



**A bendő mikrobás folyamatait befolyásoló tényezők  
(Irodalmi áttekintés)**

TÓTH TAMÁS - TEMPFLI KÁROLY

Széchenyi István Egyetem

Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar

Állattudományi Tanszék

**ÖSSZEFOGLALÁS**

A dolgozat áttekintést nyújt a nitrogén bendőbeli újrahasznosításáról, a takarmány fehérje és szénhidrát tartalmának bendőmikrobák általi lebontásáról és az ezt befolyásoló tényezőkről, továbbá a mikrobák növekedéséhez szükséges energia, nitrogén és ásványi anyag szükségleteiről, az alacsony pH káros hatásairól, valamint a mikrobafehérje szintézis növelésének esetleges lehetőségéről. Mindezen túl kitérünk a dolgozatban arra is, hogy miként reagálnak a mikrobák a táplálóanyag-hiányos időszakokra, a nitrogén és a szénhidrát tartalom kedvezőtlen arányára, valamint arra, hogy milyen lehetőségek állnak fenn a táplálóanyagok – szénhidrátok és fehérjék – kiegyensúlyozására. Megemlítendő, hogy a növekvő takarmányköltségek és környezetvédelmi szempontok miatt is igény van a táplálóanyagok felhasználásának optimalizálására.

**Kulcsszavak:** bendőemésztés, nitrogén, szénhidrát, mikrobiális fermentáció

**BEVEZETÉS**

A kérődzők kiterjedt előgyomrai számos szempontból lényeges eltérést okoznak a kérődzők és a monogasztrikus állatok fehérje anyagcseréje között. Ennek az oka, hogy a nitrogén tartalmú vegyületek – beleértve az újrahasznosuló nitrogént is - mikrobafehérjévé alakulhatnak át, amely folyamat elsődleges energiaforrása a

szénhidrát (*Reynolds és Kristensen 2008*). A bendőben zajló sajátos mikrobás emésztés során fehérjebontás (proteolízis), az ezzel együttjáró ammóniatermelés, valamint aminosav- és fehérjeszintézis zajlik (*Bokori 2003*). A fehérje lebonthatósága és annak üteme a nyersfehérje összetételétől – NPN anyagok és valódi fehérjék arányától –, a fehérjék oldékonyságától, valamint a bendő mikroorganizmusok energia ellátásától függ. Az NPN anyagok szinte azonnal, míg az oldható fehérjék egy hosszabb lebomlási folyamat – peptidok → oligopeptidok → szabad aminosavak → ammónia + szénváz - után tudják csak biztosítani a bendőmikrobák számára szükséges nitrogént. A bendőmikrobák nitrogén ellátásán túlmenően az aminosav dezamináció hozzájárul a mikrobák energiaellátásához is, ugyanis az aminosavak lebomlását követően keletkező szénlánc egy felhasználható energiaforrás a bendőmikrobák számára. A bendőmikrobák fehérjeszintéziséhez egyaránt szükség van hozzáférhető nitrogén- és energiaforrásra - főleg gyorsan lebomló szénhidrátra -. Ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a folyamatos energiaellátás csak úgy biztosítható, ha strukturális és nem strukturális szénhidrátot egyaránt tartalmaz a takarmányadag. A bendőmikrobák a takarmányban lévő táplálóanyagokat potenciálisan le tudják bontani és fel tudják használni, amennyiben a takarmány elegendő időt tölt fermentációs közegben. Némely takarmány azonnal lebomlik, míg más takarmányok – szálak és gabona alapúak - elhagyhatják a bendőt anélkül, hogy teljes mértékben lebomlanának. Mindezek alapján a helyes takarmányozás elképzelhetetlen a takarmányok bendőbeli áthaladási idejének ismerete nélkül. Ezt, valamint az ezt befolyásoló tényezőket *Mueller (2004)* és *Broderick et al. (1991)* már korábban áttekintették.

Az állat optimális növekedéséhez és egészségéhez olyan bendőkörnyezetet kell kialakítani, ami a bendőben lebomló energiát és nitrogént egyenletes szinten biztosítja, hogy maximális legyen a mikrobánövekedés, miközben megfelelő mennyiségű bendőben nem lebomló fehérjével is ellássa az állatot. A dolgozat fő célja annak megállapítása volt, hogy a fentebb leírtakra építve, hogyan tudjuk a fehérje és nitrogén szintet egyensúlyba hozni a bendőben rendelkezésre álló energiával, annak érdekében, hogy maximalizáljuk a mikrobafehérje növekedést a bendőben és ezáltal növeljük a termelést és a hatékonyságot. A mikrobafehérje fontosságát jelzi, hogy a kérődzők fehérje-, illetve aminosav- igényének nagyobb részét - a termelés színvonalától függően 55-75%-át - a mikrobafehérje fedezi (*Schmidt 2015*).

## NITROGÉN LEBOMLÁS ÉS FELVÉTEL

### *A bendőben elérhető nitrogénforrások*

A nitrogén a bendőben főként valódi fehérje, peptidek, szabad aminosavak, valamint ammónia formájában érhető el. A bendőbe jutó nitrogén mindhárom forrást biztosíthatja azonnal oldható takarmány nitrogénként vagy a bendőbaktériumok lebontó tevékenysége révén, amit a későbbiekben részletesen tárgyalunk. A peptideket és az aminosavakat a lebomlott baktériumok és protozoák is biztosíthatják, amely mennyiség kiteheti a bendőben elérhető teljes nitrogénáramlás 45%-át (Koenig *et al.* 2000). Ezen túlmenően az ammónia a bendőben újrahasznosul a nyálon és a bendőfalán való karbamid transzporton keresztül (Van Soest 1994). A bendőbe belépő karbamidot a bendőbaktériumok szinte azonnal lebontják ammóniára, ami hozzáadódik a bendő ammónia-nitrogén készletéhez. Túlzott nitrogén bevitel esetében ez a karbamid a vesékbe szállítódik és kiürül. Ezt támasztja alá Hristov *et al.* (2004) kísérlete, amelyben a bendőben lebomló többlet fehérje a laktáló tejelő tehének takarmányából legnagyobb részt veszteségként a vizelet nitrogéje útján távozott. Ugyanakkor egy nagy csökkenés a takarmányadag nitrogéntartalmában, oda vezet, hogy csökken a nitrogén kiválasztódás a vizeletben és csökken a tejtermelés, de nincs hatással a mikroba fehérje szintézisre (Fanchone *et al.* 2013). Marini és Van Amburgh (2003) stabil izotóp jelöléssel ellátott nitrogént tartalmazó karbamidot használt annak bemutatására, hogy a nitrogén bélbe és bendő falába történő belépésének aránya állandó marad a különböző fehérjetartalmú takarmányadagok etetésekor. Ezek alapján a vese és az emésztőrendszer képes arra, hogy a szervezet számára szükséges nitrogént visszatartsa. A nevezett kutatók nevéhez fűződik az a megállapítás is, hogy az alacsony nitrogéntartalmú takarmányadagon tartott állatokból vett mikrobaminták több újrahasznosított nitrogént tartalmaznak. Wickersham *et al.* (2008) azzal egészítették ki ezt az eredményt, hogy a kérődzők alacsony fehérjetartalmú bendőben lebomló fehérje szintje serkenti az újrahasznosítási hatékonyságot. A mikroba nitrogén beépítést nem befolyásolja a kiegészítés gyakorisága, mert a mikrobák folyamatosan a gazdaállat nitrogén újrahasznosításának köszönhetően jutnak hozzá a megfelelő nitrogénmennyiséghez. Bár magasabb kiegészítési szint esetén az újrahasznosítási hatékonyság csökken, ha a kiegészítő

nitrogént kevésbé gyakran - 3 naponta egyszer - adagolják, mert a könnyen lebontható források kiürülnek a kiegészítés első napján, mielőtt a 2. és 3. napon hiány jelentkezne a bendőben elérhető nitrogénből. Ez a rendszer újrahaznosított nitrogén-igényhez vezet, de csak már miután a többlet nitrogén nagy része kiürül. Ezen adatok alapján arra következtethetünk, hogy amennyiben a bendőben az elérhető nitrogén szintet csökkentjük, akkor a mikrobákban csekély hiány áll elő, amivel növelhető a nitrogén felhasználás hatékonysága.

