

RUMİNANTLARDA SELLÜLOZ VE HEMİSELLÜLOZ SİNDİRİMİ

Ahmet ALÇİÇEK¹

Hülya ÖZKUL²

ÖZET

Ruminantların rasyonları önemli düzeyde sellüloz ve hemisellüloz içermektedir. Sellüloz bitki hücre çeperinin en önemli yapıtaşı, hemisellüloz ise alkali ortamda çözünen ve sellüloz benzeri bir hücre çeperi karbonhidratı olarak tanımlanmaktadır. Ruminantların sindirim sisteminde bu karbonhidratların sindirimini kaba-yoğun yem oranı, kaba yemin çeşidi, yemleme düzeyi ve sıklığı, kaba yemin fiziksel strüktürü ve kimyasal yapısı etkilemektedir. Rumen bakterisi, protozoa ve fungus populasyonu tarafından hücre çeperi karbonhidratlarının mikrobiyal parçalanması ve fermentasyonu da aynı faktörlerin etkisi altındadır. Bitki hücre çeperinin ince ve kalınbarsakta sindirimi oldukça düşük düzeyde gerçekleşmektedir. Bununla birlikte, ileumda önemli düzeyde mikrobiyal fermentasyon olduğuna dair bulgular da mevcuttur.

1. GİRİŞ

Bilindiği gibi, ruminantlar yaşam ve verim için gereksinim duydukları enerjinin önemli bir kısmını bitkisel kaynaklı karbonhidratların sindirim sisteminde mikrobiyal parçalanması sonucu elde edilen enerjiden karşılamaktadırlar. Bu karbonhidrat kaynaklarından özellikle bitki hücre çeperini oluşturan sellüloz ve hemisellüloz sindirim fizyolojisi açısından büyük önem taşımaktadır (POND ve ark., 1995). Bitki hücre çeperi yapıtaşlarının kimyasal olarak saptanmasında çok çeşitli yöntemler önerilmektedir. Bu yöntemlerden Alman araştırmacılar Henneberg ve Stohmann tarafından geliştirilen 'Weender' analiz yöntemi esasta ham besin madde gruplarını kimyasal bakımdan bir araya toplayıp genel olarak miktarını ifade etmektedir (KIRCHGESSNER, 1987). Weender analiz yönteminin en önemli eksikliği, ham besin madde gruplarının tam olarak saptanamaması ve analiz hatalarının hesap yolu ile bulunan nitrojensiz öz maddeler içerisinde toplanmasıdır. Nitekim, "Weender" yöntemine göre yapılan ham sellüloz tayininde tespit edilemeyen ham sellüloz kaynatma anında çözeltiye geçerek istenmediği halde nitrojensiz öz maddeler içerisinde sayılmaktadır. Bu nedenle, ham sellüloz grubu maddelerin tayininde meydana gelen hataların azaltılması ve karbonhidratların fraksiyonlarına daha iyi ayrılabilmesi için Van Soest tarafından 'Van Soest Analiz Metodları' önerilmiştir (VAN SOEST, 1967). Söz konusu yöntemde, ham sellülozun yanısıra nitrojensiz öz maddeler içerisinde kalan sellüloz ve hemisellüloz rahatlıkla fraksiyonlarına ayrılabilmekte ve yemlerin lignin, ADF (Acid Detergent Fiber) ve NDF (Neutral Detergent Fiber) içerikleri de saptanabilmektedir.

Ruminantların sindirim sistemi koşulları (ısı, nem ve pH) mikroorganizma gelişimi için son derece uygun olduğundan bu hayvanların sindirim sisteminde önemli düzeyde bir

¹ Doç. Dr., E.Ü.Ziraat Fakültesi Zootekni Bölümü, İzmir.

