



**УНИВЕРЗИТЕТ У НОВОМ САДУ**  
**ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ**  
Департман за ветеринарску медицину



**Бојан Радић**

**ФИЗИОЛОШКЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ**  
**ВАРЕЊА КОД ПРЕЖИВАРА**

**Дипломски рад**

**Нови Сад, 2026.**



**УНИВЕРЗИТЕТ У НОВОМ САДУ**  
**ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ**



**Департман за ветеринарску медицину**

**Кандидат: Бојан Радић**

**ФИЗИОЛОШКЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ**  
**ВАРЕЊА КОД ПРЕЖИВАРА**

**Дипломски рад**

**Ментор : Доц. др Зоран Ружић**

**Нови Сад, 2026.**

**КОМИСИЈА ЗА ОЦЕНУ И ОДБРАНУ  
ДИПЛОМСКОГ РАДА**

*Др Зоран Ружић, доцент – Ментор*  
*за ужу научну област Анатомија, хистологија и физиологија животиња*  
*Пољопривредни факултет, Нови Сад*  
*Департман за ветеринарску медицину*

*Др Зденко Каначки – редовни професор – Председник комисије*  
*за ужу научну област Анатомија, хистологија и физиологија животиња*  
*Пољопривредни факултет, Нови Сад*  
*Департман за ветеринарску медицину*

*Др Миодраг Радиновић – редовни професор – Члан*  
*за ужу научну област Болести животиња и хигијена анималних производа*  
*Пољопривредни факултет, Нови Сад*  
*Департман за ветеринарску медицину*

# ФИЗИОЛОШКЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ ВАРЕЊА КОД ПРЕЖИВАРА

## КРАТАК САДРЖАЈ

Преживари су широко распрострањена и разнолика група сисара. Домаће врсте преживара, попут крава, оваца и коза користе биљне структурне угљене хидрате како би обезбедили енергију са производњу млека и меса за људску исхрану. Главна карактеристика дигестивног тракта преживара јесте вишекоморан сложени желудац, који се састоји од преджелудаца и правог желуца сиришта (*abomasum*). Преджелуци су подељени на три одељка: бураг (*rumen*), мрежавац (*reticulum*) и листавац (*omasum*). Цревни тракт, танко и дебело црево, се карактерише великом дужом, чиме је дигестија и апсорпција храњивих материја изузетно ефикасна.

Варење код преживара почиње у усној дупљи. Усна дупља се карактерише одсуством горњих секутића, који су замењени денталом плочом (*pulvinus dentalis*). У усној дупљи се секретују продукти пљувачних жлезда, које су код преживара богати бикарбонатним и фосфатним јонима, који имају улогу у пуферисању бураговог садржаја. Једњак преживара се карактерише присуством попречно-пругасте мускулатуре, која ствара перисталтичке и снажне антиперисталтичке таласе битне за процесе гутања и преживања.

Бураг преживара се одликује великим капацитетом који код великих говеда достиже капацитет до 300 литара. У бурагу се налази комплексни микробиолошки екосистем, већином састављен од бактерија, протозоа и гљивица, који имају централну улогу у процесима ферментације и варења храњивих материја. Главни продукт ферментације храњивих материја у преджелуцима јесу ниже масне киселине: пропионска, бутерна и сирћетна. Сириште се одликује карактеристикама варења као код моногастричних животиња, дејством хлороводоничне киселине и пепсина. Једна од најзначајних специфичности физиологије варења у сиришту јесте

дигестија мртвих бурагових микроорганизама. Код младунаца, сириште има главну улогу у варењу млека.

У танком цреву се варење одвија дејством цревних ензима, панкреасног сока и жучи. Поред дигестије, у танким цревима се врши апсорпција храњивих материја и воде. У дебелом цреву се одвија секундарна микробиолошка ферментација.

Метаболизам азота код преживара представља процес који зависи од симбиотског односа између животиње и микроорганизама у бурагу. Производ активности микроорганизама је амонијак, који се у јетри метаболише у мање штетан продукт уреу. Уреа потем пљувачних жлезда бива рециркулисана у бураг, док се вишак излучују путем урогениталног тракта. Осим азота, метаболизам угљених хидрата је такође специфичан. Већина угљених хидрата се ферментише у прежелуцима до нижих масних киселина, док је количина слободне глукозе недовољна за функционисање организма. Због нутритивног и метаболичког дефицита глукозе, организам преживара се налази у стању сталне и непрекидне зависности од хепатичне глуконеогенезе, која представља биохемијски процес синтезе глукозе де ново.

**Кључне речи:** *преживари, преджелуци, целулоза, микроорганизми бурага физиологија варења преживара, преживање, рецикулација азота, метаболизам угљених хидрата*

# PHYSIOLOGICAL SPECIFICS OF DIGESTION IN RUMINANTS

## SUMMARY

Ruminants are a widespread and diverse group of mammals. Domestic ruminant species, such as cows, sheep, and goats, utilize plant structural carbohydrates to provide energy for the production of milk and meat for human consumption. The main characteristic of the ruminant digestive tract is a multi-chambered complex stomach, which consists of the forestomachs and the true stomach (abomasum). The forestomachs are divided into three compartments: the rumen, the reticulum, and the omasum. The intestinal tract, comprising the small and large intestines, is characterized by its great length, which makes the digestion and absorption of nutrients highly efficient.

Digestion in ruminants begins in the oral cavity. The oral cavity is characterized by the absence of upper incisors, which are replaced by a dental pad (*pulvinus dentalis*). The products of the salivary glands are secreted into the oral cavity; in ruminants, these are rich in bicarbonate and phosphate ions, which play a role in buffering the rumen contents. The ruminant esophagus is characterized by the presence of striated musculature, which creates peristaltic and strong anti-peristaltic waves essential for the processes of swallowing and rumination.

The ruminant rumen is distinguished by its large capacity, which in large cattle can reach up to 300 liters. The rumen houses a complex microbial ecosystem, primarily composed of bacteria, protozoa, and fungi, which play a central role in the processes of fermentation and nutrient digestion. The main products of nutrient fermentation in the forestomachs are volatile fatty acids: propionic, butyric, and acetic acid. The abomasum is characterized by digestion similar to that of monogastric animals, through the action of hydrochloric acid and pepsin. One of the most significant specificities of digestive physiology in the abomasum is the digestion of dead rumen microorganisms. In young animals, the abomasum plays the primary role in digesting milk.

In the small intestine, digestion takes place through the action of intestinal enzymes, pancreatic juice, and bile. In addition to digestion, the absorption of nutrients and water occurs in the small intestines. Secondary microbial fermentation takes place in the large intestine.

Nitrogen metabolism in ruminants is a process that depends on the symbiotic relationship between the animal and the microorganisms in the rumen. A product of microbial activity is ammonia, which is metabolized in the liver into a less harmful product, urea. Urea is then recirculated back into the rumen via the salivary glands, while the excess is excreted through the urogenital tract. Besides nitrogen, carbohydrate metabolism is also highly specific. Most carbohydrates are fermented in the forestomachs into volatile fatty acids, while the amount of free glucose is insufficient for the functioning of the organism. Due to this nutritional and metabolic glucose deficit, the ruminant organism is in a state of constant and continuous dependence on hepatic gluconeogenesis, which is the biochemical process of *de novo* glucose synthesis.

**Keywords:** *ruminants, forestomachs, cellulose, rumen microorganisms, ruminant digestive physiology, rumination, nitrogen recycling, carbohydrate metabolism.*

# САДРЖАЈ

1. УВОД.....	1
2. ПРЕГЛЕД ЛИТЕРАТУРЕ.....	2
2.1. АНАТОМСКЕ КАРАКТЕРИСТИКЕ ДИГЕСТИВНОГ ТРАКТА.....	2
2.1.1. Усна дупља .....	2
2.1.2. Ждрело .....	4
2.1.3. Једњак.....	4
2.1.4. Желудац .....	5
2.1.5. Танка црева .....	7
2.1.6. Дебела црева .....	8
2.1.7. Јетра.....	8
2.1.8. Панкреас.....	9
2.2. ФИЗИОЛОГИЈА ВАРЕЊА.....	10
2.2.1. Усна дупља .....	10
2.2.2. Ждрело .....	12
2.2.3. Једњак.....	12
2.2.4. Варење у преджелуцима.....	13
2.2.5. Преживање.....	15
2.2.6. Микробиота преджелудаца .....	17
2.2.7. Варење у сиришту .....	22
2.2.8. Варење у сиришту код младунаца.....	23
2.2.9. Варење у танком цреву .....	25
2.2.10. Варење у дебелом цреву .....	28
2.3. РЕЦИРКУЛАЦИЈА АЗОТА .....	30
2.4. МЕТАБОЛИЗАМ УГЉЕНИХ ХИДРАТА .....	33
2.5. МЕТАБОЛОПАТИЈЕ .....	35
2.5.1. Кисела индигестија .....	35
2.5.2. Кетоза .....	36
2.5.3. Дислокација сиришта.....	37
3.0 ЗАКЉУЧАК .....	39
4.0 ЛИТЕРАТУРА .....	40

## **1. УВОД**

Преживари су група биљоједа који имају један од најсложенијих система за варење у животињском свету. Ова група обухвата домаће животиње попут говеда, оваца и коза, као и дивље јелене, дивокозе, муфлоне, зебре и друге. Преживари су еволутивно развили физиолошку способност искорштавања храњивих материја из биљне хране богате целулозом, која је за већину других сисара несварљива.

Искориштавање целулозе је омогућено карактеристичном грађом дигестивног тракта као и специфичним физиолошким процесима варења и метаболизма. Једна од карактеристика дигестивног тракта јесте и грађа желуца, који је подељен на четири целине. Такође, варење се не одвија искључиво посредством хлороводоничне киселине и цревних ензима, већ се већи део хране вари симбиотским деловањем богате микробиолошке популације, која је насељена у преджелуцима, и организма животиње.

У даљем тексту овог дипломског рада биће укратко описане анатомске карактеристике дигестивног тракта, процеси варења храњивих материја, специфичности метаболизма азота и угљених хидрата, као и најчешћа обољења која се јављају као последица поремећаја процеса варења и метаболизма.

## 2. ПРЕГЛЕД ЛИТЕРАТУРЕ

### 2.1. АНАТОМСКЕ КАРАКТЕРИСТИКЕ ДИГЕСТИВНОГ ТРАКТА

Главни делови дигестивног тракта током његовог проласка кроз тело су усна дупља, ждрело, једњак, желудац, танка и дебела црева. Пљувачне жлезде, јетра и панкреас имају улогу помоћних органа дигестивног тракта [1].

Преживари су широко распрострањена и разнолика група сисара. Домаће врсте попут крава, оваца и коза користе биљне структурне угљене хидрате како би обезбедили енергију за производњу млека и меса за људску исхрану. Сви преживари имају заједничку карактеристику, а то је посебно прилагођене избочине једњака које се називају преджелудци, а које омогућавају складиштење хране и дозвољавају бактеријску ферментацију за варење храњивих материја, попут целулозе, који ензими сисара не могу да разграде [2].

#### 2.1.1. Усна дупља

Усна дупља преживара представља кранијални сегмент дигестивног тракта који је високо специјализован за преузимање и иницијалну обраду волуминозне хране биљног порекла [1]. Примарни биолошки механизам уноса хране обухвата координисани рад усана, језика и зуба. Код говеда, усне су релативно дебеле и имају ограничену покретљивост, због чега је језик примарни орган за узимање хране. Насупрот томе, овце и козе поседују танке и изузетно покретне усне, са карактеристичним медијалним расцепом на горњој усни који им омогућава узимање хране са самог дна, односно близу саме земље. Језик говеда је снажан, дугачак и изразито храпав, што је омогућено присуство бројних орожалих папила које олакшавају механичко захватање хране [3].

Слузокожа усне дупље преживара је изразито отпорна на механичка оштећења захваљујући вишеслојном плочастом епителу који је на многим местима значајно кератинизован. Унутрашња површина образа садржи конусне папиле које имају улогу у спречавању испадања хране током процеса жвакања са отвореним уснама [3].

Још једна карактеристика усне дупље говеда је тврдо непце које је повезано базалном ламином због еволутивног губитка горњих инцизивних зуба. Тврдо непце формира десетак или више попречних гребена чија се испупчења прогресивно смањују док коначно не нестану у каудалном делу уста, где ивице гребена имају бројне папиле. Тврдо непце је велико код говеда, а уже код оваца и коза, чији се језик не користи за хватање хране [3].