### ***A mikrobák nitrogén anyagcseréje***

Számos baktérium család és faj, protozoa és anaerob gomba – bár az anaerob gombák szerepe kis számuk miatt elhanyagolható ( $10^{3-4}$ /ml bendőfolyadék), de a teljesség megkívánja említésüket (*Jouany és Ushida* 1999) - peptidáz és dezamináz enzimeikkel vesznek részt a fehérjebontásban (*Wallace* 1996). A lebomlott fehérjéket a mikroorganizmusok hasznosítják. Ahhoz, hogy a mikroorganizmusok nitrogén szükségletüket ki tudják elégíteni, mind a fehérjéknek, mind az aminosavak egy részének alkotórészeikre kell bomlani, ugyanis csak ezt követően tudják a bendő mikrobái ezeket saját szervezetük építésére felhasználni. Ez a lebontó folyamat azonban különbözik mikroba fajok és típusok (protozoa, baktérium), valamint szubsztrátok (fehérje, peptidek, aminosavak, karbamid) szerint is. A protozoa nagy méretének köszönhetően (20-200  $\mu\text{m}$  átmérő) akár a mikrobotömeg felét is adhatja, annak ellenére, hogy 1 ml bendőfolyadékban csak  $10^{5-6}$ /ml mennyiségben van jelen (*Jouany* 1996, *Jouany és Ushida* 1999). A protozoák nem használják fel a bendőben lévő ammóniát, hanem szénhidrátot és fehérjét tartalmazó nagy takarmány részecskéket vesznek fel, valamint baktériumokat bontanak le, amelyekből nitrogén szükségletüket - jelentősebb hányadot a baktériumokból – fedezik (*Bach et al.* 2005). Az emésztési folyamat során a protozoa intracelluláris proteázokat termel, hogy a bekebelezett bakteriális és takarmány fehérjéket lebontsa (*Van Soest* 1994). A fehérjék felvételét követően a belső proteázokkal - amelyek nem hígulnak fel a bendőfolyadékban - a protozoa képes lebontani az oldhatatlan fehérjéket is (*Jouany* 1996). A protozoa sejteknek köszönhetően a korábban oldhatatlan fehérje már, mint elérhető nitrogénforrás jelenik meg a baktériumok számára (*Dijkstra et al.* 1998).

A fehérje bendőbeli lebontásában az előbbieken már említett mikroorganizmusok közül a baktériumok a legjelentősebbek. A baktériumok száma a bendőben  $10^{10-11}$ /ml, melyeknek 40%-a rendelkezik fehérjebontó aktivitással. A baktériumok fehérjebontása először extracelluláris módon történik, úgy hogy hozzátapadnak a fehérjeforrásként szolgáló szubsztráthoz, majd a sejten kívüli térbe proteáz enzimeket választanak ki, amelyek a fehérjéket kisebb egységekké, peptidekké bontják. Amikor a baktériumok elkezdik bontani a fehérjét, elsőként az oldódó fehérjéhez kötődnek, vagy az oldhatatlan fehérjék kötik meg a baktériumokat. A sejten kívüli fehérjebontás következménye a peptidek mennyiségének növekedése, amelyek tovább bomlanak oligopeptidekre és szabad aminosavakra. A baktériumoknak lehetősége van arra, hogy felvegyék ezeket az oligopeptideket, szabad aminosavakat és ráépítsék a saját fehérje vagy peptidláncaikra. Ugyanakkor jóval nagyobb az esélye annak, hogy az aminosavakat a baktériumok dezaminálják és ammóniát, valamint nitrogénmentes szénláncot hoznak létre. Az így keletkezett ammóniának egy részét a bendőmikrobák felhasználják a saját aminosavaik előállításához, a nitrogénmentes szénláncot pedig energiaként hasznosítva rövid szénláncú zsírsavakat állítanak elő. A baktériumok által fel nem használt ammónia a baktériumokból a sejten kívüli térbe diffundál (*Broderick et al.* 1998).

Mikrobiális hatékonyságon azt a g-ban kifejezett, a duodenumba jutó mikrobiális nitrogén mennyiséget értjük, amely 1 kg fermentált szerves anyagból keletkezik. A duodenumba jutott mikrobiális nitrogén döntő hányadát a baktériumok teszik ki. Ennek az-az oka, hogy a protozoák önlebomlásával és pusztulásával ugyan jelentős mennyiségű peptid, peptidáz és aminosav kerül a bendőfolyadékba, azonban az elpusztult protozoák 65%-ban újrahasznosulnak a bendőben (*Ffoulkes és Leng* 1988, *Punia et al.* 1992). A protozoáknak csak nagyon kicsi (~11%) az arányuk a duodenumba jutó mikroba tömegben, ami a fentebb említett újrahasznosulásnak, valamint a protozoák mobilitásának és annak a képességének köszönhető, hogy távol tudják tartani magukat a bendőfaltól (*Russell* 2002; *Shabi et al.* 2000). Mint fentebb írtuk, a protozoáknak csak kis aránya jut át a duodenumba, ugyanakkor a baktériumok egy részét bekebelezik, és ezzel csökkentik a mikrobiális hatékonyságot. *Koenig et al.* (2000) megfigyelték, hogy defaunált juhokban növekszik a mikrobiális nitrogénáramlás a duodenumba. Ugyanakkor a teljes traktusra vetített szerves anyag, nitrogén, neutrális detergens rost és savdetergens rost emészthetősége csökken. Ez a protozoák kisebb

arányú baktérium felvételével és a fehérje források iránti kisebb versengéssel magyarázható. Ugyanakkor a protozoák által végzett lebontás hiánya csökkenti a fehérje oldását, ami így gátolja ennek felszívódását a hátsóbb bélszakaszban.

A takarmánnyal felvett valódi fehérjén kívül a mai takarmányozási gyakorlat lehetővé teszi az NPN anyagok takarmányozási célú felhasználását is. Ezek lehetnek takarmányadagban a karbamid, vagy különböző nitrogén tartalmú melléktermékek. A karbamidot ureáz enzimük segítségével bontják a bendőmikrobák, melynek aktivitásáról kimutatták, hogy nem limitáló tényezője a karbamid hasznosításnak (*Marini et al.* 2004). Az NPN anyagokat a bendőmikrobák gyakorlatilag azonnal lebontják. Ezt a tényt igazolja a treonin előállítás során keletkező egyik melléktermék, az anyalúg NPN anyag tartalmának gyors – 1 órán belüli - bendőbeli lebomlása (*Tóth* 2016). A lebomlás során keletkező ammónia hozzáadódik a bendő ammónia-nitrogén készlethez.

