington, DC. str. 144
- Castle K. T., Wunder B. A. (1995) Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: effects of food quality and energy need. *Journal of Comparative Physiology B* **164**: 609 – 617.
- Cheng K. J., Forsberg C. W., Minato H., Costerton J. W. (1991) Microbial ecology and physiology of feed degradation within the rumen. U: Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants, Tsuda T., Sasaki Y., Kawashima R., ur., Academic Press, Toronto, ON. str. 595 – 624.
- Cranford J.A., Johnson E. O. (1989) Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pennsylvanicus* and *Microtus pinetorum*). *Journal of Mammalogy* **70**(3): 494 – 502.

- Damjanović M., Ljuština M., Katanović I., Rezo M., Ivanek I., Lisičić D. (neobjavljeno) Food preferences, seasonal differences in food intake, food caching and body mass of the endemic Balkan snow vole (*Dinaromys bogdanovi*, Martino, 1922) in captivity.
- Delmer D. P., Stone B. A. (1988) Biosynthesis of plant cell walls. U: *The Biochemistry of Plants*, 14. izd., Preiss J., ur., Academic Press, San Diego, CA. str. 373.
- Demment M. W., Van Soest P. J. (1985) A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *The American Naturalist* **125**(5): 641 – 672.
- Derting T.L., Austin M.W. (1998) Changes in gut capacity with lactation and cold exposure in a species with low rates of energy use, the pine vole (*Microtus pinetorum*). *Physiological and Biochemical Zoology* **71**: 611 – 623.
- Derting T. L., Noakes III. E. B. (1995) Seasonal changes in gut capacity in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) and meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology* **73**: 243 – 252.
- Edwards M. S. (2009) Nutrition and Behavior of Degus (*Octodon degus*). *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* **12**: 237 – 253.
- Eisner T. (1962) Survival by acid defense. *Journal of Natural History* **71**: 10 – 19.
- Fabre P. H., Herrel A., Fitriana Y., Meslin L., Hautier L. (2017) Masticatory muscle architecture in a water-rat from Australasia (Murinae, *Hydromys*) and its implication for the evolution of carnivory in rodents. *Journal of Anatomy* **231**: 380 – 397.
- Gijzen H. J., Lubberding H. J., Gerdardus M. J. T., Vogels G. D. (1988) Contribution of rumen protozoa to fiber degradation and cellulase activity *in vitro*. *FEMS Microbiology Letters* **53**(1): 35 – 43.
- Gilmore D. P., Da Costa C. P., Duarte D. P. F. (2001) Sloth biology: an update on their physiological ecology, behavior and role as vectors of arthropods and arboviruses. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* **34**: 9 – 25.
- Gosling L. M. (1979) The twenty-four hour activity cycle of captive coypus (*Myocastor coypus*). *Journal of Zoology* **187**: 341 – 367.
- Grbeša D. (2017) Hranidba životinja. Interni materijal Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.
- Greenfield H., Southgate D. A. T. (2003) Review of methods of analysis. U: *Food Composition Data*, 2. izd., Burlingame B. A., Charrondiere U. R., ur., Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. str. 97.
- Gross J.E., Wang Z.W., Wunder B.A. (1985) Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* **66**: 661 – 667.