Дентални апарат преживара се карактерише потпуним одсуством секутића и очњака у горњој вилице, што је замењено снажним фиброеластичним јастучићем (*pulvinus dentalis*) прекривеним отпорном слузокожом. Зубна формула одраслих говеда износи 2(I 0/4, C 0/0, P 3/3, M 3/3), што чини укупно 32 зуба. Секутићи у доњој вилици су широки, облика лопате, и лабаво усађени у алвеоларне просторе како би се смањио ризик од повреде денталне плоче током испаше [1].

Језик преживара је изразито развијен мишићни орган са мишићним влакнима која се пружају у три смера, омогућавајући му флексибилност и прецизност. Код говеда је на дорзалној страни језика изражен лингвални торус (*turus linguae*), снажно мишићно-мукозно узвишење на задњем делу тела језика [1]. Присуство бројних орожалих папила на дорзуму значајно доприноси храпавости површине, чинећи језик говеда изузетно ефикасним алатом у прикупљању биљне масе. Код оваца и коза, језик је знатно мање груб и игра секундарну улогу у узимању хране. На дорзалној страни језика се налази сложен систем папила које врше вишеструке механичке и сензорне функције. Механичке папиле су *papillae filiformes* и *papillae conicae*, док су сензорне *papillae fungiformes* и *papillae vallatae* [4]. Поред узимања хране, језик игра кључну улогу у манипулацији болусом током мастикације и у иницијалним фазама деглутације, олакшавајући транспорт ингеста ка једњаку [5].

Анатомски се у усној дупљи диференцирају три главна пара великих жлезда: паротидне (*gl. parotis*), мандибуларне (*gl. mandibularis*) и сублингвалне (*gl. sublingualis*), уз присуство бројних малих дисеминованих жлезда у субмукози усана, образа и језика. Паротидне жлезде луче секрет серозног типа, мандибуларне мешовити серомукозни секрет, док сублингвалне секрет мукозног карактера. Код одраслих говеда, укупна дневна продукција пљувачке се креће у опсегу од 100 до 200 литара, док код малих преживара варира између 6 и 16 литара дневно [6].

### 2.1.2. Ждрело

Ждрело (*pharynx*) представља критични анатомски сегмент у којем се укрштају путеви дигестивног и респираторног тракта, обезбеђујући прецизну координацију уноса хране и размене гасова. Смештено је каудално у односу на усну и носну дупљу и може се диференцирати на орофарингеални, назофарингеални и ларингофарингеални део. Ждрело преживара је биолошки специфично по својој способности да подржи двосмерни проток материје, омогућавајући не само гутање, већ и процес регургитације и еруктације [2,6].

### 2.1.3. Једњак

Једњак (*esophagus*) представља мускозни тубуларни орган који повезује орофарингеални простор са кранијалним делом сложеног желуца, конкретно са кардијом. Током свог пута до желуца, једњак улази у грудни кош на торакалном улазу (*hiatus diafragmaticus cranialis*) и путује унутар медијастиналног простора до отвора у дијафрагми (*hiatus diaphragmaticus caudali*), те улази у желудац (*cardia*) унутар трбушне дупље [1].

Једна од најзначајнијих анатомских и хистолошких специфичности једњака код преживара јесте присуство попречно-пругасте мускулатуре дуж целокупне његове дужине [2,4]. Ова специфичност једњака је важна за процес преживања, јер омогућаје снажне антиперисталтичке контракције које су под вољном контролом нервног система. Једњак код преживара функционише као двосмерни канал,

служећи подједнако за деглутацију свеже хране и за враћање болуса на поновну мастикацију током циклуса преживања [7].

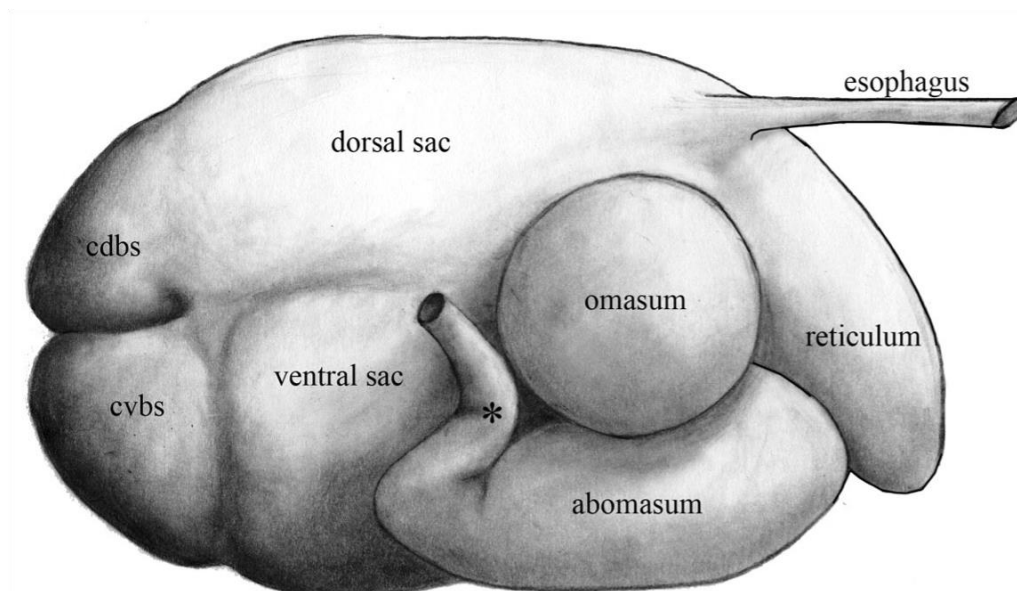
#### 2.1.4. Желудац

Желудац преживара представља сложен анатомски комплекс диференциран у четири јасно дефинисана одељка: бураг (*rumen*), мрежавац (*reticulum*), листавац (*omasum*) и сириште (*abomasum*). Шематски приказ желудца приказан је на слици 1. Прва три одељка, познати као преджелуци, карактеришу се агландуларном слузокожом и служе примарно за ферментативну деградацију биљних влака. Код одраслог говеда, желудац заузима скоро 75% трбушне дупље, где бураг одговара приближно 6% телесне масе животиње [4].

Бураг је кранијални и најволуминознији сегмент сложеног желуца преживара. Запремина бурага је 100-150 литара код малих говеда, док код великих говеда његова запремина достиже чак 300 литара. Код оваца, запремина бурага је приближно 15 литара [4]. Спољашња површина бурага је подељена на жлебове (*sulci*) које одговарају унутрашњим мишићним стубовима (*pilae*) чиме је бураг подељен на дорзалну и вентралну врећу. У бураговој дорзалној врећи се сакупља гас и груба храна, док се у вентралној кеси таложе храна са већом специфичном тежином и течност [8]. На месту уласка једњака у преджелудац формира се кардија, која представља функционалну улазну тачку за храну и почетак ретикуларног жлеба. Функционално и анатомски, бураг је тесно интегрисан са мрежавцом, чинећи ретикулоруминални комплекс који служи као ферментациони базен.

Спољашњи зид бурага је обложен несекреторним, кератинизованим, слојевитим плочастим епителом [9]. Епител који облаже унутрашњост је вишеслојни плочасти кератинизовани тип [2]. Унутрашња површина бурага је густо покривена папилама, које повећавају ефективну апсорпциону површину слузокоже, достижући до 30 пута већу површину у односу на равну слузокожу. Ове папиле дају унутрашњости органа изглед храпавог тепиха и кључне су за апсорпцију испарљивих масних киселина, воде и електролита [2,9,10]. Код новорођенух јединки, који се хране искључиво млеком, бурагове папиле су рудиментиране. Развој бурагових папила се код њих јавља са 2-3 месеца старости

[4]. Артеријско снабдевање бурага потиче из целијачног стабла (*truncus celiacus*), док је венска дренажа организована преко руминалних вена које се уливају у гастроспленични и гастродуоденални систем, водећи крв богату нутријентима у порталну вену јетре [9].



Слика 1: шематски приказ желуца преживара, десна латерална страна [11]

Мрежавац (*reticulum*) је најкранијалнији сегмент сложеног желуца преживара. Смештен је интраторакално, вентрално од грудне кости. Просечни волумен мрежавца износи око 9 литара код одраслих говеда. Са бурагом је анатомски и функционално повезан са тзв. руминоретикуларним жлебом (*plica ruminoreticularis*). Са листавцом је повезан ретикуло-омазалним отвором, који контролише пролазак ингеста, дозвољавајући само честицама хране које су процесима мастикације и руминалне ферментације уситњене на величину испод 1,18 милиметара [4]. Унутрашња површине мрежавца се одликује високо специјализованом мукозом, која не поседује секреторне жлезде, док је епител вишеслојан плочасти орожао, чиме игра улогу у заштити од механичких оштећења изазвано грубом биљном храном. Морфолошка карактеристика мукозе јесу примарни набори или кресте (*cristae reticuli*), које формирају структуру налик мрежи, односно пчелињем саћу [12].

Листавац (*omasum*) је позициониран у интраторакалном делу абдоминалне дупље, са десне стране у односу на медијалну раван тела. Код крупних преживара има облик билатерално спљоштене сфере која подсећа на лопту, док је код малих преживара има изражен овални облик који подсећа на зрно пасуља. Са мрежавцем је повезан преко *ostium reticulo-omasicum*, док са дисталне стране, листавац се каудално наставља у жлездани део желуца преко широког и овално омазално-абомазалног отвора. Између ова два отвора, пружа се омазални канал (*sulcus omasi*), чије дно формира директни анатомски пут за брз пролазак течног дела ингеста. Спољашња површина листавца је прекривена висцеларним перитонеумом. Лумен листавца подсећа на странице отворене књиге, по чему је и добио свој тривијални назив. Највећи део лумена испуњен је стотинама паралелних мишићно-мукозних листова (*laminae omasi*). Мукоза листавца је потпуно агландуларне природе и обложена вишеслојним орожалим епителом [12].

Сириште (*abomasum*) представља четврти и једини жлездани део сложеног желуца преживара, који је у потпуности анатомски и функционално аналоган једноставном желуцу моногастричних сисара. Морфолошки се одликује издуженим, благо крушколиком обликом и подељен је на три основне анатомске регије: фундус, тело и пилорус. Унутрашња архитектура сиришта се одликује присуством високо специјализоване жлездане слузокоже, која је оштро одвојена од агландуларног, плочасто орожалог епитела присутног у преджелуцима. Слузокожа сиришта садржи жлезде, које су позициониране у регији фундуса и тела [6].

### 2.1.5. Танка црева

Танко црево (*intestinum tenue*) се анатомски и функционално дели на три сегмента: дванаестопалачно (*duodenum*), празно (*jejunum*) и вито црево (*ileum*). Дуоденум код говеда достиже дужину и до 1 метра. Јејунум представља најдужи и најмобилније сегмент танког црева. Како бураг заузима готово целокупну леву половину абдомена, јејунум је смештен примарно на десној страни. Прелазак јејунума у илеум, завршни и знатно краћи сегмент танког црева, није јасно макроскопски дефинисан на самој површини црева. Слузокожа јејунума и илемума

је изузетно богата лимфним ткивом које је организовано у виду солитарних и груписаних лимфних чворова, познати као Пајерове плоче [1].

### 2.1.6 Дебела црева

Дебело црево (*intestinum crasuum*) представља завршни сегмент дигестивног тракта, који се у морфолошком смислу дели на слепо црево (*caecum*), колон (*colon*) и право црево (*rectum*). За разлику од моногастричних животиња, дебело црево преживара има умерено развијен капацитет за ферментацију, смештајући га претежно у десну половину абдоминалне дупље. Слепо црево преживара је анатомски прилично једноставан орган, без спољашњих лонгитудиналних мишићних трака (*taeniae*) и карактеристичних врећастих проширења (*haustra*). Колон преживара се анатомски дели на узлазни (*colon ascendens*), попречни (*colon transversum*) и силазни колон (*colon descendens*). Значајна карактеристика колона, тачније силазног колона, јесте његова изражена лабавост и мобилност, чиме се омогућава висок степен слободе приликом извођења дијагностичке ректалне експлорације [12].

Укупна дужина танког и дебелог црева може достићи димензије које су чак и до 30 пута веће од дужине тела. Ова карактеристика омогућава значајно успоравање протока химуса кроз дигестивни тракт, чиме се време излагања хране ензимској дигестији значајно продужава и оптимизује апсорпција тешко сварљивих биљних компоненти [10].