## **SZÉNHIDRÁT LEBOMLÁS ÉS FELVÉTEL**

### ***Mikrobák szénhidrát anyagcséréje***

A kérődző állatok energia igényüket elsősorban szál- és abraktakarmányokkal fedezik, ugyanakkor meg kell említeni azokat a melléktermékeket is, melyeket a mai takarmányozás a gyakorlatban használ, pl: melasz, glicerin és a zsírok. A takarmánnyal felvett strukturális és nem strukturális szénhidrátokat a baktériumok képesek átalakítani, pl. hidrolizálni, illetve felhasználni a mikrobafehérje szintézis során. Ezen túlmenően a szénhidrátok bendőbeli mikrobás lebontásukat követően felszívódó energiát szolgáltatnak rövid szénláncú zsírsavak (SCFA) formájában. A könnyen oldódó szénhidrátok, mono- és diszacharidok, elsősorban a gabonamagvakban, a zsenge zöld növényekben, a gyök gumósokban és a melaszban találhatóak. A jó oldhatóság együtt jár a gyors lebomlással, melynek köszönhetően gyorsan szolgáltatnak energiát a bendőmikrobáknak (*Kakuk és Schmidt* 1988). A gyorsan oldódó szénhidrátok közül a legnagyobb jelentőséggel a keményítő bír, ugyanis a legtöbb gabonamagban a keményítő mennyisége a szárazanyagon belül 60-70% közötti arányban van jelen (*Tóth* 2005). A bendőbeli keményítő lebomlást és hasznosíthatóságot befolyásoló tényezőket számosan vizsgálták (*Harmon et al.* 2004, *Huntington et al.* 2006). A keményítő ugyan

nem képez krisztalloid oldatot, de a vizet felveszi, jól duzzad, ezáltal az amilolitikus (keményítőt fermentáló) baktériumok hozzá tudnak tapadni a takarmány részecskéhez és exo-, valamint endo-amilázokat tudnak kiválasztani. Ezek hidrolizálják mind az  $\alpha$ 1-4 és mind az  $\alpha$ 1-6 kötéseket, melyek összekötik a glükóz molekulákat egymással és így alkotják az amilózt és az amilopektint. Ezen folyamat termékeként maltoooligomerek (diszacharidok) keletkeznek, amelyek bekerülnek a baktériumsejtbe, ahol az intracelluláris maltáz hexózkodra bontja és a sejt ATP előállításra használja fel őket (Kotarski *et al.* 1992). A hexózkod lebontása során főként a 3 szénmolekulát tartalmazó propionsav és tejsav keletkezik. A keményítő lebomlást akadályozza az épp szemeket körbevevő viaszos terméshéj. Ezt a magburkot először lebontani vagy eltávolítani szükséges valamilyen módon, hogy az amilolitikus baktériumok el tudják kezdeni lebontani a gabonamagvak keményítőben gazdag belső részeit (Huntington 1997). A maghéj roppantásos felnyitásával a hozzáférhető keményítőfelület növekszik, az ilyen módon rendelkezésre álló keményítő növeli a baktériumok enzimatikus lebontó tevékenységét (Horadagoda *et al.* 2008).

A protozoák nagy - keményítő tartalmú - takarmány részecskéket kebeleznek be energia igényük kielégítésére, megakadályozva, hogy ezt a baktériumok tejsavtermelésre használják fel. Ezek a protozoák lassan bontják és tárolják a keményítőt, aminek az az eredménye, hogy nem termelnek jelentős mennyiségű tejsavat. Ennek és a tejsavtermelő baktériumok bekebelezésének köszönhetően elméletileg részleges puffer hatást fejthetnek ki a bendőben, aminek folytán hozzájárulnak a bendőbeli sav túlterhelés csökkentéséhez (Kotarski *et al.* 1992). Meg kell azonban említeni, hogy ez a hatás egymagában nem lenne elegendő a keményítő fermentálása során keletkező tejsav okozta acidózis megelőzésére. E mellett lényeges, illetve a protozoák ilyen irányú szerepénél még fontosabb az a tény, hogy vannak olyan mikrobafajok, amelyek energiaforrásként tejsavat használnak fel és azt kevésbé savas karakterű termékeké alakítják. Az ilyen baktériumok közül talán leglényegesebb a *Megasphaera elsdenii*, amely a tejsavat acetáttá és propionáttá alakítja (Prabhu *et al.* 2012).

A kérődző állatok takarmányainak jelentős részét a vázalkotó poliszacharidok – a cellulóz, a hemicellulóz és a pektin – alkotják (Kakuk és Schmidt 1988). Ezeket a poliszacharidokat használják fel a cellulolitikus (strukturális szénhidrátot lebontó)

baktériumok, amelyek cellulózból és hemicellulózból fedezik az energiaigényüket. Akárcsak az amilolitikus baktériumok, ezek a baktériumok is hozzátapadnak a takarmányrészecskékhez, amely szakaszban semmilyen, vagy csak csekély mértékű lebontás történik (Allen és Mertens 1988). A baktériumok ezután elkezdik kiválasztani az enzimeket a takarmányokban levő sejtek falának lebontásához, amelynek során a strukturális szénhidrátok hexóz oligomerekre bomlanak. A baktériumok által kiválasztott cellulázok képesek bontani a cellulóz glükóz láncainak  $\beta$  1-4 kötéseit (Krause et al. 2003). A cellulolitikus baktériumok tevékenységének végtermékei az acetát és butirát (Russell et al. 1992). Meg kell azonban jegyezni, hogy az összes SCFA arányát tekintve az acetát van jelen a legnagyobb koncentrációban, kivéve azon takarmányadagok esetén, mikor elsősorban koncentrátumokat, vagy nagyon gyenge minőségű tömegtakarmányokat etettek az állatokkal (Rodriguez-Prado et al. 2004). A cellulóz emészthetősége 40-60%, ami azt jelenti, hogy hasznosíthatósága még optimális körülmények között sem éri el a többi poliszacharid emészthetőségét. Említeni szükséges, hogy a hemicellulózt a cellulolitikus baktériumokon kívül a protozoák is bontják. A hemicellulóznak nincsenek inkrusztáló anyagai, ezért a lebonthatósága mindig kedvezőbb, mint a cellulózé. Ugyanakkor azt figyelembe kell vennünk, hogy a hemicellulózt, a cellulózt és a lignint együtt fordulnak elő a növények sejtfalában, ezért a növények elfásodása a hemicellulózt hasznosíthatóságát is gátolja (Kakuk és Schmidt 1988). Mindezek alapján megállapítható, hogy a sejtfal lebonthatóságát elsősorban a sejtfal lignin tartalma befolyásolja. Ugyanis azok a keresztkötések, amelyek sejtfal szénhidrátjai és a lignin között találhatóak, akadályozzák meg a cellulolitikus enzimeket abban, hogy lebontsák a poliszacharidokat (Krause et al. 2003) és más értékes molekulákat is. Ezt a jelenséget úgynevezett kettőrehatás.

Mint már fentebb említettük, a cellulózon és hemicellulózon kívül egy harmadik poliszacharid – nevezetesen a pektin - is előfordul a növényekben. A pektinbontó baktériumok és a protozoák enzimeik a pektin galakturonsavból álló láncát egységeire bontják, a közbülső metanol egységet pedig hidrolizálják. A galakturonsavból zömében ecetsav és részben tejsav képződik (Kakuk és Schmidt 1988).