- Hagen K. B., Tschudin A., Liesegang A., Hatt J.-M., Clauss M. (2015) Organic matter and macromineral digestibility in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) as compared to other hindgut fermenters. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* **99**(6): 1197 – 1209.
- Hatfield R. D., Jung H. G., Ralph J., Buxton D. R., Weimer P. J. (1994) A comparison of the insoluble residues produced by the Klason lignin and acid detergent lignin procedures. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **65**: 51 – 58.
- Henneberg W., Stohmann F. (1864) Beiträge zur Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer, Schwetschke, Braunschweig.
- Hintz H. F. (1969) Review article: comparison of digestion coefficients obtained with cattle, sheep, rabbits and horses. *Veterinarian* **6**: 45 – 55.
- Hintz H. F., Schryver H. F., Stevens C. E. (1978) Digestion and absorption in the hindgut of nonruminant herbivores. *Journal of Animal Science* **46**(6): 1803 – 1807.
- Hirakawa H. (2001) Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammal Review* **31**(1): 61 – 80.
- Hofmann R. R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* **78**: 443 – 457.
- Holtenius K., Björnhag G. (1985) The colonic separation mechanism in the guinea pig (*Cavia porcellus*) and the chinchilla (*Chinchilla laniger*). *Comparative Biochemistry and Physiology* **82A**: 537 – 542.
- Horner B. E., Taylor J. M., Padykula H. A. (1965) Food habits and gastric morphology of the grasshopper mouse. *Journal of Mammalogy* **45**(4): 513 – 535.
- Hume I. D. (1989) Optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiological Zoology* **62**: 1145 – 1163.
- Hume I. D., Morgan K. R., Kenagy G. J. (1993) Digesta retention and digestive performance in sciurid and microtine rodents: effects of hindgut morphology and body size. *Physiological Zoology* **66**: 396 – 411.
- Illius A. W., Gordon I. J. (1992) Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia* **89**: 428 – 434.
- Ingles L. G. (1961) Reingestion in the mountain beaver. *Journal of Mammalogy* **42**: 411 – 412.
- Jackson K. L., Woolley P. A. (1993) The diet of five species of New Guinea rodents. *Science in New Guinea* **192**: 77 – 85.
- Johnson R. R., Dehority B. A., Parsons J. L., Scott H. W. (1962) Discrepancies between grasses and alfalfa when estimating nutritive value from *in vitro* cellulose digestibility by rumen microorganisms. *Journal of Animal Science* **21**(4): 892 – 896.

- Jung H. G., Allen M. S. (1995) Characteristics of Plant Cell Walls Affecting Intake and Digestibility of Forages by Ruminants. *Journal of Animal Science* **73**: 2774 – 2790.
- Jung H. G., Deetz D. A. (1993) Cell wall lignification and degradability. U: Forage Cell Wall Structure and Digestibility, Jung H. G., Buxton D. R., Hatfield R. D., Ralph J., ur., ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI. str. 315 – 346.
- Justice K. E., Smith F. A. (1992) A model of dietary fibre utilization by small mammalian herbivores, with empirical results from *Neotoma*. *The American Naturalist* **139**: 398 – 416.
- Kay I. (1998) Introduction to Animal Physiology, 1. izd., BIOS Scientific Publisher Limited, Oxford. str. 125 – 147.
- Kenagy G. J., Hoyt D. F. (1980) Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. *Oecologia* **44**: 403 – 409.
- Kenagy G. J., Veloso C., Bozinovic F. (1999) Daily Rhythms of Food Intake and Feces Reingestion in the Degu, an Herbivorous Chilean Rodent: Optimizing Digestion through Coprophagy. *Physiological and Biochemical Zoology* **72**(1): 78 – 86.
- Lagos V. O., Bozinovic F., Contreras L. C. (1995) Microhabitat use by a diurnal rodent (*Octodon degus*) in a semiarid environment: thermoregulatory constraints or predation risk? *Journal of Mammalogy* **76**: 900 – 905..
- Landry S. O. (1970) Rodentia as omnivores. *The Quarterly Review of Biology* **45**: 351 – 372.
- Lee W. B., Houston D. C. (1993) The effect of diet quality on gut anatomy in British voles (Microtinae) *Journal of Comparative Physiology* **163B**: 337 – 339.
- Liu Q.-S., Li J.-Y., Wang D.-H. (2007) Ultradian rhythms and the nutritional importance of caecotrophy in captive Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Comparative Physiology B* **177**: 423 – 432.
- MacDonald D. (1984) The Encyclopedia of Mammals, Facts on File Publications, New York.
- Mackie R. I., White B. A. (1990) Recent Advances in Rumen Microbial Ecology and Metabolism: Potential Impact on Nutrient Output. *Journal of Dairy Science* **73**(10): 2971 – 2995.
- Mahida H., Perrin M. R. (1993) Digestibility studies of the White-tailed rat *Myiostomys albicaudatus*. *Acta Theriologica* **38**(1): 61 – 65.
- Meyer K., Hummel J., Clauss M. (2010) The relationship between forage cell wall content and voluntary food intake in mammalian herbivores. *Mammal Review* **40**: 221 – 245.
- Minson D. J. (1982) Effects of Chemical and Physical Composition of Herbage Eaten Upon Intake. U: Nutritional Limits to Animal Production from Pastures, Hacker J. B., ur., Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal. str. 167 – 182.
- Moyes C. D., Schulte P. M. (2014) Principles of Animal Physiology, 2.izd., Pearson Education Limited, San Francisco, CA. str. 558 – 605.