### 2.1.7 Јетра

Јетра (*hepar*) представља централну и највећу метаболичку жлезду у организму. Смештена је у десном интрапелвичном делу абдомена. Због компресије од стране бурага, хепатични лобуси на паријеталној страни нису тако јасно изражени као код месоједа. На висцералној страни, топографски се могу диференцирати леви режањ, десни режањ, квадратни режањ и каудатни режањ.

Главни жучни канал (*ductus choledochus*) се улива на површини слузокоже десцедентног дела дуоденума (*papilla duodeni major*) [12].

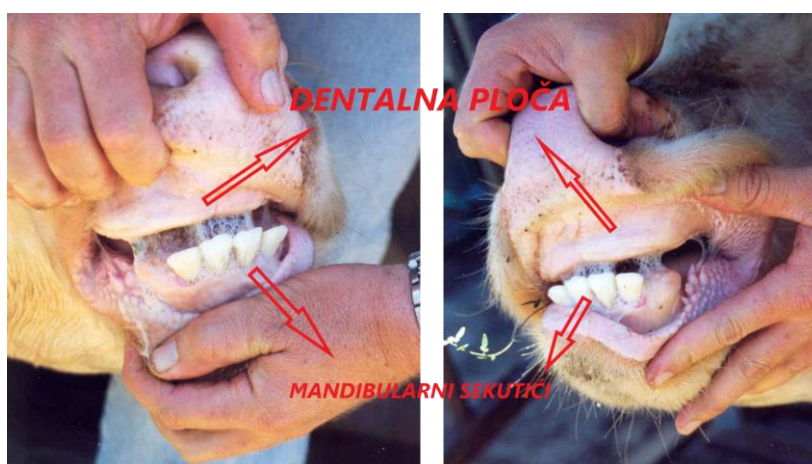
### 2.1.8 Панкреас

Панкреас (*pancreas*) или гуштерача, представља виталну комбиновану егзокрину и ендокрину жлезду, која је анатомски и функционално повезана са почетним делом танког црева. Макроскопски, панкреас је подељен на: тело (*corpus pancreatis*), десни режањ (*lobus pancreatis dexter*) и леви режањ (*lobus pancreatis sinister*). Путем изводног панкреасног канала, ензими панкреаса учествују у процесу варења у танким цревима. Код говеда је акцесорни панкреасни канал (*ductus pancreaticus accessorius*) се самостално улива у дуоденум на анатомској структури која се назива мала дуоденална папила (*papilla duodeni minor*). Код малих преживара, најчешће перзистира главни панкреасни канал (*ductus pancreaticus*) који се улива заједно са жучним каналом на великој дуоденалној папили (*papilla duodeni major*) [2,12].

## 2.2. ФИЗИОЛОГИЈА ВАРЕЊА

### 2.2.1. Усна дупља

Процес варења у усној дупљи преживара представља комплексан, високо специјализован биолошки процес који се разликује од дигестије код моногастричних животиња. Иницијална фаза овог процеса започиње узимањем хране, односно прехензијом, који се знатно разликује и варира у зависности од врсте преживара. Код говеда, језик преузима примарну улогу за хватање крме, док код оваца и коза флексибилне усне са карактеристичним медијалним расцепом омогућавају високо селективну испашу близу саме површине земље и селекцију делова биљака. Такође, једна од најзначајнијих анатомско-физиолошких карактеристика орофарингеалне регије преживара јесте потпуно одсуство секутића у горњој вилици, чију биолошку улогу преузима дентална плоча (*pulvinus dentalis*), која је приказана на слици 2. Током примарног уноса хране на пашњаку или јаслама, преживари жваћу веома рудиментарно, искључиво онолико колико је потребно да се сува биљна маса навлажи пљувачком и формира иницијални болус погодан за деглутацију [2,4].



Слика 2: Приказ денталне плоче код говеда [13]

Током почетног акта храњења, секреција пљувачке подразумева мешовити тип, који садрже и серозне и мукозне компоненте неопходне за лубрикацију и заштиту оралне и езофагеалне слузокоже од механичких оштећења. Иако се микробна дигестија примарно одвија у бурагу и мрежавцу, иницијално жвакање игра виталну улогу у ослобађању растворљивих интраћелијских нутријената и оштећивању биљних ткива, чиме се олакшава каснија микробиолошка активност [14].

Физиолошка улога и велика квантитативна продукција пљувачке представља најзначајнији секреторни и метаболички аспект варења у усној дупљи преживара. Код одраслих говеда, пљувачка се може излучити у количини од 100 до 200 литара дневно, док је код мањих преживара та продукција у распону од 6 до 16 литара дневно. Пљувачка је строго контролисана, физиолошки изотонична течност у односу на крвну плазму, али се од ње драстично разликује по високој и специфичној концентрацији бикарбонатних и фосфатних јона. Захваљујући присуству ових пуфера, рН вредност саливарног секрета је изразито алкална, достижући нивое и до 8,2, што је неопходно за ефикасну неутрализацију нижих масних киселина које микробна популације континуирано синтетише у ретикулуму [1,2,6]. Успешна и безбедна хемијска неутрализација ових продуката омогућава да се оптимална рН вредност у бурагу одржи у стриктним биохемијским границама од 6,0 до 6,4, што је предуслов за ефикасно преживљавање целулолитичких бактерија. Нагла промена исхране преживара, са суве крме на влажну и уситњену храну, попут силаже или квалитетне паше, може преполовити дневни волумен излучене пљувачке. Такође и дуготрајна исхрана сувом пелетираном храном, драстично обара продукцију пљувачке, што за последицу може имати немогућност одржавања рН вредности у бурагу и самим тим настанак метаболичких поремећаја [15].

Јединствена биолошка специфичност пљувачке преживара се огледа у њеној функцији у ендегеној рециклажи азота, узимајући у обзир чињеницу да метаболичка уреа чини између 65% и 70% укупног азота присутног у пљувачци [16].

У поређењу са другим животињским врстама, адултни преживари у секрету пљувачних жлезда немају присутан ензим алфа-амилазу. Међутим, код

новорођених јединки, специфично телади и јагњади у раној фази раста, слузокожа усне дупље и жлезда луче саливарни, тј. линвалну липазу, која преузима улогу у варењу млечних липида. Овај ензим врши ефикасну хидролизу естерификованих масних киселина кратког и средњег ланца из мајчиног млека, много пре него што ингестирани садржај стигне у сириште [4].

### **2.2.2. Ждрело**

Ждрело је анатомско-физиолошки сегмент који функционоше као раскрсница кроз коју пролазе ваздух током процеса дисања и ингест током процеса исхране. За разлику од моногастричних животиња, код преживара је ждрело прилагођено великој количини волуминозне и грубе хране.

Физиолошка специфичност ждрела код преживара се огледа у његовој способности да подржи и прецизно контролише двосмерни, односно реверзибилни проток ингеста и гасова. Ова карактеристика је неопходна за одвијање процеса који су карактеристични за преживаре, а то су преживање и подривање [4].

Код младунаца преживара, телади и јагњади, ждрело поседује сензорну улогу која је директна везана за иницијацију рефлекса затварања ретикуларног, односно езофагеалног жлеба. Овај рефлекс обезбеђује да ингестирано млеко у потпуности заобиђе микробну ферментацију у бурагу и стигне директно у сириште [6].

### **2.2.3. Једњак**

Једњак преживара је карактеристичан по томе што је мишићни слој у потпуности изграђен од попречно-пругастих мишићних влакана дуж целе своје дужине. Најзначајнија физиолошка специфичност једњака преживара јесте његова способност спровођења изузетно снажних антиперисталтичких таласа. Ова карактеристика омогућава несметано одвијање процеса преживања и подривања [6].

#### 2.2.4. Варење у преджелуцима

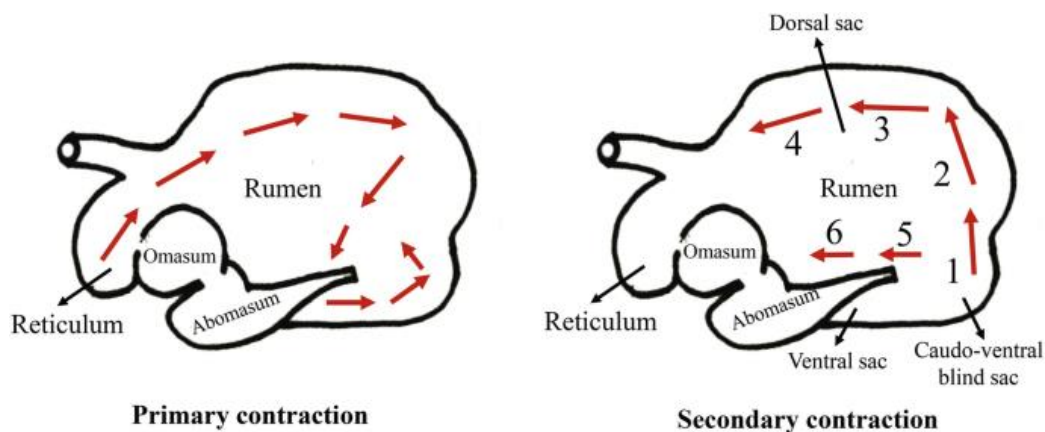
Бураг представља део преджелудаца у коме се одвијају ферментативни процеси везани за варење хране. Физиолошка температура у бурагу осцилира у распону од 38 до 41°C, чиме се обезбеђује оптимална ензимска активност. Поред строге терморегулације, бурагова микробиота и ензимска активност се одликује изразито редукујућим условима, са просечним редокс потенцијалом од око -350 mV, који може варирати између -250 и -450 mV, што идикује стриктну одсуство кисеоника [15]. Вредност рН бураговог садржаја је прецизно метаболички регулисана и генерално се одржава у границама између 5,5 и 7,0 захваљујући обилној секрецији пљувачке која је богата бикарбонатним и фосфатним пуферима [8].

Процес ферментације у бурагу је резултат метаболичке активности комплексног микробиолошког екосистема који се састоји од милијарди високо адаптираних бактерија, протозоа и гљивица. Бактеријске популације се према примарном супстрату који разграђују класификују се на: целулолитичке, хемицелулолитичке, пектинолитичке, протеолитичке, амонијак-продукујуће и липолитичке врсте [6]. Физиологија варења у потпуности се ослања на симбиотски однос упостављен између домаћина и руминалне микробиоте, где преживар обезбеђује хомеотермно, пуферовано окружење уз континуирани доток супстрата. Заузврат, микробитота, преузима задатак ензимске и механичке деградације структурних биљних полисахарида које ендогени ензими домаћина нису способни да разграде [8].

Садржај бурага је физички подељен у неколико функционалних слојева, при чему се у дорзалном врху формира гас, тј гасна капа, који је претежно састављен од угљен диоксида и метана [2]. Заступљеност угљен диоксида чини око 65,5%, метана око 26,8%, док су азот, кисеоник и водоник присутни у траговима [15]. Испод гаса се налази специфичан плутајући слој испреплетених грубих биљних влакана, док се у вентралном делу налази течнија фракција у којој су суспендоване ситније честице хране [2].

Механичка обрада унетог ингеста у бурагу се одвија кроз строго координисане циклусе примарних и секундарних мишићних контракција. Примарне или мешајуће контракције започињу снажном двофазном контракцијом мрежавца, настављајући се каудално преко дорзалне вреће. Прва фаза контракције је релативно слаба. Друга следи веома брзо након прве и изузетно је снажна, скоро облитерирајући лумен мрежавца и стварајући снажан и брз проток унете течности. Укупан ефекат проласка хране кроз бураг, посебно крмне хране, је смањење величине честица повезано са губитком ферментабилних делова биљне структуре. Приликом примарних контракција, бурагог садржај се темељно меша и врши се сепарација честица на основу њихове специфичне тежине. Секундарне или еруктационе, контракције се јављају као додатни низ догађаја на крају примарног низа контракција. Генерално, јављају се у вези са сваким другим или трећим низом примарних контракција. Функција секундарне контракције је да потисне гас ка кранијалном делу бурага чиме се евакуише велика количина гаса која се ствараја у бурагу, како би се спречила дистензија бурага. Шематски приказ примарних и секундарних контракција је приказан на слици 3. Еруктациони рефлекс је строго зависан од сензорних механорецептора и захтева да регија кардије буде потпуно ослобођена од течног садржаја како би се доњи езофагеални сфинктер успешно и рефлексно отворио. [1,2].

Континуирано мешање садржаја у бурагу посредством координисаних мишићних контракција обезбеђује темељну инокулацију новоунетих честица хране резидентним микробиолошким популацијама [15].