² Arş. Gör. E.Ü.Ziraat Fakültesi Zootekni Bölümü, İzmir

mikrobiyal populasyon mevcuttur (VAN SOEST, 1982; CZERKAWSKI, 1986). Özellikle rumen iyi bir fermentasyon odası olarak kabul edilmekte ve burada meydana gelen mikrobiyolojik olaylar kaba yemlerdeki sellüloz ve hemisellüloz sindirimini başlangıç noktasını oluşturmaktadır (PÜSCHNER ve SIMON, 1982). Ruminantlarda sellüloz ve hemisellülozun sindirimini pek çok faktör etkilemektedir. Bunlardan öncelikle rasyonun yapısı, kaba yemin çeşidi, kaba ve yoğun yem oranı, yemleme düzeyi ve sıklığı ile yemin fiziksel özellikleri son derece büyük öneme sahiptir. Bu derlemede ruminantlarda sellüloz ve hemisellüloz sindirimi ve bunu etkileyen faktörler üzerinde durulacaktır.

2. SELLÜLOZ VE HEMISELLÜLOZ SİNDİRİMİNİ ETKİLEYEN FAKTÖRLER

Ruminantlarda sellüloz ve hemisellülozdan yararlanma konusunda yapılan çalışmalarda, kuruot çeşitlerinden farklı oranlarda kaba ve yoğun yem içeren rasyonlara kadar çok geniş bir yem grubu ele alınmış ve genel olarak sellüloz ve hemisellüloz sindirimini % 40 ile % 95 arasında değiştiği saptanmıştır (ARMSTRONG ve SMITHARD, 1979). Koyunlarda yapılan çalışmalarda hemisellülozun sellüloza göre daha düşük düzeyde sindirildiği gözlenmiştir (FORD, 1973). Ancak bu bulgunun tersine hemisellülozun sellüloza göre daha iyi sindirildiğini saptayan araştırmacılar da bulunmaktadır (JASTER ve MURPHY, 1983). Bu nedenle, sellüloz ve hemisellüloz sindirimini etkileyen ve farklı sonuçların ortaya çıkmasına neden olan faktörlerin ele alınması yararlı olacaktır.

2.1. Kaba ve Yoğun Yem Oranı

Ruminantlarda sellüloz ve hemisellülozun sindirim derecesi üzerine rasyonda artan oranda yoğun yem bulunmasının etkisine yönelik yapılan çalışmalarda birbirini desteklemeyen sonuçlar ortaya konmuştur. HENNIG ve ark. (1980)'nin yaptığı bir çalışmada, rasyonda mısır nişastası % 30'a kadar artırılmış ve sonuçta gerek ADF ve gerekse hemisellülozun sindirim derecesi lineer bir şekilde azalmıştır. Buna karşın WEDEKIND ve ark. (1986)'nin yaptığı çalışmada, bu azalma kuadratik bir fonksiyon şeklinde ortaya çıkmış ve ADF'in sindirim derecesinde, rasyonda yoğun yem oranının % 20'den % 40'a yükselmesi durumunda bir artış, % 60'a çıkarılması durumunda ise bir azalma gözlenmiştir. Bu olumsuz etki kaba yemin yerine çeşitli yoğun yemlerin ikame edilmesi durumunda daha da açık bir şekilde ortaya çıkmaktadır. Nitekim MOULD ve ark. (1983) öğütülmüş kuru ot ve peletlenmiş arpanın 1:2 oranında karıştırıldığı rasyonlarda bu durumu gözlemiştir. Bu çalışmaların aksine KIRCHGESSNER ve ark. (1985) samana dayalı rasyonlarda mısır nişastası oranının artırılması durumunda sellüloz ve hemisellülozun sindirim derecesinin fazla etkilenmediğini saptamıştır. Diğer yandan COLE ve ark. (1976), yoğun yem rasyonlarında, rasyonda kaba yem kaynağı olarak % 20 kapçık kullanılması durumunda daha yüksek ADF sindirim derecesi saptamıştır. Rasyonlara yoğun yem ilavesi, enerjice zengin kaba yemlerde hücre çeperi karbonhidratlarının sindirim derecesinde çok belirgin bir azalmaya neden olurken, düşük

kaliteli kaba yemlerde bu azalmanın belirgin olmadığı vurgulanmaktadır (VAN SOEST, 1982).