## A BENDŐ MIKROBÁS FERMENTÁCIÓJÁNAK FELTÉTELEI

### *Bendőmikroba populáció faji összetétele*

A bendőmikrobák számát és faji összetételét jelentősen befolyásolja az etetett takarmány kémiai összetétele. Ennek következtében a bendőmikrobákat aszerint osztályozzák, hogy milyen szubsztrátot használnak energiaforrásként. Megkülönböztettünk cellulóz-, keményítő-, hemicellulóz-, és cukorbontó, valamint organikus savakat felhasználó baktériumokat, proteolitikus és lipolitikus baktériumokat (Nagaraja 2016). A bendőbaktériumok élettevékenysége, szaporodása és a takarmányok kémiai összetétele között szoros kapcsolat áll fenn. Mi sem bizonyítja ezt jobban, mint az, hogy egy hirtelen takarmányváltozás következtében a baktérium populáció faji összetétele felborul és a baktériumszám jelentősen csökken, amíg a baktériumflóra az új takarmányhoz nem adaptálódik. Ezt igazolja *Newbold és Rust* (1992) szakaszos tenyészetekben végzett kísérlete, amelynek eredményei szerint akár a nitrogén, akár a szénhidrát felvételt időlegesen korlátozzuk csökkenni fog a bakteriális protoplazma mennyiségének növekedési üteme. Amikor azonban, ezeknek a baktériumoknak biztosították azt a táplálóanyag mennyiséget, amit a korlátozást megelőzően kaptak, akkor 12 órás inkubáció után a baktériumok elérték azt a koncentrációt, amelyet a korlátozást megelőzően figyeltek meg. Ezeket az eredményeket erősítik meg *Van Kessel és Russel* (1997) in vitro kísérletei is. Mindezekből az eredményekből következik, hogy a bendőbaktériumok viszonylag gyorsan képesek adaptálódni a táplálóanyag-hiányos időszakokhoz. Amikor maximalizálni akarjuk a mikrobaszám növekedést, akkor hosszú időn át tartó, egyenletes kémiai összetételű takarmányozást kell folytatnunk.

### *A mikrobák nitrogén szükséglete*

*Russell et al.* (1992) áttekintették különböző mikrobák fehérjeszükségletét és a baktériumokat felosztották nem-szerkezeti szénhidrátot (keményítő és oldható cukrok), valamint szerkezeti szénhidrátot (hemicellulóz és cellulóz) fermentáló csoportra. A nem-szerkezeti szénhidrát emésztők fő nitrogén forrásai elsősorban a peptidek és az aminosavak, ugyanis ezek a mikrobák a nitrogént főként e két komponens formájában

veszik fel, mert azok csak így képesek a baktériumok sejtfalán átjutni a baktériumok intracelluláris terébe. A sejten belül a peptideket aminosavakra bontják, majd azokat dezaminálják és az aminógyököt valamilyen más forrásból származó szénláncra ültetik át. A dezaminálás során keletkező nitrogénmentes szénláncot pedig nagy eséllyel energiaforrásként használják fel SCFA metabolitok képzése kíséretében. A szerkezeti szénhidrátot fermentálók ugyanakkor elsősorban az ammóniát használják fel nitrogén igényük kielégítésére. Különbséget tehetünk a bendőbaktériumok között oly értelemben is, hogy van egy kis csoport nagy dezaminálási aktivitással és egy nagyobb csoport kis dezaminálási aktivitással. A kis dezaminálási aktivitással rendelkező, de nagy számban előforduló faj a *P. ruminicola*, amely csak peptideket hasznosít (Wallace 1996). A nagy dezaminálási aktivitással rendelkező baktérium csoport fő nitrogén-, szén-, energiaforrását az aminosavak jelentik (Paster et al. 1993), mely csoportba a következő fajok tartoznak: *Selenomonas ruminantium*, *S. bovis*, *Fibrobacter succinogenes* és *Anaerovibrio lipolytica* (Ling és Armstead 1995). Mint az előzőekben írottakból megállapítható, a baktériumok táplálóanyag igénye nagyon változatos, ezért nem lehet abszolút aminosav szükségletéről beszélni (Virtanen 1966), mivel a baktériumok egymás közötti táplálóanyag megosztásának köszönhetően kielégíthető a baktériumok egyedi szükséglete. Armstead és Ling (1993) 11-35% között kalkulálta a peptidek hozzájárulási arányát a bakteriális nitrogén szükséglethez, míg az aminosavakét 36-68%-os mértékűnek találták. Ebben a tanulmányban azt is megfigyelték, hogy a jelölt <sup>14</sup>C izotóp nagy része gyorsan lebomlik és a baktériumokba nem épül be, ami arra utal, hogy a peptidek és aminosavak energiaellátásra inkább használódtak fel, mint nitrogén szubsztrátként. Mindez hozzájárult ahhoz, hogy Griswold et al. (1996) javuló mikrobafehérje mennyiség növekedést tapasztaltak, amikor az NPN anyagokat aminosavakkal vagy peptidekkel helyettesítettek. Ezt támasztja alá Broderick és Reynal (2009) kísérlete is, amikor a bendőben lebomló szójalisztet karbamiddal helyettesítették, csökken a tej mennyisége és táplálóanyag tartalma, valamint romlott a bendőben a mikrobiális fehérje termelés. Hasonló eredményekről számolnak be Broderick et al. (2010), akik csekély mértékű mikrobafehérje mennyiség növekedést figyeltek meg, amikor a takarmány szárazanyagában a lebomló fehérje mennyiségét megnövelték. A fentebb írottakból arra következtethetünk, hogy a peptidek, az aminosavak és az ammónia külön-külön is szolgálhatnak nitrogén forrásként a vegyes bendőmikroba

populáció számára, azonban a teljes populáció a maximális növekedési ütemet csak mindhárom forrás elegye esetén éri el.

### ***A mikrobiális fermentáció szénhidrát szükséglete***

Ahhoz, hogy a bendőben zajló mikrobafehérje szintézis maximális legyen, kifogástalan színvonalú takarmányozásra van szükség. Ez az optimális nitrogén ellátás mellett a szénhidrát ellátásra is érvényes, ugyanis a mikrobák a szénhidrát lebontás során jutnak hozzá az anyagcseréjükhöz és szaporodásukhoz szükséges energiaforráshoz, az ATP szintézis érdekében. Ez különösen fontos a protoplazma fehérjék előállításánál, a fehérjeszintézisnek ugyanis jelentős az energiaigénye. Ezeket a szénhidrátokat két nagy csoportra, strukturális és nem strukturális szénhidrátokra osztjuk. A nem strukturális szénhidrátok közé az egyszerű cukrokat, a pektint és a keményítőt, a strukturális szénhidrátok közé pedig a cellulózt, a hemicellulózt és a lignint soroljuk (*Russel et al.* 1992). Ezek a szénhidrát csoportok alkotják a bendőmikrobák energia ellátásának alapját. Habár sok baktérium tud többféle szénhidrátforrást hasznosítani energiaszükségletének kielégítésére (*Russel* 2002), a baktériumok túlnyomórészt vagy csak nem strukturális, vagy csak strukturális szénhidrátok fermentálásával elégítik ki energiaigényüket. Az optimális mikrobafehérje szintézishez nélkülözhetetlen a folyamatosan rendelkezésre álló energia, amelynek fontos eleme a különböző szénhidrátok lebomlásának üteme. A könnyen oldható szénhidrátok - mind a keményítő, mind az egyszerű cukrok – rövid ideig (4-8 óra) magas szinten biztosítják a bendőmikrobák ATP igényét (*Huntington et al.* 2006), ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy ezt követően alig vesznek részt a mikrobák ATP ellátásában (*Pathak* 2008). Ezzel ellentétben a neutrális detergens rost lebomlása viszonylag lassú folyamat a sejtfal alkotók kismértékű oldhatósága miatt. A cellulóz és a hemicellulóz fermentációja során felszabaduló és hasznosítható energia az etetést követően mintegy 3-4 óra múlva válik elérhetővé, ezt követően az viszont hosszú ideig - akár 96 órán keresztül - az etetés után rendelkezésre áll, biztosítva ezzel ATP-t a mikrobánövekedéshez (*Pathak* 2008). Az erjedés hosszát nagyban befolyásolja az etetett takarmánynövény inkusztáltsága (elfásodása), érettsége és a takarmányrészecskék mérete is (*Offner et al.* 2003). Néhány takarmány, amely nagyobb