Слика 3: Шематски приказ примарне контракције (шема лево) и секундарне контракције (шема десно) [17]

Мрежавац у дигестивном тракту има улогу биолошког филтера вршећи константну и прецизну физичку сепарацију унетих честица на основу величине и функционалне специфичне тежине. Код младунчади, зид мрежавца има улогу у формирању езофагеалног жлеба, чиме се индгестирано мајчино млеко проводи у сириште, заобилазећи ферментацију у неразвијеном бурагу [17].

Када је ингест у оквиру руминоретиклуарног система адекватно уситњен и обрађен микробном ферментацијом, његов даљи ток подразумева прелазак у листавац (*omasum*). Директна комуникација између ова два преджелудачна одељка се остварује преко ретикуло-омазалног отвора (*ostium reticulo-omasicum*). Ингест у листовцу бива подвргнут механичкој обради, која ради на принципу моћне пресе, која механички цеди и одваја течну фракцију из ингеста. Тим актом цеђења, омогућава се апсорпција ослобођење воде, есенцијалних минерала и великих количина нижих масних киселина. Додатно уситњени ингест, бива потиснут на финалну и есенцијалну ензимску деградацију у сириште [6,17].

### 2.2.5. Преживање

Процес преживања (*ruminatio*) представља еволутивну и физиолошку адаптацију дигестивног тракта која преживарима омогућава високо ефикасно искориштавање структурних угљених хидрата биљног порекла. Ова јединствена биолошка карактеристика омогућава биљоједима да у релативно кратком временском периоду испаше унесу велике количине кабасте хране, коју тек накнадно детаљно механички обрађују на безбедном месту, чиме се спречава изложеност предаторима.

Физиолошки посматрано, преживање обухвата високо координисан низ моторних догађаја који се могу поделити у четири јасно дефинисане фазе:

1. регургитација ингеста из бурага и мрежавца у усну дупљу,
2. темељно жвакање врстог садржаја (ре-мастикација),
3. обилно натапање пљувачком (ре-саливација),
4. поновно гутање (ре-деглутиција) [4,17].

Иницијална фаза уноса хране код преживара карактерише се веома slabим жвакањем, где се храна само натопи пљувачком у мери која је неопходна за формирање иницијалног болуса погодног за гутање. Овако прогутан болус, у бураг се позиционира у дорзалном слоју формирајући такозвани бурагов “мат” или плутајући сплав. Процес преживања циљано захвата ову фракцију ингеста, која се претежно лоцира у дорзалном делу мрежавца [2].

Акт преживања се покреће специфичном екстраретикуларном контракцијом која непосредно претходи примарним и секундарним циклусима мотилитета преджелудаца. Ова почетна контракција производи промену притиска унутар мрежавца и сматра се да представља рефлексни одговор на промену притиска у самом бурагу. Контракција ретикулума изазива нагло повећање притиска у кардијалној регији бурага, припремајући садржај за повратак у једњак [9,14]. Готово истовремено са контракцијом ретикулума, животиња врши дубоку и форсирану инспирацију уз потпуно рефлексно и херметички затворен ларингеални глотис, што доводи до стварања негативног интраторакалног и интраезофагеалног притиска. Помоћу антиперисталтичких покрета једњака, болус се транспортује према усној дупљи. Чим се болус нађе у орофарингеалном простору, глотис се отвара ради наставка нормалне респираторне функције [2]. Када болус стигне у усну дупљу, вишак течности се одмах гута, док се чврста фракција задржава ради детаљног жвакања, тј ремастикације. Приликом ремастификације, пљувачне жлезде појачано луче пљувачку богату бикарбонатним и фосфатним пуферима [9,14]. Процес ремастикације траје између 30 и 70 секунди по једном жвакањем циклусу, са паузама од свега 2 до 4 секунде успостављеним између обраде два потпуно одвојена болуса. Ремастикацијом се грубе биљне структуре ефикасно мрве, гњече и секу до дијаметра мањег од 1,18 милиметара, што представља основни биолошки услов за њихов несметани пролазак кроз уски ретикуло-омазални канал даље у партије дигестивног тракта [4].

Са неурофизиолошког аспекта, преживање представља комплексан рефлексни механизам који је делимичко подређен вољној контроли животиње, а иницира се стимулацијом механорецептора смештених у зиду мрежавца, руминоретикуларном набору и зони ретикуло-омазалног отвора. Афарентни сигнали са ових специфичних механорецептора се путем вагусног нерва преносе директно до центра за преживање који је смештен у продуженој моздини (*medulla*

*oblongata*) [4]. Процес преживања није примарно покренут хемијским стимулансима, попут концентрације нижих масних киселина, урее или рН вредности, већ је у много већој мери физички повезан са количином и запремином грубе кабасте хране у исхрани [9].

Значај преживања се не огледа само у механичком уситњавању хране, већ овај процес има утицај на целокупну микробиоту у дигестивном тракту. Интензивна ремастикација повећава специфичну површину биљних фрагмената, што омогућава ефикасније адхезију и бржу колонизацију од стране целулолитичких бактерија и анаеробних гљивица. Континуирани процес преживања има утицај у одржавању релативно униформне количине ингеста у дигестивном тракту током читавог дана [9].

Поред нутритивних и физичких аспеката, процес преживања је изузетно осетљив на различите физиолошке статусе и факторе стреса из животне околине. На пример, током периода телења, време које животиње проведу преживајући се значајно смањује. Детаљна истраживања су показала да краве потпуно престају са преживањем у просеку 123 минута пре самог чина партуса [18]. Такође, дејство топлотног стреса имају снажан депресивни ефекат на активност преживања [19].

#### **2.2.6. Микробиота преджелудаца**

Екосистем бурага, односно руминоретикуларног комплекса код преживара, представља један од комплекснијих микробиолошких биотипа у природи. Да би микроорганизми у преджелуцима могли несметано да одвијају процесе микробне ферментације, неопходно је да се испуне следећи услови:

1. Температура у бурагу треба да буде у распону од 36-40 степени Целзијуса,
2. рН вредност бурага треба да буде у распону од 5,5 до 7,0
3. Анаеробни услови [4].

Микробна заједница бурага је структурирана тако да обухвата представнике сва три домена живота, укључујући аутохтоне и транзиторне бактерије, метаногене археје и сложене еукариоте у виду протозоа и анаеробних гљива, уз присуство

бројних вируса, тј бактериофага. Табела 1 приказује микроорганизме у бурагу и њихове важне родове и врсте. Бактерије чине најбронију и метаболички најактивнију фракцију, достижући популациону густину од  $10^9$  до  $10^{11}$  ћелија по граму или милилитру руминалног садржаја, те чине између 40% и 90% укупне микробне биомасе у зависности од унете хране [20]. Већина бактерија припада грам-негативним бактеријама, чија је процентуална заступљеност између 80% и 90% [4].

Просторна дистрибуција бактерија унутар бурага није униформна, већ је диктирана специфичним афинитетом према супстрату. На основу овога, оне се класификују на планктонске слободно пливајуће бактерије, бактерије лабаво асоциране за честице хране, бактерије чврсто адхериране за биљна влакна и епимуралне бактерије интимно везане за бурагов епител [4].

Због велике разноврсности и специфичности, целокупна бактеријска популација се на основу нутриционистичких модела дели на основу примарног супстрата које бактерије метаболишу, те се оне деле на целулолитичке, хемицелулолитичке, пектинолитичке, амилолитичке, претеолитичке и липолитичке врсте [4].

Целулолитичке бактерије представљају основу за варење целулозе. У ову групу су сврстане врсте као што су: *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus* и *Ruminococcus flavefaciens*. Ове бактерије помоћу екстрацелуларних мултиензимских комплекса врше цепање гликозидних веза унутар целулозних ланаца, при чему формирају мање олигосахариде и целобиозу. Хемицелулолитичке и пектинолитичке бактерије, међу којима квантитативно доминирају врсте из рода *Prevotella* (*Prevotella ruminicola*), *Butyrivibrio fibrisolvens* и *Treponema saccharophilum* поседују способност хидролизе осталих полимерних компоненти биљног ћелијског зида. Амилолитичке бактерије, као што су *Streptococcus bovis* и *Ruminobacter amylophilus* врше хидролизу скроба до растворљивих простих шећера. Бактерије из рода *Lactobacillus*, као и претходно споменути *Streptococcus bovis* својим метаболичким деловањем врше продукцију млечне киселине, која игра главну улогу у одржавању рН вредности у бурагу. Такође, једне од важних бактерија су *Megasphaera elsdenii* и *Selenomonas ruminantium* које искориштавају млечну киселину, односно лактат. Као крајњи производи разградње угљених

хидрата у бурагу дејством микробиолошке активности бактерија, јесу сирћетна, пропионска и бутерна киселина [8,21,22,23].

Висока и интензивна протеолитичка, пептидазна и терминална деаминазна биохемијска активност бактерија, попут *Prevotella ruminicola*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Ruminobacter amylophilus* обезбеђују редовну и континуирану протеолитичку хидролизу сложених протеинских једињења. Настале аминокиселине, убрзо подлежу потпуној деаминацији од стране свих присутних протеолитичких бактерија, као што су *Clostridium aminophilum* и *Peptosreptococcus anaerobius* [21].

Што се тиче липолитичких бактерија, као што је бактеријска врста *Anaerovibrio lipolytica*, врше константну и ефикасно хидролитичку обраду триглицерида разграђујући их на просте молекуле глицерола и дуголанчаних масних киселина. [8].

Табела 1. Микроорганизми у бурагу [22]

<b>Типови микроорганизама</b>	<b>Важни родови и врсте</b>
<b>Бактерије – Ацетогени</b>	<i>Acetitomaculum ruminis, Eubacterium limosum</i>
<b>Бактерије – Микроорганизми који користе киселине</b>	<i>Megasphaera elsdenii, Wolinella succinogenes, Veillonella gazogenes, Micrococcus lactilytica, Oxalobacter formigenes, Desulfovibrio desulfuricans, Desulfotomaculum ruminis,</i>
<b>Бактерије – Целулолитичке</b>	<i>Fibrobacter succinogenes, Ruminococcus flavefaciens, Ruminococcus albus, Clostridium cellobioparum, Clostridium longisporum, Clostridium lochheadii, Eubacterium cellulosolvans</i>
<b>Бактерије – Хемичелулолитичке</b>	<i>Prevotella ruminicola, Eubacterium xylanophilum, Eubacterium uniformis</i>
<b>Бактерије – Липолитичке</b>	<i>Anaerovibrio lipolytica</i>
<b>Бактерије – Пектинолитичке</b>	<i>Treponema saccharophilum, Lachnospira multiparus</i>
<b>Бактерије – Протеолитичке</b>	<i>Prevotella ruminicola, Ruminobacter amylophilus, Clostridium bifermentans</i>
<b>Бактерије – Амилолитичке</b>	<i>Streptococcus bovis, Ruminobacter amylophilus, Prevotella ruminicola</i>
<b>Бактерије – Сахаролитичке</b>	<i>Succinivibrio dextrinosolvans, Succinivibrio amylolytica, Selenomonas ruminantium, Lactobacillus acidophilus, Lactobacillus casei, Lactobacillus fermentum, Bifidobacterium thermophilum, Bifidobacterium ruminantium</i>
<b>Бактерије – Танинолитичке</b>	<i>Streptococcus caprinus, Eubacterium oxidoreducens</i>
<b>Бактерије – Уреолитичке</b>	<i>Megasphaera elsdenii</i>
<b>Бактериофаги</b>	<i>Methanobacterium phage Ψ M1, Methanobacterium phage Ψ M10, Methanobacterium phage Ψ M100, Methanobrevibacter phage Ψ M100,</i>
<b>Гљиве</b>	<i>Piromyces communis, Piromyces mae, Piromyces minutus, Piromyces dumbonicus, Piromyces rhizinflatus, Anaeromyces mucronatus, Anaeromyces elegans, Caecomyces communis, Caecomyces equi, Caecomyces sympodialis, Cyllamyces aberensis,</i>
<b>Метаногени</b>	<i>Methanobacterium formicicum, Methanobacterium bryantii, Methanobrevibacter ruminantium, Methanobrevibacter smithii, Methanomicrobium mobile, Methanosarcina barkeri, Methanoculleus olentangyi</i>
<b>Протозое (праживотиње)</b>	<i>Entodinium bovis, Entodinium bubalum, Entodinium bursa, Entodinium longinucleatum, Entodinium dubardi, Entodinium exiguum, Epidinium caudatum, Isotricha prostoma</i>

Метаногене археје, услед специфичних биохемијских услова преузимају на себе есенцијалну и строгу термодинамичку функцију уклањања ослобођеног молекуларног водоника у бурагу. Ове строго анаеробне археје конвертују нагомилана редукујућа једињења директно у метан, чиме спречавају инхибицију примарне ферментације и обезбеђују континуиран проток енергије [20].