- Oullette D. E., Heisinger J. F. (1980) Reingestion of feces by *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* **61**: 364 – 366.
- Palo R. T., Robbins C. T. (1991) Plant defenses against mammalian herbivory, 1.izd., CRC Press, Boca Ratón, FL. str. 1 – 192.
- Parra R. (1978) Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. U: The Ecology of Arboreal Folivores, G.G. Montgomery, ur., Smithsonian Institution Press, Washington, DC. str. 205 – 229.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I. D. (2001a) Selective digesta retention and coprophagy in Brandt's vole (*Microtus brandti*). *Journal of Comparative Physiology B* **171**: 457 – 464.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I. D. (2001b) Effects of Dietary Fibre on Digesta Passage, Nutrient Digestibility, and Gastrointestinal Tract Morphology in the Granivorous Mongolian Gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Physiological and Biochemical Zoology* **74**(5): 742 – 749.
- Perrin M. R., Curtis B. A. (1980) Comparative morphology of the digestive system of 19 species of Southern African myomorph rodents in relation to diet and evolution. *South African Journal of Zoology* **15**(1): 22 – 33.
- Pough F.H., Janis C.M., Heiser J.B. (2009) Vertebrate Life, 8. izd., Pearson Education, Inc., San Francisco, CA. str. 562 – 569, 612 – 618.
- Prins H. H. (1982) Why are mosses eaten in cold environments only? *Oikos* **38**: 374 – 380.
- Richardson D. (1981) The biology of mosses. Halsted Press, New York.
- Rowe A. H., Rowe M. P. (2015) Predatory grasshopper mice. *Current Biology* **25**: R1019 – R1031.
- Rubal A., Haim A., Choshniak I (1995) Resting metabolic rates and daily energy intake in desert and non-desert murid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **112**: 511 – 515.
- Sakaguchi E., Itoh H., Uchida S., Horigome T. (1987) Comparison of fibre digestion and digesta retention time between rabbits, guinea-pigs, rats and hamsters. *British Journal of Nutrition* **58**: 149 – 158.
- Sakaguchi E. (2003) Digestive strategies of small hindgut fermenters. *Animal Science Journal* **74**: 327 – 337.
- Schieck J. O., Millar J. S. (1985) Alimentary tract measurements as indicators of diets of small mammals. *Mammalia* **49**: 93 – 104.
- Sharkey M. J. (1971) Some aspects of coprophagy in rabbits and guinea-pigs fed fresh lucerne. *Mammalia* **35**: 162 – 168.
- Slade L. M., Hintz H. F. (1969) Comparison of digestion in horses, ponies, rabbits and guinea pigs. *Journal of Animal Science* **28**(6): 842 – 843.