mennyiségben tartalmaz neutrális detergens rostot, nem bomlik le teljesen 72 óra bendőben tartózkodás esetén sem (Allen és Mertens 1988). Ilyen esetekben a takarmány valószínűleg elhagyja a bendőt, mielőtt teljesen lebomlana (Hristov et al. 2003), aminek következtében nem szolgáltat elegendő energiát a mikrobáknak. Ennek okán a takarmányadagot úgy célszerű összeállítani, hogy az tartalmazzon elegendő elérhető szénhidrátot az optimális mikrobaszám növekedéséhez. Ugyanis az in vitro és in vivo kísérletek eredményei alapján általános az egyetértés abban a tekintetben, hogy a szénhidrát emésztés üteme a legfontosabb tényező, amely a mikrobánövekedéshez szükséges hasznosítható energia mennyiségét meghatározza (Hoover és Stokes 1991). Jelentős mikrobahozam növekedést figyeltek meg, amikor növelték a nem strukturális szénhidrát mennyiségét a takarmányadagban, vagy jobban lebomló szénhidrátokkal helyettesítették a kevésbé lebomlóakat (Zhou et al. 2015, Hristov et al. 2005). Ezeket az eredményeket támasztja alá Lascano et al. (2016) kísérlete, miszerint ahogy csökkentette a takarmányadagban a nem strukturális szénhidrát mennyiségét a strukturális szénhidrát javára, úgy lineárisan csökkent a becsült mikrobafehérje áramlás a duodenumba.

Összességében megállapítható, hogy a mikrobánövekedés fő limitáló tényezője a nem elegendő gyorsan lebomló szénhidrát a bendőben. Ugyanakkor a bendőmikrobák kielégítő növekedéséhez szükség van mind lassan, mind gyorsan lebomló szénhidrátra, ugyanis a mikrobánövekedés fő limitáló tényezője a hozzáférhető szénhidrát hiánya a bendőben (Grossblatt 2001).

### ***A bendőmikrobák ásványi anyag szükséglete***

A teljesség érdekében a mikrobák nitrogén és szénhidrát ellátásán túlmenően szólni szükséges a mikroba populáció ásványi anyag szükségletéről is, ugyanis a mikrobahozamot ez utóbbi tényező is befolyásolja (Sniffen és Robinson 1987). Az ásványi anyagok közül a kén és a foszfort szükséges említeni, ugyanis ezek bendőbeni koncentrációja jelentősen befolyásolja a mikrobák növekedését. A szarvasmarha korától, termelésétől és anyagcsere állapotától függően a bendőmikrobák metionin és cisztein termeléséhez szükséges kén aránya a takarmányadag 0,11 és 0,20%-a között alakul (National Research Council 1996). A kén jelentőségét igazolja, hogy a limitált

kénellátás csökkentheti a mikrobafehérje termelést abban az esetben, ha kérődzőkkel nagy mennyiségű nem fehérje nitrogént (pl. karbamidot) etetnek (Uddin 2015). A bendőmikrobák ATP és fehérjetermeléséhez szükséges másik ásványi anyag a foszfor, ugyanis a nem kielégítő foszfor ellátás mérsékelheti a mikrobanövededéshez szükséges fehérjeszintézist.

### ***A bendőtartalom pH értékének hatása a mikrobás fermentációra***

A bendőbeli mikrobaszám egyik fontos szabályozója a bendőfolyadék pH-értéke. Az alacsony pH káros lehet a bendőmikrobákra, a protozoák különösen érzékenyek rá. Az alacsony - 6 alatti - pH további káros hatása, hogy limitálja a strukturális szénhidrátok lebonthatóságát (Cerrato-Sanchez et al. 2007), valamint a bendőbeli energia nem a bendőbaktériumok szaporodásához, hanem a baktériumsejtek semleges pH-jának fenntartására használandó fel (Strobel és Russel 1986). Mindezen túlmenően a nagy tömegtakarmány tartalmú takarmányadagot fogyasztó tejelő tehének esetében a bendőfolyadék pH-jának csökkenésével gyengül a mikrobák proteolitikus aktivitása is. Ugyanakkor ez nem mondható el a nagy koncentrátum tartalmú takarmányadagot fogyasztó hízómarhák esetében (Bach et al. 2005).

## **A BENDŐBEN RENDELKEZÉSRE ÁLLÓ (HASZNOSTHATÓ) FEHÉRJE ÉS SZÉNHI DRÁT**

### ***Táplálóanyag szinkronizálás***

Táplálóanyag szinkronizálás elmélete szerint a takarmányadagok kialakíthatók úgy is, hogy a fehérje és az energia komponensek lebontása szinkronban legyen egymással, ami által a táplálóanyagok egy időben és a szükségleteknek megfelelő arányban hozzáférhetők a mikrobák számára, aminek köszönhetően javul a mikrobiális fermentáció hatékonyság a gazdaállat szempontjából is. Amennyiben ezt biztosítani akarjuk, tudnunk kell előre jelezni a vegyes mikrobapopuláció számára szükséges összes szubsztrát mennyiségét és sorsát a bendőben. A takarmányadag ilyen alapon történő összeállítása számos belső és külső tényező, valamint élettani folyamat pontos ismeretét és ezek precíz előrejelzését igényli. (Hall és Huntington 2008). A fázisos-takarmányozás – amelynek során a takarmányadag különböző komponenseit más-más