Протозое представљају и до 50% масе укупног микробног екосистема. Према анатомској морфологији и биохемијској функцији таксономски се деле на две главне групе: холотрихне и ентодиниоморфне цилијате. Холотрихне протозое, као што су родови *Isotricha* и *Dasytricha*, поседују кинетичке трепље и одликују се брзим кретањем кроз течну фазу бураговог садржаја где ефикасно депонују растворљиве шећере унутар своје ћелије у виду резервних полисахарида. Ентодиниоморфни цилијати, у које спадају родови *Entodinium*, *Epidinium* и *Polyplastron* имају афинитет према грубим и чврстим партикулама унете хране. Ови крупни микроорганизми “гутају” доступна зрнца скроба и fine биљне фрагменте влакана, вршећи њихову накнадну обилмну интрацелуларну ферментацију. Такође, физиолошки успоравају пребрзу бактеријску продукцију киселина, превентивно смањујући ризик од ацидозе [20].

Облигатно анаеробне гљивице имају улогу у разарању кутикуле висококвалитетних лигнификованих биљних ткива, заједно са моћним гликозидним хидролазама и полисахаридних лиаза.

Преджелудачну микробиоту употпуњавају и разноврсни ситни бактериофаги, стриктни вируси специфични искључиво за присутне бактерије. Њихова улога се огледа у лизирању бактерија, чиме доприносе трајном микробном обрту и кружењу нутријената.

Интеракција специфичних вирусних, еукариотских, архејских и бактеријских компоненти унутар руминалног микро-екосистема, беспрекорно показује врхунски ниво еволуционе и адаптивне савршености преживара у оптимизацији варења биљних влакана [20].

### 2.2.7. Варење у сиришту

Сириште (*abomasum*) представља четврти, прави жлездани желудац преживара у којем се одвија ензимска и хемијска дигестија. По својим биохемијским физиолошким карактеристикама је потпуно аналоган варењу у једноставном желуцу моногастричних сисара. Континуирани проток течног ингеста и фино уситњених биљних партикула из листавца обезбеђује непрекидно сандбевање сиришта садржајем који је већ претрпео опсежну механичку и микробну обраду [2].

Унутрашња слузокожа сиришта је високо специјализована и густо прожета желудачним жлездама, присутним у регијама фундуса и тела. Паријеталне ћелије секретују хлороводоничну киселину (HCl), чиме снижавају рН вредност на ниво између 2,0 и 3,0. Главне, или пептичне ћелије синтетишу и ослобађају протеолитички проензим пепсиноген, који се тек у контакту са киселом средином аутокаталитички активира и прелази у активни облик - пепсин [2].

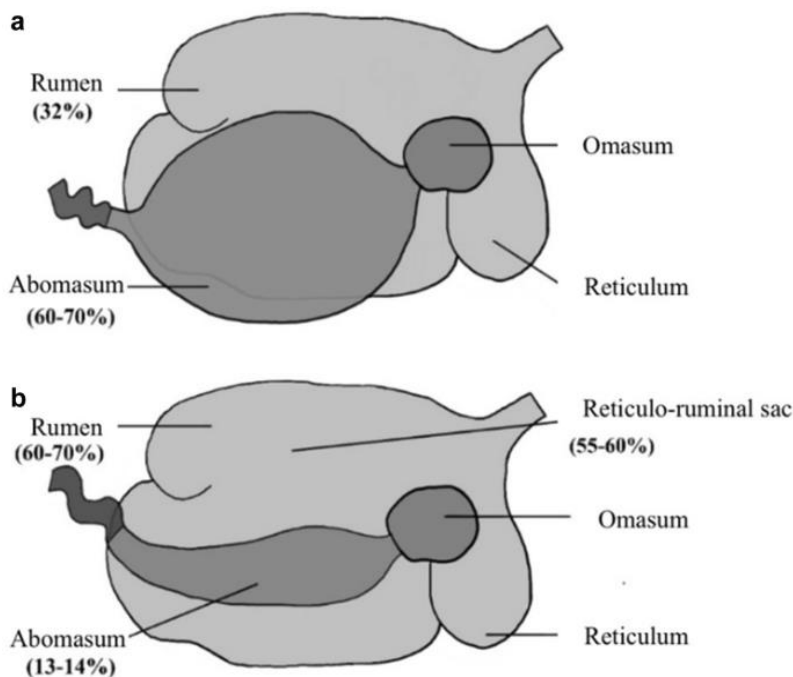
Главни супстрат за ензимску хидролизу у сиришту јесте микробна биомаса, састављена од милијарди бактерија, протозоа и анаеробних гљива. Иако се велики део еукариотских протозоа секвестира у бурагу, оне које доспеју у сириште подлежу брзој протеолизи, ослобађајући висококвалитетне интрацелуларне протеине за домаћина. Поред микробне биомасе, у сиришту се започиње и ензимска деградација протеина који су због своје резистентне физичко-хемијске структуре успели да избегну микробну ферментацију у бурагу [5, 22, 24].

Једна од најзначајнијих специфичности физиологије варења у сиришту, јесте дигестија мртвих бурагових микроорганизама. Услед изненадне изложености ниској рН вредности, микробне ћелије губе свој витални ћелијски интегритет, подлежу лизи и ослобађају свој интрацелуларни садржај богат беланчевинама. Посредством пепсина, долази до хидролизе микробних беланчевина, започињући њихову деградацију у форму мањих пептида и ослобођених аминокиселина. Значај овог процеса је велики јер протеини пореклом од микроорганизама поседују изузетан биолошки квалитет, те аминокиселински профил одговара високим метаболичким и продукционим потребама организма преживара [2].

Континуирали пролазак микробне и неразграђене протеинске фракције кроз сириште припрема ове макромолекуле за финалну хидролизу у танком цреву, где се одвија 65-75% укупне пост-руминалне дигестије азота [5].

## 2.2.8. Варење у сиришту код младунаца

Варење код новорођених преживара представља сложен физиолошки процес који се разликује од варења код одраслих јединки. У првим недељама живота, младунци функционишу првенствено као моногастричне животиње, јер њихови преджелуци још увек нису у потпуности развијени [25]. Морфолошки и функционално посматрано, сириште је код новорођених телаци, као и јагњаци и јаради, најдоминантнији део комплексног желуца и заузима највећи део абдоминалне дупље [26]. Шематски приказ развијености преджелудаца код младунаца приказан је на слици 4. Главни извор нутријената у овом периоду јесте течна храна, односно колострум и млеко, чија је ефикасна дигестија од виталног значаја за преживљавање и адекватан раст и развој [27].



Слика 4: Шематски приказ развијености преджелудаца код младунаца (a) и одраслих преживара (b) [28]

Приликом конзумације течног obroка, езофагеални жлеб се рефлексно затвара и ствара директан пролаз који усмерава течност директно у сириште. Анатомија и физиологија сиришта код младунаца је прилагођена брзом пријему и обради течних obroка, што је потврђено савременим радиолошким студијама који указују на његову изузетно способност физиолошке дистензије. Новија истраживања су доказала да унос течности и до 6,8 литара, код телаци, не доводи до нежељеног преливања у бураг [25].

Само мајчино млеко које стиже у сириште није стерилном, већ у себи носи комплексну и разноврсну бактеријску заједницу. Међу најзаступљенијим родовима који путем млека улазе у дигестивни тракт младунчета издвајају се *Bacteroides*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Anaerococcus*, *Lactobacillus*, *Porphyromonas*, *Comamonas*, *Fusobacterium* и *Enterococcus*. Ове бактерије, заједно са микроорганизмима пореклом из мајчиног фецеса, вагиналног тракта и пљувачке мајке током лизања након порођаја, представљају прве колонизаторе који иницирају рани развој гастроинтестиналног микробиома [14].

Пре него што ингестирано млеко стигне до лумена сиришта, оно бива подвргнуто иницијалној ензимској обради која биолошки започиње у самој усној дупљи младунчета. Пљувачне жлезде младих преживара у раном онтогенетском стадијуму обилно луче специфичан ензим познат као саливарна или лингвална липаза. Ова липаза врши веома врзу и ефикасну хидролизу естерификованих масних киселина кратког ланца, превасходно бутерне и капронске киселине, непосредно пре него што млеко уопште стигне у сириште [4].

Када нутритивно богат колострум или млеко доспеју у лумен сиришта, почиње фаза хемијске обраде течне хране која се првенствено заснива на физиолошком процесу коагулације. Под утицајем протеолитичких ензима, специфично сиришног ензима ренина (химозина), долази до хемијске реакције са казеином и присутном млечном машћу, што резултира формирањем специфичног угрушка или сирног грумена. Убрзо након формирања овог чврстог коагулума, садржај у сиришту се природно раздваја на густу чврсту фракцију и течну фракцију која представља излучену сурутку. Ова сепарација на чврсту и течну фракцију, омогућава да сурутка, која је богата имуноглобулинима, пролази у танко црево, где

се дешава брза апсорпција имуноглобулина неопходна за пасивни имунитет. Чрвсти део коагулума, који представља депо казеина и липида, се задржава дуже у сиришту ради накнадне, постепене ензимске дигестије [27]. Дуготрајније задржавање формираог угрушка омогућава да заробљени млечни протеини остану знатно дуже изложени дејству протеолитичких ензима у сиришту, чиме се максимизује ефикасност њихове дигестије [1].

Са постепеним старењем животиње и прелазом са течне исхране на конзумацију чврстих биљних хранива, лучење саливарне липазе природно опада, функција езофагеалног жлеба прогресивно слаби, а микробна ферментација у бурагу преузима централну улогу, чиме сириште добија функцију као код одраслих преживара [4].

### **2.2.9. Варење у танком цреву**

Варење у танком цреву преживара представља специјализовану фазу дигестивног процеса, која се одиграва након комплексне микробиолошке ферментације у преджелуцима и примарне ензимске хидролизе у сиришту [12]. Еволутивно посматрано, преживари поседују најдуже танко црево међу свим сисарима. Ова карактеристика омогућава значајно успоравање брзине пасаже ингестиране хране, што је биолошки неопходно како би се продужило време излагања химуса деловању дигестивних ензима. Кроз танко црево се одвија континуирани проток химуса, чија динамика зависи од мотилитета и миоепителних контракција које константно мешају садржај и потискују га дистално [5].

Храњиви супстрат у облику јако киселог и делимичног свареног химуса напушта сириште и прелази у дуоденум кроз пилорични сфинктер. Када кисели химус доспе у лумен дванаестопалачног црева, он врши стимулацију локалних хеморецептора у слузокожи, што доводи до активирања неуроендокриног повратног механизма доводећи до успоравања мотилитета сиришта са циљем да се заштити осетљива цревна слузокожа. Такође, кисели химус идукује ослобађање гастроинтестиналних хормона, холецистокинина и секретина, који путем системске циркулације стижу до јетре и егзокриног панкреаса, индукујући брзо и масивну секрецију жучи и панкреасног сока. Панкреасни сок и билијарна секреција

су богати бикарбонатним јонима, чија је улога брза неутрализација јаке хлороводоничне киселине, чиме се рН вредност химуса подиже на благо алкалан ниво [1,12,17]. За разлику од моногастричних животиња код којих је панкреасна секреција уско повезана са оброцима, проток панкреасног сока код преживара је релативно константан [29].

Целокупна течност која долази из горњих партија дигестивног тракта може представљати значајно оптерећење за капацитет ензимске секреције танког црева, због чега је претходна апсорпција воде у листавцу од великог значаја [14]. Мукоза танког црева формира бројне цревне ресице (*villi intestinales*) и крипте, које повећавају укупну апсорптивну површину лумена. Епителне ћелије ресица, ентероцити, на својој апикалној мембрани поседују хиљаде микровила који формирају специфичан четкасти покров, где су смештени дигестивни ензими и уско специјализовани транспортни протеини. Мотилитет целог танког црева се налази под контролом унутрашњег цревног нервног система, у првом реду Мајснеровог субмукозног и Ауербаховог мијетеричног плексуса, који прецизно синхронизују мишићне контракције у спрези са аутономним нервним системом [17].