- Smith L. W., Goering H. K., Gordon C. H. (1972) Relationships of Forage Compositions With Rates of Cell Wall Digestion and Indigestibility of Cell Walls. *Journal of Dairy Science* **55**(8): 1140 – 1147.
- Speight K. N., Kokkinn M. J., Breed W. G. (2016) The gastrointestinal tract of the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*) – its morphological adaptations to a carnivorous diet. *Australian Mammalogy* **38**: 52 – 57.
- Sullivan J. T. (1959) A rapid method for the determination of acid – insoluble lignin in forages and it's relation to digestibility. *Journal of Animal Science* **18**(4): 1292 – 1298.
- Tomlin D. C., Johnson R. R., Dehority B. A. (1964) Relationship of lignification to *in vitro* cellulose digestibility of grasses and legumes. *Journal of Animal Science* **23**(1): 161 – 165.
- Topps J. H., Kay R. N. B, Goodall E. D. (1968a) Digestion of concentrate and of hay diets in the stomach and intestines of ruminants. *British Journal of Nutrition* **22**: 261 – 280.
- Topps J. H., Kay R. N. B, Goodall E. D. (1968b) Digestion of concentrate and of hay diets in the stomach and intestines of ruminants, 2: Young steers. *British Journal of Nutrition* **22**: 281 – 290.
- Torres-Contreras H., Bozinovic F. (1997) Diet selection in an herbivorous rodent: balancing nutrition with thermoregulation. *Ecology* **78**: 2230 – 2237.
- Ulyat M. J. (1973) The feeding value of herbage. U: Chemistry and biochemistry of herbage, Butler G. W., Bailey R. W., ur., Academic Press, New York. str. 131 – 177.
- Van Soest P. J. (1994) Nutritional Ecology of the Ruminant, 2. izd., Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Varner J., Dearing M. D. (2014) Dietary plasticity in pikas as a strategy for atypical resource landscapes. *Journal of Mammalogy* **95**(1): 72 – 81.
- Vorontsov N. N. (1961) Variation in the transformation rates of organs of the digestive systems in rodents and the principle of functional compensation. *Doklady Akademii Nauk SSSR* **136**: 1494 – 1497. Engleski prijevod u: *Evolutionary morphology, Biological Sciences Section* **136 – 138**: 49 – 52.
- Vorontsov N. N. (1962) The ways of food specialization and the evolution of the alimentary system in Muroidea. U: Symposium Theriologicum, Publishing House of the Czech Academy of Sciences, Prague. str. 360 – 377.
- Wang D.-H., Wang Z.-W., Sun R. Y. (1995) Variations in digestive tract morphology in root vole (*Microtus oeconomus*) and its adaptive importance. *Acta Theriologica Sinica* **15**: 53 – 59.
- Wang D.-H., Pei Y.-X., Yang J.-C., Wang Z.-W. (2003) Digestive tract morphology and food habits in six species of rodents. *Folia Zoologica* **52**(1): 51 – 55.

Ward J. K. (1981) Non-competitive sources of carbohydrates for animal feeding. U: New Protein Foods, Altschul A. M., Wilcke H. L., ur., Academic Press, New York. str. 253 – 275.

Williams S. H., Peiffer E., Ford S. (2009) Gape and Bite Force in the Rodents *Onychomys leucogaster* and *Peromyscus maniculatus*: Does Jaw-Muscle Anatomy Predict Performance? *Journal of Morphology* **270**: 1338 – 1347.

Yarto-Jaramillo E. (2015) Rodentia. U: Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine, Miller R. E., Fowler M. E., ur., Saunders, St. Louis, MO. str. 384 – 422.

Young Y. Z. (1962) The Life of Vertebrates, 2. izd., Oxford University Press, New York i Oxford. str. 652 – 663, 743 – 744.

Zhang Z. B., Wang Z.-W. (1998) Ecology and management for dominant pest rodent in the typical steppe of Inner Mongolia. U: Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture, Ocean Press, Beijing. str. 209 – 220.

Izjava o izvornosti

Izjavljujem da je ovaj završni rad izvorni rezultat mojeg rada te da se u njegovoj izradi nisam koristila drugim izvorima, osim onih koji su u njemu navedeni.

Maja Rendulić

Maja Rendulić