időben etetik, hogy szinkronizáljuk a lebontási és felszívódási folyamatokat. Ez munkaigényes folyamat és vegyes eredményekkel jár. A fázisos takarmányozás szempontjából a takarmányfehérje és szénhidrát elérhetőség lehet a takarmányadag leginkább aszinkront okozó része, ráadásul a takarmány kiegészítés és a tömegtakarmány közötti interakciók nagy hatással vannak a táplálóanyagok közötti szinkronra. A táplálóanyag szinkronizáció során leggyakrabban a kiegészítő takarmányok módosításával befolyásolják a szinkronizációt. A kiegészítés típusa (pl. keményítő vagy rost), táplálóanyag összetétele és a lebomlás mértéke az elsődleges szempontok a szinkronizálás során a nagy tömegtakarmány-tartalmú takarmányadagok esetében (*Hersom 2008*). *Cole és Todd (2008)* számos adat analízise során megállapította, hogy a szinkronizációs index csak kis mértékben befolyásolja az állatok termelését, ugyanakkor negatívan hat a takarmányhasznosításra és a mikrobiális hatékonyságra. Ugyanakkor *Shabi et al. (1998)* semmilyen különbséget nem figyeltek meg a mikroba nyersfehérje termelésben, vagy a mikrobiális aktivitásban, amikor a laktáció közepén tartó tejelő teheneket változó arányú bendőben lebontható szerves anyag és nyersfehérje tartalmú takarmányadaggal, vagy különböző gyakorisággal etettek. Hasonló eredményekről számolnak be *Newbold és Rust (1992)* is, akik in vivo kísérletet végeztek, különböző mértékű aszinkront mutató kukorica és szója alapú takarmányadagokkal. *Richardson et al. (2003)* szinkronizált takarmányadagot fogyasztó bányók esetében nem tapasztaltak különbséget a növekedésben, de nagyobb energiavisszatartást mértek a nem szinkronizált állatokhoz képest. *Horadagoda et al. (2008)* perje széna alapú takarmányadagon tartott kanülözött juhok esetében végeztek kiegészítést különböző szénhidrát forrásokkal, és azt figyelték meg, hogy a lassan lebomló abrakkal történő kiegészítés szinergens hatással volt a mikrobiális fehérjeszintézisre. Bár ebben a kísérletben zavaró tényező volt, hogy a takarmányadagban az optimálisnál kisebb volt a fehérjekoncentráció és összességében gyengébb volt a szervesanyag emésztés határfoka, ami valószínűleg negatívan befolyásolta a cellulolitikus baktériumok tevékenységét. *Kim et al. (1999)* szárazon álló teheneket tartottak alap takarmányon, vagy folyamatos szacharóz infúzióval kiegészített alaptakarmányon. Az infúziót 6 órán keresztül, vagy azonnal minden etetés után kezdve (szinkron), vagy minden etetés után 6 órával kezdve (aszinkron) végezték. Minden szacharózzal kiegészített adag etetésekor javuló mikrobafehérje szintézist figyeltek

meg, de a szinkron és aszinkron adag között nem volt különbség. A bendőbeli fermentáció szinkronizációjának javítása az *in vitro* kísérletek esetében általában nagyobb valódi szervesanyag lebomlást ( $p=0,072$ ), SCFA koncentrációt ( $p=0,067$ ) és mikrobaszámot ( $p=0,092$ ) eredményezett, ezáltal pozitív hatással volt a bendőben zajló fermentációra (Rotger *et al.* 2006). Ugyanakkor az *in vivo* kísérletek esetében ez a pozitív hatás nem figyelhető meg, valószínűleg az endogén nitrogén újrahasznosítás, vagy a takarmányfelvételi különbségek kompenzációja miatt (Rotger *et al.* 2006). Mindezek alapján az emésztőcsőben rendelkezésre álló fermentálható energia és nitrogén szinkronizálásával a kérődzők nitrogén felhasználásának hatékonyságát növelő erőfeszítések kevés sikerrel kecsegtetnek a termelés növekedése tekintetében. Reynolds és Kristensen (2008) szerint a nitrogén felhasználás hatékonyságára szinkronizált bendőműködés előnyei a gyakorlatban azért nem érvényesülnek, mert a karbamid emésztőrendszerbe való újrahasznosítása tompítja a rendszertelen étrendi nitrogén ellátás kedvezőtlen hatásait. Ezek alapján lehet tehát aszinkron a takarmányadag fehérje ellátásban anélkül, hogy ennek káros hatásai lennének a növekedésre vagy egyéb teljesítményre.

A táplálóanyag felhasználás szinkronizálásának fejlesztése jelenleg is folyamatban van és sok további feladat vár még ezzel kapcsolatban megoldásra. Végző soron az állati termelés alakulása és az optimális táplálóanyag hasznosítás fogja eldönteni, hogy a táplálóanyag szinkronizálás egy valójában sikeres stratégia.

## KÖVETKEZTETÉSEK

A dolgozat témájával kapcsolatos kísérletek eredményei alapján az alábbi következtetések fogalmazhatók meg:

- A bendőbaktériumok viszonylag gyorsan képesek adaptálódni a táplálóanyag-hiányos időszakokhoz. Amennyiben ennek ellenére maximalizálni akarjuk a vékonybélbe jutó mikrobafehérje mennyiségét, akkor hosszú időn át tartó, egyenletes kémiai összetételű takarmányadagot kell etetnünk.

- Az eredmények azt igazolják, hogy amennyiben az energia és a nitrogén felszabadulás üteme közötti szinkron mértékét a bendőben pusztán csak javítjuk, az nem növeli szükségszerűen a mikrobafehérje képződést. Előfordulhat aszinkronitás a

takarmányadag fehérje-tartalmában anélkül, hogy ennek káros hatásai lennének a növekedésre, vagy egyéb teljesítményre.

➤ In vitro és in vivo kísérletek eredményei alapján általános az egyetértés abban a tekintetben, hogy a szénhidrát lebomlás üteme a legfontosabb tényező, amely a mikrobánövekedéshez szükséges hasznosítható energia mennyiségét meghatározza.

➤ A mikrobánövekedés fő limitáló tényezője a nem elegendő gyorsan lebomló szénhidrát a bendőben. Ugyanakkor a bendőmikrobák kielégítő növekedéséhez szükség van mind lassan, mind gyorsan lebomló szénhidrátra, ugyanis a mikrobánövekedés fő limitáló tényezője a hozzáférhető szénhidrát hiánya a bendőben.

➤ A peptidek, az aminosavak és az ammónia külön-külön is szolgálhatnak nitrogén forrásként a vegyes bendőmikroba populáció számára, azonban a teljes populáció a maximális növekedési ütemet mindhárom forrás elegye esetén éri el.

➤ A táplálóanyag felhasználás szinkronizálásának fejlesztése jelenleg is folyamatban van és sok további feladat vár még ezzel kapcsolatban megoldásra. Végző soron az állati termelés alakulása és az optimális táplálóanyag hasznosítás fogja eldönteni, hogy a táplálóanyag szinkronizálás egy valójában sikeres stratégia.

### **Factors affecting microbial functions in the rumen**

TAMÁS TÓTH – KÁROLY TEMPFLI

Széchenyi István University

Faculty of Agricultural and Food Sciences

Department of Animal Sciences

#### **SUMMARY**

In the present study, ruminal nitrogen metabolic, the processes and factors influencing feed protein and carbohydrate degradation by rumen microbes were reviewed. Role of energy, nitrogen and mineral supply for microbial fermentation were also discussed, showing the detrimental effects of low pH, and potential approaches to improve microbial protein synthesis in the rumen. Furthermore, effects of nutrient deficiency, asynchronous nitrogen and carbohydrate supply on microbial growth are overviewed



with regard to possibilities for nutrient – carbohydrates and proteins – balancing. This kind of studies should be useful considering, the growing, demand to optimize nutrient utilization due to increasing feedstuff prices and environmental concerns.

**Keywords:** ruminal digestion, nitrogen, carbohydrate, microbial protein

## **KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS**

A kutatást az EFOP-3.6.1-16-2016-00017 „Nemzetköziesítés, oktatói, kutatói és hallgatói utánpótlás megteremtése, a tudás és technológiai transzfer fejlesztése, mint az intelligens szakosodás eszközei a Széchenyi István Egyetemen“ projekt támogatta.

## **IRODALOMJEGYZÉK**

*Allen, M. S. – Mertens, D. R. (1988):* Evaluating constraints on fiber digestion by rumen microbes. *J. Nutr.* 118:261-270.