За разлику од готово свих моногастричних животиња, које се у потпуности ослањају на протеине доступне из формулисаног obroка, код преживара највећи и биолошки највреднији део беланчевина који доспе у дуоденум потиче од микробне биомасе синтетисане у бурагу. Протеини, односно високо-протеинске микробне ћелије, пролазе кроз процес лизе и почетне хидролизе под снажним литичким утицајем хлороводоничне киселине и пепсина у сиришту, а затим пристижу у дуоденум у форми дугих полипептидних ланаца и делимично разграђених пептида. У самом лумену дуоденума, ови полипептиди су одмах изложени дејству протеолитичких ензима панкреаса. Први корак ензимске дигестије представља лучење ензима ентерокиназе (ентеропептидазе) из мукозе дуоденума, која делује на проензим трипсиноген и преводи га у његов биолошки активан облик, трипсин. Трипсин затим покреће каскадну реакцију активације свих осталих проензима, преведећи химотрипсиноген у химотрипсин, проеластазу у еластазу, као и прокарбоксихептидазе у њихове активне изоформе карбоксихептидазе. Ови бројни активирани панкреасни ензими врше хидролизу полипептида до ниво појединаних слободних аминокиселина. Апсорбоване аминокиселине, путем порталног венског система, стижу у јетру на даљу обраду [16,17].

Варење нескробних угљених хидрата у танком цреву и њихова апсорпција у облику глукозе је знатно ефикаснија од ферментације у бурагу, чиме се избегавају губици енергије у виду метана и топлоте [29]. Иако се највећи део унетог скроба (75-80%) ферментише у самом бурагу, значајан део пролази у танко црево, где су у просеку разгради између 35-60% скроба [30]. Варење скроба почиње секрецијом и каталитичким деловањем панкреасне-алфа амилазе. Ефикасност целокупне хидролизе скроба зависи од секреције ензима и протока интестиналног химуса, док ниски дуоденални рН може иницијално ограничити хидролизу скроба и одложити доступност глукозе за каснију апсорпцију у дисталнијим деловима црева [29]. У односу на моногастричне непреживаре, код преживара никада није забележена генетска експресија ензима сахаразе, па они не могу директно варити сахарозу у танком цреву, већ се њихова угљенохидратна активности базира на хидролизи супстрата преко малтазе и изомалтазе. Коначни производ процеса хидролизе, молекул глукозе, бива апсорбован у ентероцит где се даље метаболише [29,30].

Физички несварена фракција скроба услед директног превазилажења капацитета апсорпције танког црева, прелази у дебело црево, где постаје супстрат за локалну бактеријску ферментацију [30].

Липиди који се у оброку биљоједа налазе у облику специфичних триглицерида и галактопептида, пролазе кроз хидролизу и биохидрогенизацију под дејством руминалне микрофлоре пре него што доспеју у дисталне партије дигестивног тракта [16]. У бурагу, посредством микроорганизама, липиди се потпуно ферментишу до нижих масних киселина, док се ослобођене масне киселина подвргавају биохемијском процесу биохидрогенизације [4]. Као последице микробне активности, липиди у танко црево пристижу у форми засићених, слободних дуголанчаних масних киселина, при чему доминирају стеаринска и палмитинска киселина [16]. Због високе тачке топљења и изразито киселе средине несвареног химуса, ови липиди улазе у почетни део дуоденума у потпуно хидрофобном, нерастворљивом и готово чврстом агрегатном стању. Жуч која у свом саставу има жучне соли, врши емулгацију липида у мешовите мицеле, фину микроскопску дигестивну емулзију, креирајући услове за деловање липолитичких ензима. Дејством панкреасне липазе, мицеле се цепају на слободне масне киселине и моноглицериде. Карактеристика за преживаре јесте лучење знатно мањих количина панкреасне липазе у поређењу са моногастричним

животињама [5]. Научна истраживања су показала да се активност и стопа секреције панкреасних ензима, укључујући липазу, може физиолошки модулирати одређеним ендогеним нутритивним сигнаlima, попут интестиналног снабдевања аминокиселином леуцином [31]. Ослобођене масне киселине и моноглицериди пасивном ћелијском дифузијом прелазе у цитоплазму епителних ћелија црева. У ентероцитима се врши процес синтезе неопходних телесних триглицерида, преко глицерол-3-фосфата, формирајући хиломирконе и липопротеине врло ниске густине (VLDL). Лимфни системом се заобилази портална вена и јетра, чиме се врши директна испорука енергијом обогаћених триглицерида масним и мишићним ткивима, нарочито продуктивној млечној жлезди током лактације [5,32].

#### **2.2.10. Варње у дебелом цреву**

Преживари поседују развијено дебело црево где се одвија секундарна микробиолошка ферментација материјала који је претходно прошао кроз бураг и танко црево. Садржај из терминалног дела илеума улазу у дебело црево на илеоцекоколичном споју. Улазак дигестивног садржаја, односно химуса, регулисан је илеоцекоколичним сфинктером који активно спречава ретроградно кретање садржаја назад у танко црево [1,12]. Артеријска васкуларизација сегмената дебелог црева обезбеђена је преко мезентеричне артерије, односно илеоколичне артерије. Венска дренажа се обавља преко порталног система, који сакупља апсорбоване метаболите и усмерава их ка јетри [12].

Мотилитет дебелог црева се карактерише перисталтичким и антиперисталтичким покретима, који обезбеђују адекватно мешање садржаја, чиме се омогућава дуга изложеност супстрата ензимима микроорганизама [17].

Химус који доспева до лумена слепог црева и колона се састоји од тврдих и високо резистентних биљних полимера, примарно целулозе и хемицелулозе, који су успели да избегну ферментацију и ензимску обраду у бурагу. Целулоза, хемицелулоза и лигнин су познати као неутрално-детерџентска влакна (НДФ) [14]. Поред њих, несварни, такозвани “бајпас” скроб, доспева у слепо црево и колон [4].

У дебелом цреву, микробна популација неометано наставља процес разградње структурних угљених хидрата. Током микробне хидролитичке и ферментативне активности, микробиота синтетише ниже масне киселине, које се потом апсорбују кроз епител колона. Ове апсорбоване масне киселине директно доприносе укупном метаболичком и енергетском балансу животиње, обезбеђивајући додатну енергију из супстрата који би иначе био изгубљен. У овом региону се врши и бактеријска синтеза одређених хидросолубилних витамина. Упркос овим процесима, са квантитативне и нутриционистичке тачке гледишта, нутритивни допринос свих апсорбованих продуката из дебелог црева знатно је мањи у поређењу са процесима дигестије и апсорпције који се одвијају у преджелуцима и танком цреву [14].

Поред дигестивне и микробиолошке функције, слузокожа танког црева поседује способност за континуирану апсорпцију воде. Кроз овај процес интензивне апсорпције течности, преостали цревни садржај се постепено дехидрира и полако припрема за коначно формирање и излучивање фекалних маса. Упоредно са апсорпцијом воде, врши се и апсорпција есенцијалних минералних материја неопходних за очување системске хомеостазе [17].

### 2.3. РЕЦИРКУЛАЦИЈА АЗОТА

Једна од специфичности варења код преживара јесте метаболизам и рециркулација азота. Метаболизам азота код преживара представља процес који зависи од симбиотског односа између животиње и микроорганизама у бурагу [33]. Слика 5 приказује циркулацију азота код преживара. Када протеини и непротеинска азотна једињења доспеју у бураг, они подлежу интензивној микробној разградњи од стране бактерија, протозоа и гљивица. Протеолитички ензими микроорганизама хидролизују праве протеине из хране у олигопептиде, који се затим даље разлажу на трипептиде, дипептиде и на крају на слободне аминокиселине. Због високе активности деаминаза које поседују буражне бактерије, највећи део слободних аминокиселина се не задржава у слободном облику, већ се брзо деаминише, при чему настаје амонијак, ниже масне киселине и угљен-диоксид. Амонијак представља централни метаболит и главни извор азота за синтезу микробних протеина [34].

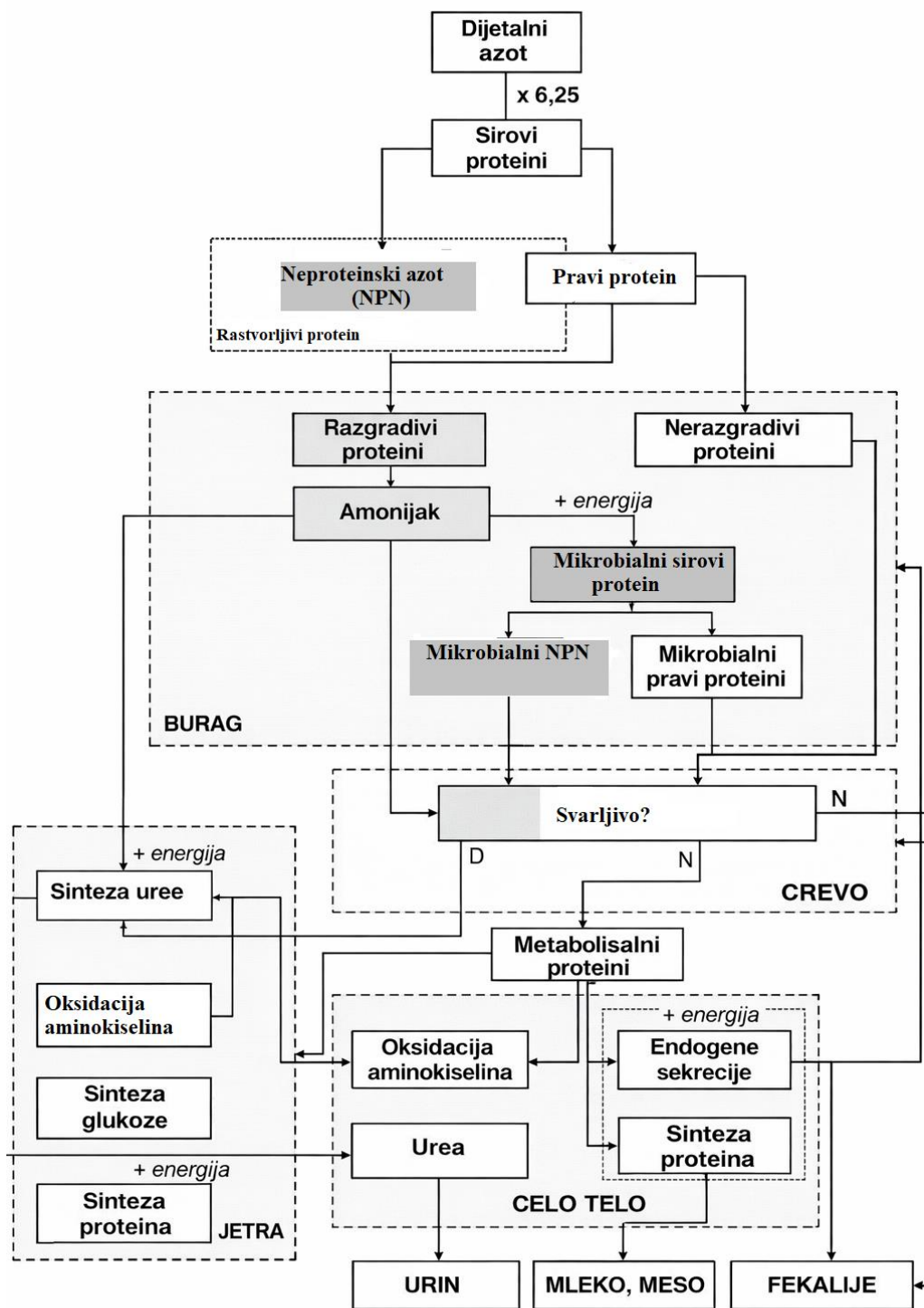
Синтеза микробних протеина у бурагу је строго енергетски зависан процес који захтева адекватну количину аденозин-трифосфата, добијеног ферментацијом угљених хидрата [35]. Поред бактерија, протозое у бурагу, неселективно разграђују протеине из хране, бактерије и ендogene протеине, чиме повећавају ниво амонијака у бурагу. Ова активност протозоа доводи до такозване интра-руминалне рециркулације азота, што смањује нето проток микробних протеина ка дванаестопалачном цреву и значајно доприноси повећању концентрације амонијака у бурагу. Поред разграђеног дела, одређена количина протеина, заједно са синтетисаном микробном масом и ендогеним секрецијама напуштају бураг и ретикулум и доспевају у сириште и танко црево [34]. У танком цреву, дејством цревних и панкреасних ензима, протеини се разлажу на пептиде и слободне аминокиселине, које се затим апсорбују у ентероците и улазе у портални крвоток [36]. Несварени и неапсорбовани остаци азотних једињења у таком цреву, настављају ка дебелом цреву где подлежу даљој микробној ферментацији. У дебелом цреву, микробита искориштава протеине за свој раст, али не постоје механизми за ефикасну апсорпцију створених микробних протеина из дебелог

црева, те се они губе излучивањем путем фецеса формирајући метаболички фекални азот [37].