*Armstead, I. P. – Ling, J. R. (1993):* Variations in the uptake and metabolism of peptides and amino acids by mixed ruminal bacteria in vitro. *Appl. Environ. Microbiol.* 59:3360-3366.

*Bach, A. S. - Calsamiglia, S. - Stern. M. D. (2005):* Nitrogen metabolism in the rumen. *J. Dairy Sci.* 88:E9-21.

*Bokori J. (2003):* Kérődzők emésztésének takarmányozásélettani sajátosságai (In: Schmidt, J: A takarmányozás alapjai, 2003 93 p.)

*Broderick, G. A. - Wallace, R. J. – Ørskov, E. R. (1991):* Control of rate and extent of protein degradation. Pages 541-592 in *Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants*. Tsuda, T. – Sasaki, Y. – Kawashima (eds.), R. Academic Press, Orlando, FL.

*Broderick, G. A. (1998):* Can cell-free enzymes replace rumen microorganisms to model energy and protein supply Pages 99-114 in *In vitro Techniques for Measuring Nutrient Supply to Ruminants*. Deaville, E. R. – Owens, E. – Adesogan, A. T. – Rymer, C. – Huntington, J. A. – Lawrence (eds.), T. L. J. Occasional Publication No. 22, British Society of Animal Sciences, Edinburg.

- Broderick, G. A. – Reynal S. M. (2009):* Effect of source of rumen-degraded protein on production and ruminal metabolism in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 6:2822-34.
- Broderick, G. A. - Huhtanen, P. - Ahvenjärvi, S. – Reynal, S. M. - Shingfield K. J. (2010):* Quantifying ruminal nitrogen metabolism using the omasal sampling technique in cattle-A meta-analysis. *J. Dairy Sci.* 93:3216-30.
- Cerrato-Sanchez, M. S. - Calsamiglia, S. - Ferret, A. (2007):* Effects of patterns of suboptimal pH on rumen fermentation in a dual-flow continuous culture system. *J. Dairy Sci.* 90: 4368-4377.
- Cole, N. A. – Todd, R. W. (2008):* Opportunities to enhance performance and efficiency through nutrient synchrony in concentrate-fed ruminants. *J. Anim. Sci.* 86:E318-333.
- Dijkstra, J. J. - France, J. – Tamminga, S. (1998):* Quantification of the recycling of microbial nitrogen in the rumen using a mechanistic model of rumen fermentation processes. *J. Agric. Sci.* 130:81-94.
- Fanchone A. I. - Nozière P. - Portelli J. - Duriot B. - Largeau V. - Doreau M. (2013):* Effects of nitrogen underfeeding and energy source on nitrogen ruminal metabolism, digestion, and nitrogen partitioning in dairy cows. *J Anim Sci.* 2:895-906.
- Ffoulkes, D. – Leng, R. A. (1988):* Dynamics of protozoa in the rumen of cattle. *Br. J. Nutr.* 59:429-436.
- Griswold, K. E. – Hoover, W. H. – Miller, T. K. – Thayne, W. V. (1996):* Effect of form of nitrogen on growth of ruminal microbes in continuous culture. *J. Anim. Sci.* 74:483-491.
- Grossblatt, N. (2001):* Nutrient Requirements of Dairy Cattle. National Academy Press Washington, D. C. 408. 69. 49.
- Hall, M. B. – Huntington, G. B. (2008):* Nutrient synchrony: Sound in theory, elusive in practice. *J. Anim. Sci.* 86:E287-E292.
- Harmon, D. – Yamka, R. – Elam, N. (2004):* Factors affecting intestinal starch digestion in ruminants: A review. *Can. J. Anim. Sci.* 84:309-318.
- Hersom, M. J. (2008):* Opportunities to enhance performance and efficiency through nutrient synchrony in forage-fed ruminants. *J. Anim Sci.* 86:E306-17.
- Hoover, W. H. – Stokes, S. R. (1991):* Balacing carbohydrates and protein for optimum rumen microbial yield. *J. Dairy Sci.* 74:3630-3644.

- Horadagoda, A. – Fulkerson, W. J. – Barchia, I. – Dobos, R. C. – Nandra, K. S.* (2008): The effect of grain species, processing and time of feeding on the efficiency of feed utilization and microbial protein synthesis in sheep. *Livest. Sci.* 114:117-126.
- Hristov, A. N. – Ahvenjarvi, S. – McAllister, A. – Huhtanen, P.* (2003): Composition and digestive tract retention time of ruminal particles with functional specific gravity greater or less than 1.02. *J. Anim. Sci.* 81:2639-2648.
- Hristov, A. N. – Etter, R. P. – Ropp, J. K. – Grandeem, K. L.* (2004): Effect of dietary crude protein level and degradability on ruminal fermentation and nitrogen utilization in lactating dairy cows. *J. Anim. Sci.* 82:3219-29.
- Hristov, A. N. – Ropp, J. K. – Grandeem, K. L. – Abedi, S. – Etter, R. P. – Melgar, A. – Foley, A. E.* (2005): Effect of carbohydrate source on ammonia utilization in lactating dairy cows. *J. Anim. Sci.* 2:408-21.
- Huntington, G. B.* (1997): Starch utilization by ruminants: From basics to the bunk. *J. Anim. Sci.* 75:852-867.
- Huntington, G. B. – Harmon, D. L. – Richards, C. J.* (2006): Sites, rates, and limits of starch digestion and glucose metabolism in growing cattle. *J. Anim. Sci.* 84:E14-E24.
- Jouany, J. P.* (1996): Effect of rumen protozoa on nitrogen utilization by ruminants. *J. Nutr.* 126:1335S-1346S.
- Jouany, J. P. – Ushida, K.* (1999): The role of protozoa in feed digestion. Review. *AJAS* 12:113-128.
- Kakuk T. – Schmidt J.* (1988): Takarmányozás. 640. 58-61., 64-65
- Kotarski, S. F. – Waniska, R. D. – Thurn, K. K.* (1992): Starch hydrolysis by the ruminal microflora. *J. Nutr.* 122:178-190.
- Kim, K. H. – Oh, Y. G. – Choung, J. J. – Chamberlain, D. G.* (1999): Effects of varying degrees of synchrony of energy and nitrogen release in the rumen on the synthesis of microbial protein in cattle consuming grass silage. *J. Sci. Food Agric.* 79:833-838.
- Koenig, K. M. – Newbold, C. J. – McIntosh, F. M. – Rode, L. M.* (2000): Effects of protozoa on bacterial nitrogen recycling in the rumen. *J. Anim. Sci.* 78:2431-2445.
- Krause, D. O. – Denman, S. E. – Mackie, R. I. – Morrison, M. – Rae, A. L. – Attwood, G. T. – McSweeney, C. S.* (2003): Opportunities to improve fiber degradation in the rumen: Microbiology, ecology, and genomics. *FEMS Microbiol. Rev.* 27:663-693.