Вишак амонијака који буражни микроорганизми не стигну да инкорпорирају у своје протеине се брзо апсорбује кроз епител бурага у портални крвоток. Амонијак апсорбован из ретикуло-румена, као и онај пореклом из танког и дебелог црева, крвотоком путује у јетру, која има централну улогу у детоксикацији овог неуротоксичног једињења. У јетри се одвија процес конверзије, при чему перипортални хепатоцити конвертују амонијак у уреу кроз орнитински циклус. Амонијак који не уђе у орнитински циклус, бива искориштен од перивенозних хепатоцита који поседују ензим глутамин-синтетазу, помоћу којег се детоксикација амонијака врши преласком амонијака у глутамин. Произведена уреа се ослобађа у системску циркулацију и елимише из организма путем урина, или се може извршити рециркулација повратком у гастроинтестинални тракт.

Рециркулација урее у дигестивни тракт се врши на два начина, путем плувачке током жвакања и преживања или механизмом директног транспорта кроз зид бурага. Након уласка у бураг, уреа подеже хидролизи, чиме ослобођени амонијак бива искориштен од стране микроорганизама за синтезу сопствених ћелијских протеина. [34,37]. Међутим, уколико у бурагу недостаје енергије за искориштавање овог амонијака, он се изнова апсорбује у крв и враћа у јетру, формирајући на тај начин кружни циклус који носи велики метаболички и енергетски терет за организам домаћина [38]. Поред бурага, одређена количина урее се излучује у поструминалне сегменте, али могућност анаболичког искориштавања овог азота за производњу млека или мишићне масе је веома ограничена и минимална [34].

Способност преживара да врше рециркулацију ендogene урее у дигестивни тракт представља механизам очувања азота, при чему се код говеда и оваца рециклира и до 80% укупне урее синтетисане у јетри [38]. Варијације у мезаболizmu урее примећене су код различитих врста преживара, при чему се овце карактеришу значајном способношћу реналне реапсорпције урее у поређењу са говедима. Постоје разлике и унутар исте врсте, при чему млечне краве знатно ефикасније усмеравају рециркулацију азота ка дигестивном тракту у поређењу са јунадима у порасту [39].



Слика 5: Дијаграм циркулације азота код преживара [36]

## 2.4. МЕТАБОЛИЗАМ УГЉЕНИХ ХИДРАТА

Са становништа исхране преживара, угљени хидрати се деле у две категорије: неутрална детерцентска влакна (НДФ) и невлакнасте угљене хидрате (НФЦ). Неутрална детерцентска влакна обухватају структурне биљне полимере као што су целулоза, хемицелулоза, лигнин, док невлакнасти угљени хидрати представљају лакосварљиве угљенехидрате као што су скроб, пектин, бета-глюкани, органске киселине и једноставне моносахариде и дисахариде попут глукозе, фруктозе и сахарозе [40].

Руминални микроорганизми својом активношћу имају главну улогу у дигестији угљених хидрата. Ови микроорганизми помоћу својих ензима разлажу комплексне биљне полимере на њихове примарне саставне мономере и димере. Када се разграде до једноставних моносахарида, попут молекула глукозе и ксилозе, ови ослобођени шећери не постају директно доступни организму за цревну апсорпцију, већ их микробне ћелије преузимају у своју цитоплазму. У ћелијама микроорганизма, глукоза подлеже процесу анаеробне гликолизе, пи чему се синтетишу два молекула пирувата уз ослобађање енергије у виду аденозин-трифосфата (АТФ). Произведени пируват подлеже оксидативној декарбоксилацији, чиме настају кратколанчане ниже масне киселине које су крајни продукт анаеробне ферментације. Масне киселине које настају као продукт анаеробне ферментације су: сирћетна (ацетат), пропионска (пропионат) и бутерна киселина (бутират) [17]. Поред високо специфичних бактерија, у буражној деградацији осетљивог скорба кључну улогу играју и ентодиниморфне протозое, које стално активно фагоцитују скробна зрнца и тиме успоравају њихову пребрзу и агресивну ферментацију у токсичну млечну киселине, пружајући на тај начин заштиту од настанка ацидозе бурага [4].

Крајни биолошки продукт микробне анаеробне ферментације свих унетих угљених хидрата у бурагу су ниже масне киселине, праћене стварањем великих количина гасова, угљен диоксида и метана. Код оброка који су базирани на кабастој крми, сирћетна киселина је најзаступљенија, за разлику од оброка које у свом

саставу имају лакосварљиве житарице богате скробом код којих доминира производња пропионата [40].

Новостворене ниже масне киселине се пасивно апсорбују, при чему прелазе директно кроз плочасти епител бурага у портални крвоток животиње. Епител бурага, поред могућности апсорпције, врши и биохемијску обраду апсорбованих нижих масних киселина. Ово је везано за бутират, који у епителу бурага пролази кроз метаболичку трансформацију и оксидацију дајући кетонско тело бета-хидроксибутират, који даље прелази у системску циркулацију као извор енергије [5]. Посматрајући биолошки потенцијал киселина, пропионска киселина код одраслих преживара представља главни медијатор за процес глуконеогенезе [40].

Угљени хидрати, као што је скроб, који не подлегу биохемијским процесима у преджелуцима, доспевају у танко црево где се дешава ензимска дигестија од стране панкреасних ензима, тј алфа-амилазе [29]. Дејством алфа-амилазе, молекули скроба, односно амилоза и амилопектин, бивају хидролизоване на декстрине и олигомере састављене од глукозе. Након ове фазе, ензими олигосахаридазе их разлажу на појединачне молекуле глукозе који су спремни за транс-мембрански транспорт [41].

С обзиром да већина унетих угљених хидрата се ферментира у преджелуцима, ткиво преживара заправо апсорбује мале, неадекватне и биолошки недовољне количине слободне глукозе. Због оваквог нутритивног и метаболичког дефицита, организам преживара се налази у стању сталне, непрекидне и апсолутне зависности и хепатичне глуконеогенезе, која представља биохемијски процес синтезе глукозе де ново. Од свих апсорптивних важних нижих масних киселина и глукозе, пропионат представља доминантни метаболички прекурсор глуконеогенезе. Ацетат и бутират, за разлику од пропионата, не поседују глукогени конверзиони потенцијал, него се метаболички и биолошки класификују у кетогене и липогене краткоранчане масне киселине. Ацетат код млечних животиња, представља метаболичко једињење у формирању млечне масти у млеку [2].

## 2.5. МЕТАБОЛОПАТИЈЕ

Због специфичности физиолошких процеса варења код преживара, могу се јавити одређена патолошка стања која су ретка или непостојећа код других животињских врста. Из наведених разлога, у наставку рада биће кратко описана најважнија патолошка стања везана за поремећај варења код преживара, ради бољег разумевања специфичности варења.

### 2.5.1. Кисела индигестија

Кисела индигестија, односно ацидоза бурага, представља мезатолички поремећај који се јавља као последица неравнотеже између продукције органичних киселина и уноса влакана у исхрани преживара. Настанак киселе индигестије је повезан за нагломи прекомерном конзумацијом лако ферментабилних угљених хидрата, попут скроба и шећера, што доводи до абнормалне интензивне микробне ферментације [42].

Постоје два облика ацидозе бурага: акутна и субакутна руминална ацидоза. Акутна ацидоза бурага се карактерише брзим почетком и јасно видљивим симптомима, а метаболички је карактеристична падом рН вредности бурага испод 5,0, уз концентрацију млечне киселине изнад 50 mM и укупних испарљивих масних киселина испод 100 mM. Субакутна руминална ацидоза се карактерише смањеном концентрацијом млечне киселине, док је концентрација испарљивих масних киселина већа [42].

Патофизиолошки гледано, брза микробна ферментација високо сварљивих угљених хидрата, доводи до акутног снижавања рН вредности бурага услед убрзаног нагомилавања киселина које премашују капацитет пуферовања од плувачке, као и апсорпције кроз зид бурага. Низак рН делује инхибиторно на раст и биолошку активност корисних целулолитичких бактерија, а истовремено промовише пролиферацију патолошких бактерија које продукују пропионат и млечну киселину. Поред промене ацидо-базне равнотеже организма, долази и до

прекомерног стварања гасова, угљен-диоксида и метана, чија продукција надмашује физиолошки капацитет еруктације, што доводи до формирања пене и фаталне руминалне тимпаније [43]. Висока концентрација испарљивих масних киселина доводи до дезинтеграције грам-негативних бактерија и појаве ендотоксемије. Услед ниског рН долази до поремећаја пермеабилитета слузокоже, те ендотоксини, лактат и биогени вазоактивни молекули (хистамин) напуштају лумен бурага, продирући у портални систем и изазивајући целокупни колапс периферне циркулације [44]. Ацидоза бурага, заједно са ендотоксемијом, представљају етиолошке предуслове за настанак ламинитса [42].

Клинички се кисела индигестија огледа акутним и тешким током. Долази до пада продуктивности, нарочито код млечних крава, атоније преджелудаца, последично до ламинитса, кетозе и других обољена. Ефикасна мера профилаксе за ово обољење јесте правилно састављање obroка, са адекватном количином лако сварљивих угљених хидрата и влакана [45].

### 2.5.2. Кетоза

Кетоза представља метаболичко обољење које карактерише поремећајом метаболизма масти и угљених хидрата. Главне карактеристике кетозе јесу негативан енергетски биланс, пад концентрације глукозе у крви и гликогена у јетри, као и интезивним метаболизмом масти и процеса кетогенезе у јетри [46].

Основни етиолошки фактор који доводи до развоја кетозе јесте негативни енергетски биланс који настаје услед наглог пораста потреба за енергијом условљених лактогенезом и истовременог, физиолошки условљеног пада укупног конзумирања суве материје obroка [47]. Овај системски дисбаланс се најчешће клинички испољава у периоду између друге и седме недеље након телења [43].

Патофизиолошки механизам настанка кетозе повезан је са убрзаном мобилизацијом телесних масних резерви, липолизе, пре свега у форми триглицерола из адипозног ткива. Ослобођене неестерификоване масне киселине крвотоком стижу до јетре. У хепатоцитима се врши њихова естерификација у триациглицероле, или могу подлећи процесу бета-оксидације. Услед ниског нивоа

глукозе и инсулина, комплексна оксидација масних киселина није могућа, јер је недостатак глукогених прекурсора драстично смањује расположивост оксалацетата кључног за Кребсов циклус. Последице, прекомерна количина ацетил-коензима А (acetyl-CoA), се преусмерава на стварање кетонских тела. Патолошка кетогенеза резултује прекомерним накупљањем кетонских тела, првенствено ацетоацетата, бетахидроксибутирата и ацетона [43,47].

Један од најранијих показатеља клинчке манифестације код млечних говеда јесте пад млечности. Поред пада млечности, оболеле краве показују анорексију. Долази и до поремећаја општег стања, где се јавља смањена активност, апатија, летаргија и опште стање дерпесије. Специфичан и патогномичан знак кетозе јесте препознатљив, сладуњав мирис кетонских тела у издахнутом ваздуху. Код најтежих форма болести, животиње испољавају такозвани нервни облик кетозе, који се карактерише неуролошким и бихевиоралним поремећајима. Кетоза се дијагностикује са сигурношћу мерењем концентрације кетонских тела у крви или у мокраћи. Терапија се своди на надокадни енергије, парентерална апликација глукозе, подстицањем синтезе глукозе де ново, као и пероралном апликацијом растовра богатих глукостатичким материјама [43,47,48].

### 2.5.3. Дислокација сиришта

Дислокација сиришта код преживара представља метаболичко-хируршки синдром, који се уочава у млечном говедарству, али и код месних раса, па чак и телаци. Етиолошки фактори који доводе до овог синдрома су разноврсни [49].

Сматра се да смањен унос хране у перипарталном периоду доводи до слабије испуњености бурага, што ствара анатомски предуслов и физички простор да се сириште помери. Такође, гравидна материца у току гравидитета потискује бураг дорзално, стварајући празан простор у кранијаном делу абдомена у коју сириште може да мигрира. Метаболички етиолошки фактори имају велику улогу у етиопатогенези овог обољења. Унос великих количина концентрованих хранива богатим скробом и малом количином кабастих хранива доводи до повећаног стварања испарљивих масних киселина, што доводи до настанка атоније сиришта. Атонији сиришта такође значајно доприноси различита стања непосредно око

порођаја као што је хипокалцемија. Снижене концентрација калцијума, не само да смањују мишићну активност гастроинтестиналног тракта, већ могу и смањити и секрецију хлороводоничне киселине у сиришту, што доводи до продужене ферментације и појачано накупљање гаса услед преживљавања микрофлоре доспеле из бурага. Поред тога, негативни енергетски баланс праћем убрзаном масном инфилтрацијом јетре и појавом кетозе корелира са настанком дислокације сиришта и сматра се једним од примарних метаболичких етиолошких фактора [48,49,50].

У клиничкој пракси, дислокација сиришта се класификује према анатомској страни на коју сириште мигрира. На основу овога дислокација сиришта се дели на леву дислокацију сиришта и десну дислокацију сиришта. Према инциденци, лева дислокација сиришта се чешће јавља. Десна дислокација се ређе јавља, али се сматра озбиљнијим и ургентнијим стањем јер се редовно компикује торзијом сиришта. Клинички се овај синдром препознаје по наглom и озбиљним падом апетита, апатији и летаргији, редукованој количини тамног фецеса са видљивом асиметричном и наглим проширењем леве или десне стране абдомена. Дијагностика се врши циљаном перкусијом са аускултацијом, чиме се детектује звук налик на оштар ехо ударца метал од метал, тзв. “пинг”. Терапија се своди на хируршкој репозицији сиришта [50].

### **3.0 ЗАКЉУЧАК**

Преживари поседују један од најкомплекснијих система за варење у животињском свету. Ова комплексност се карактерише симбиотским животом микроорганизама у дигестивном тракту и самог организма животиње. Еволутивним путем, преживари су развили и карактеристичан начин исхране. Процес исхране се карактерише брзим уносом велике количине хране, која касније процесом преживања бива детаљно уситњена и спремна за дигестију. У садашњости, ова специфичност омогућава дивљим животињама да се одбране од предатора.

У савременом сточарству, домаћи преживари се држе у интензивним условима гајења, где је њихова исхрана подређена човеку. Такође, исхраном се покушава обезбедити максимална продуктивност животиња, као што је висока млечност и бржи прираст код товних животиња. Међутим, приликом тог начина исхране, често долази до грешака, што може довести до поремећаја у процесим варења и настанку патолошких стања.

Познавање физиолошких специфичности процеса варења код преживара омогућава добијање високих производних карактеристика од стране животиња, са смањеном инциденцом појаве патолошких стања.

## 4.0 ЛИТЕРАТУРА

1. Reece WO, Rowe EW. Functional Anatomy and Physiology of Domestic Animals. 5th ed. Ames (IA): John Wiley & Sons, Inc.; 2018.: p18-388
2. Reece WO, Erickson HH, Goff JP, Powers LS, editors. Dukes' Physiology of Domestic Animals. 13th ed. Ames (IA): John Wiley & Sons, Inc.; 2015.: p 32-710
3. Millen DD, Arrigoni MdB, Pacheco RDL, editors. Improving rumen function. Cambridge: Burleigh Dodds Science Publishing; 2020.: p. 72-628
4. Millen DD, Arrigoni MdB, Pacheco RDL, editors. Rumenology. Cham: Springer International Publishing; 2016: p.8-32
5. García-Yuste S. Sustainable and environmentally friendly dairy farms. Cham: Springer; 2014. (SpringerBriefs in Applied Sciences and Technology).: p. 28-36
6. Klein BG. Cunningham's textbook of veterinary physiology. 5th ed. St. Louis (MO): Elsevier; 2013.: p. 66-504
7. Giromini C, Baldi G, Dell'Orto V. Fermentation and digestive physiology. In: Cannas A, editor. Applied nutrition of ruminants. Wallingford (UK): CABI; 2020. p. 45-68.
8. Öztürk H, Gür G. Rumen physiology: microorganisms, fermentation and manipulation. Ankara Univ Vet Fak Derg. 2021; p. 68:423-434.
9. Krehbiel CR. Applied nutrition of ruminants: Fermentation and digestive physiology. Prof Anim Sci. 2014;30(2): p.129-139.
10. Pérez-Barbería FJ. The Ruminant: Life History and Digestive Physiology of a Symbiotic Animal. In: García-Yuste S, editor. Sustainable and Environmentally Friendly Dairy Farms. Springer; 2020. p. 19-45.
11. <https://pressbooks.umn.edu/app/uploads/sites/103/2021/10/fig11B-1.png>
12. König HE, Liebich HG, editors. Veterinary Anatomy of Domestic Animals: Textbook and Colour Atlas. 7th ed. Stuttgart: Thieme; 2020. p. 367-8
13. <https://futurebeef.com.au/wp-content/uploads/2011/09/teeth-combined.png>
14. Clauss M, Hummel J. Physiological adaptations of ruminants and their potential relevance for production systems. Rev Bras Zootec. 2017; p. 46(7):606-13

15. Hoover WH, Miller TK. Rumen digestive physiology and microbial ecology. *Vet Clin North Am Food Anim Pract.* 1991;7(2): p.311, 314.
16. Sejrsen K, Hvelplund T, Nielsen MO, editors. Ruminant physiology: digestion, metabolism and impact of nutrition on gene expression, immunology and stress. Wageningen: Wageningen Academic Publishers; 2006, p. 319-346
17. Reddy PRK, Hyder I. Ruminant Digestion. In: Das PK, Sejian V, Mukherjee J, Banerjee D, editors. *Textbook of Veterinary Physiology.* Singapore: Springer; 2023. p. 411-530.
18. Pahl C, Hartung E, Grothmann A, Mahlkow-Nerge K, Haeussermann A. Rumination activity of dairy cows in the 24 hours before and after calving. *J Dairy Sci.* 2014; p. 6935-6940
19. Soriani N, Panella G, Calamari L. Rumination time during the summer season and its relationships with metabolic conditions and milk production. *J Dairy Sci.* 2013; p. 96(8):5082-94.
20. Firkins JL, Henderson EL, Duan H, Pope PB. Current perspective on rumen microbial ecology to improve fiber digestibility. *J Dairy Sci.* 2025;108:7511-7529. doi: 10.3168/jds.2024-25863.
21. Nagaraja TG. Microbiology of the rumen. In: Millen DD, et al., editors. *Rumenology.* Switzerland: Springer International Publishing; 2016. p. 39-61.
22. Choudhury PK, Salem AZM, Jena R, et al. Rumen microbiology: an overview. In: Puniya AK, et al., editors. *Rumen microbiology: from evolution to revolution.* Springer India; 2015. p. 3-16.
23. Evcı Ş. Ruminal acidosis: a systematic review. *Int J Vet Anim Res.* 2024;7(3):92-99.
24. McAllister TA, et al. Rumen fungi, archaea, and their interactions. *J Dairy Sci.* 2025; p. 108(7):7545-66. doi: 10.3168/jds.2024-25713.
25. Ellingsen K, Mejdell CM, Ottesen N, Larsen S, Grøndahl AM. The effect of large milk meals on digestive physiology and behaviour in dairy calves. *Physiol Behav.* 2016; p. 154:169-174.
26. Braun U, Krüger S, Hässig M. Ultrasonographic examination of the reticulum, rumen, omasum and abomasum during the first 100 days of life in calves. *Res Vet Sci.* 2013; p. 95:326-333.
27. Lopez AJ, Heinrichs AJ. Invited review: The importance of colostrum in the newborn dairy calf. *J Dairy Sci.* 2022; p. 105(4):2733-2749.

28. Van Niekerk D, van der Westhuizen J, *et al.* Forestomach development in young ruminants. In: *Ruminant Physiology*. Springer; 2023. Figure 2-1. Available from: [https://media.springernature.com/lw685/springer-static/image/chp%3A10.1007%2F978-3-031-52133-1\\_2-1/MediaObjects/615601\\_0\\_En\\_2-1\\_Fig1\\_HTML.png](https://media.springernature.com/lw685/springer-static/image/chp%3A10.1007%2F978-3-031-52133-1_2-1/MediaObjects/615601_0_En_2-1_Fig1_HTML.png)
29. Mills JAN, France J, Ellis JL, Crompton LA, Bannink A, Hanigan MD, Dijkstra J. A mechanistic model of small intestinal starch digestion and glucose uptake in the cow. *J Dairy Sci.* 2017;100(6):p. 4650-4670.
30. Harmon DL, Yamka RM, Elam NA. Factors affecting intestinal starch digestion in ruminants: A review. *Can J Anim Sci.* 2004; p. 84:309-318.
31. Liu K, Wang J, Yu ZP, Xu M, Harmon DL, Yao JH. Relationships between leucine and the pancreatic exocrine function for improving starch digestibility in ruminants. *J Dairy Sci.* 2015; p. 98(4):2578-2580
32. Alves SP, Araujo CM, Queiroga RC, Madruga MS, Parente MOM, Medeiros AN, Bessa RJB. New insights on the metabolism of ricinoleic acid in ruminants. *J Dairy Sci.* 2017; p. 100(10):8018, 8029-8030.
33. Getabalew M, Negash A. Nitrogen Metabolism and Recycling in Ruminant Animals: A Review. *Acad J Nutr.* 2020;9(3): p. 29-38
34. Doranalli K. Factors regulating urea-nitrogen recycling in ruminants. PhD Thesis, University of Saskatchewan. 2010; p. 1-155.
35. De Seram EL, Penner GB, Mutsvangwa T. Nitrogen utilization, whole-body urea-nitrogen kinetics, omasal nutrient flow, and production performance in dairy cows fed lactose as a partial replacement for barley starch. *J Dairy Sci.* 2019;102(7): p. 6088-6108
36. Pacheco D, Waghorn GC. Dietary nitrogen – definitions, digestion, excretion and consequences of excess for grazing ruminants. *Proc N Z Grassl Assoc.* 2008;70: p.107-116.
37. Getahun D, Alemneh T, Akebereg D, *et al.* Urea Metabolism and Recycling in Ruminants. *Biomed J Sci & Tech Res.* 2019;20(1):1-5
38. Lapierre H, Lobley GE. Nitrogen recycling in the ruminant: A review. *J Dairy Sci.* 2001;84(E. Suppl.):E223-E236.
39. Obitsu T, Taniguchi K. Quantitative comparison of diversity and conformity in nitrogen recycling of ruminants. *Asian-Aust J Anim Sci.* 2009;22(3):440-44

40. Evci Ş. Digestion and importance of starch in ruminants. *Turk J Vet Res.* 2024;8(2):143-150. (str. 143-148)
41. Nozière P, Ortigues-Marty I, Loncke C, Sauvant D. Carbohydrate quantitative digestion and absorption in ruminants: from feed starch and fibre to nutrients available for tissues. *Animal.* 2010;4(7):1057-1074.
42. Golder HM, Lean IJ. Ruminal acidosis and its definition—A critical review. *J Dairy Sci.* 2024;107(12):10066-1009
43. Wu G. Management of metabolic disorders (including metabolic diseases) in ruminant and nonruminant animals. In: *Animal Agriculture.* 2020. p. 471-491.
44. Plaizier JC, et al. Invited review: Effect of subacute ruminal acidosis on gut health of dairy cows. *J Dairy Sci.* 2022;105(9):7141-7160
45. Panciera RJ, Boileau MJ, Step DL. Tympany, acidosis, and mural emphysema of the stomach in calves: report of cases and experimental induction. *J Vet Diagn Invest.* 2007;19(4):392-395.
46. Cincović M, Belić B. *Opšta patološka fiziologija.* Novi Sad: Poljoprivredni fakultet; 2021.: 194-195
47. Bezerra LR, Neto CBO, Araújo MJ, Edvan RL, Oliveira WD, Pereira FB. Major Metabolic Diseases Affecting Cows in Transition Period. *Int J Biol.* 2014;6(3):85-94.
48. Cainzos JM, Andreu-Vazquez C, Guadagnini M, Rijpert-Duvivier A, Duffield T. A systematic review of the cost of ketosis in dairy cattle. *J Dairy Sci.* 2022;105(7):6175-95.
49. Coppock CE. Displaced abomasum in dairy cattle: etiological factors. *J Dairy Sci.* 1974;57(8):926-33.
50. Oman RE, Streeter RN, Reppert EJ, Chako CZ. Left displacement of the abomasum in 4 beef calves. *J Vet Intern Med.* 2016;30(4):1376-80.