- Lascano, G. J. – Koch, L. E. – Heinrichs, A. J.* (2016): Precision-feeding dairy heifers a high rumen-degradable protein diet with different proportions of dietary fiber and forage-to-concentrate ratios. *J. Dairy Sci.* 9:7175–7190
- Ling, J. R. – Armstead, I. P.* (1995): The in vitro uptake and metabolism of peptides and amino acids by five species of rumen bacteria. *J. Appl. Bacteriol.* 78:116-124.
- Marini, J. C. - Van Amburgh, M. E.* (2003): Nitrogen metabolism and recycling in Holstein heifers. *J. Anim. Sci.* 81:545-552.
- Marini, J. C. - Klein, J. D. - Sands, J. M. - Van Amburgh, M. E.* (2004): Effect of nitrogen intake on nitrogen recycling and urea transporter abundance in lambs. *J. Anim. Sci.* 82:1157-1164.
- Mueller, A. M.* (2004): The ability of empirical equations based on dilution rate to predict microbial efficiency and amino acid flow post ruminally. Ph.D. Dissertation, University of Missouri, Columbia, MO.
- Nagaraja, T. G.* (2016): Microbiology of the Rumen. In: Millen, D. D. - Arrigoni, M. D. B. - Pacheco, R. D. L.: *Rumenology*. Springer International Publishing, 39–61.
- National Research Council* (1996): *Nutrient requirements of beef cattle* (7th edn.). Washington D. C.: National Academy Press.
- Newbold, J. R. – Rust, S. R.* (1992): Effect of asynchronous nitrogen and energy supply on growth of ruminal bacteria in batch culture. *J. Anim. Sci.* 70:538-546.
- Offner, A. – Bach, A. – Sauvant, D.* (2003): Quantitative review of in situ starch degradation in the rumen. *Anim. Feed Sci. Technol.* 106:81-93.
- Paster, B. J. - Russel J. B. – J., C. M. – Chow, Yang J. M. - Woese, C. R. – Tanner, R.* (1993): Phylogeny of the ammonia-producing ruminal bacteria *Peptostreptococcus anaerobius*, *Clostridium sticklandii* and *Clostridium aminophilum* sp. nov. *Int. J. System. Bacteriol.* 43:107-110.
- Pathak, A. K.* (2008): Various factors affecting microbial protein synthesis in the rumen. *Veterinary World.* 6:186-189.
- Prabhu, R. – Altman, E – Eiteman, M. A.* (2012): Lactate and Acrylate Metabolism by *Megasphaera elsdenii* under Batch and Steady-State Conditions *Appl. Environ. Microbiol.* 78 (24) 8564-8570.

- Punia, B. S. – Leibholz, J. – Faichney, G. J. (1992):* Rate of production of protozoa in the rumen and flow of protozoal nitrogen to the duodenum in sheep and cattle given a pelleted diet of lucerne hay and barley. *J. Agric. Sci., Camb.* 118:229-236.
- Reynolds, C. K. – Kristensen, N. B. (2008):* Nitrogen recycling through the gut and the nitrogen economy of ruminants: An asynchronous symbiosis. *J. Anim. Sci.* 86:E293-E305.
- Richardson, J. M. - Wilkinson, R. G. – Sinclair, L. A. (2003):* Synchrony of nutrient supply to the rumen and dietary energy source and their effects on the growth and metabolism of lambs. *J. Anim. Sci.* 81:1332-1347.
- Rodriguez-Prado, M. - Calsamiglia, S. – Ferret, A. (2004):* Effects of fiber content and particle size of forage on the flow of microbial amino acids from continuous culture fermenters. *J. Dairy Sci.* 87:1413-1424.
- Rotger, A.I. – Ferret, A. – Calsamiglia, S. – Manteca, X. (2006):* Effects of nonstructural carbohydrates and protein sources on intake, apparent total tract digestibility, and ruminal metabolism in vivo and in vitro with high-concentrate beef cattle diets. *J. Anim. Sci.* 5:1188-96.
- Russel, J. B. – O'Connor, J. D. – Fox, D. G. – Van Soest, P. J. – Sniffen, C. J. (1992):* A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: I. Ruminal fermentation. *J. Anim. Sci.* 70:3551-3561.
- Russel, J. B. (2002):* Rumen microbiology and its role in ruminant nutrition. Cornell University, Ithaca, NY.
- Schmidt J. (2015):* A takarmányozás alapjai. *Mezőgazda Kiadó*, 451. 155.
- Shabi, Z. – Arielli, A. – Bruckental, I. – Aharoni, Y. – Zamwel, S. – Bor, A. – Tagari, H. (1998):* Effect of the synchronization of the degradation of dietary crude protein and organic matter and feeding frequency on ruminal fermentation and flow of digesta in the abomasum of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 81:1991-2000.
- Shabi, Z. - Tagari, H. - Murphy, M. R. - Bruckental, I. - Mabjeesh, S. J. - Zamwel, S. - Celik, K. - Arieli, A. (2000):* Partitioning of amino acids flowing to the abomasum into feed, bacterial, protozoal, and endogenous fractions. *J. Dairy Sci.* 83: 2326-2334.
- Sniffen, C. J. – Robinson, P. H. (1987):* Microbial-growth and flow as influenced by dietary manipulations. *J. Dairy Sci.* 70:425-441.

- Strobel, H. J. - Russell, J. B. (1986):* Effect of pH and energy spilling on bacterial protein synthesis by carbohydrate-limited cultures of mixed rumen bacteria. *J. Dairy Sci.* 69:2941-2947.
- Tóth T. (2005):* Tejelő tehenek glükóz ellátásának javítása. PhD doktori disszertáció. Nyugat-magyarországi Egyetem, Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar, Mosonmagyaróvár. 133. 7.
- Tóth T. (2016):* A treonin előállítás melléktermékének hatása a bendőfolyadék összetételére és mikrobiális aktivitására. *Állattenyésztés és Takarmányozás.* 74. 22-34.
- Uddin, M. J. - Khandaker, Z. H. - Khan, M. J. - Khan, M. M. H. (2015):* Dynamics of microbial protein synthesis in the rumen - A Review. *Annals of Veterinary and Animal Science,* 2:116-131.
- Van Soest, P. J. (1994):* Nutritional Ecology of the Ruminant. 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Van Kessel, J. S. – Russel, J. B. (1997):* The endogenous polysaccharide utilization rate of mixed ruminal bacteria and the effect of energy starvation on ruminal fermentation rates. *J. Dairy Sci.* 80:2442-2448.
- Virtanen, A. I. (1996):* Milk production of cows on protein-free feed. *Science.* 153:1603-1614.
- Wallace, R. J. (1996):* Ruminal microbial metabolism of peptides and amino acids. *J. Nutr.* 126:1326S-1334S.
- Wickersham, T. A. - Titgemeyer, E. C. - Cochran, R. C. - Wickersham, E. E. – Moore, E. S. (2008):* Effect of frequency and amount of rumen-degradable intake protein supplementation on urea kinetics and microbial use of recycled urea in steers consuming low-quality forage. *J. Anim. Sci.* 86: 3089-3099.
- Zhou, X. Q. – Zhang, Y. D. – Zhao, M. – Zhang, T. – Zhu, D. – Bu, D. P. – Wang, J.Q. (2015):* Effect of dietary energy source and level on nutrient digestibility, rumen microbial protein synthesis, and milk performance in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 10:7209-17.

*A szerzők levélcíme – Address of the authors:*

TÓTH TAMÁS

Széchenyi István Egyetem Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar,

Állattudományi Tanszék,

9200 Mosonmagyaróvár, Vár tér 2.

E mail: toth.tomi@sze.hu

DR. TEMPFLI KÁROLY

Széchenyi István Egyetem Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar,

Állattudományi Tanszék,

9200 Mosonmagyaróvár, Vár tér 2.

E mail: tempfli.karoly@sze.hu