2.2. Yemleme Düzeyi

Koyunlarla yapılan çalışmalarda, yaşama payı enerji gereksiniminin yaklaşık 1-2 katı kadar olan besleme düzeylerinde, yem tüketimindeki artışına bağlı olarak sindirim kanalındaki hücre çeperi karbonhidratlarının sindirilebilirliklerinin azaldığı görülmüştür. Yem tüketiminin bir artışında sindirilebilirlikte meydana gelen azalmanın oranı sellüloz için % 12, hemisellüloz için %15 olmaktadır (ROBERTSON ve VAN SOEST, 1975). COLUCCI ve ark. (1982)'nin kuruda ve laktasyondaki ineklerle yaptıkları denemelerde ise, en az % 17 yoğun yem içerikli ve kaba yem bakımından zengin bir rasyon kullanıldığında, sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirliklerinde farklılık gözlenmediği ortaya konmuştur. Koyun ve ineklerle yapılan bir diğer çalışmada, yem tüketiminin yaşama payının bir katı kadar artırılması durumunda ham sellülozun sindirilebilirliğinin ortalama % 2 azaldığı saptanmıştır (SCHIEMANN ve ark., 1971). Aynı şekilde farklı rasyon tipleri ile yapılan bir dizi araştırmada da, artan yem tüketiminin hücre çeperi komponentlerinin sindirilebilirliğini az etkilediği ya da hiç etkilemediği saptanmıştır.

2.3. Yemleme Sıklığı

Yemleme sıklığının sindirim kanalında hücre çeperi komponentlerinin sindirilebilirliğine etkisi üzerine yapılan çalışmalarda ilginç sonuçlar ortaya konmuştur. ROTH ve KIRCHGESSNER (1976) kaba-yoğun yem oranı 47:53 olan rasyonlarda, yoğun yemin farklı sıklıklarda ve kaba yemin günde 2 defa tüketiminin ham sellülozun sindirilebilirliğini etkilemediğini saptamıştır. ROBINSON ve SNIFFEN (1985) laktasyondaki süt ineklerinde kaba-yoğun yem oranı 65:35 olan bir rasyonun tamamen karışmış olarak günde 1 veya 4 defa, ya da yoğun yemin günde 1 defa ve kaba yemin günde 4 defa tüketimini sağlayarak sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirliklerini, her defasında ortalama % 59 şeklinde bulmuşlardır. Buna karşılık SUTTON ve ark. (1985), kaba-yoğun yem oranı 30:70 ve 10:90 olan rasyonlardaki yoğun yemin günde 2 defa verilmesine karşın 6 defa sunulmasının, süt ineklerinde ADF sindirilebilirliğini % 10'a kadar arttırdığını saptamışlardır. Ancak yemleme sıklığının hücre çeperi komponentlerinin sindirilebilirliğine etkilerini kapsayan bu çalışmalar, daha sonraları, kaba-yoğun yem oranı 40:60 ve 20:80 olan benzeri çalışmalarla pekiştirilememiş ve bu konudaki çelişkilerin nedeni açıklanamamıştır.

2.4. Fiziksel Strüktür

Sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirliği üzerine özellikle kaba yemlerin fiziksel yapısı belirgin bir şekilde etki yapmaktadır. BEEVER ve ark. (1972), koyunlarda yaptıkları bir çalışmada, erken biçilmiş, kıyılmış, öğütülmüş ve peletlenmiş formlardaki bir çayır kuruotunda sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirliğini saptamışlardır. Buna

göre kıyılmış çayır kuruotunda sellülozun sindirilebilirliği % 87-89, hemisellülozun sindirilebilirliği ise % 85-94 arasında bulunmuştur. Ancak öğütülmüş ve peletlenmiş çayır kuruotunda sellülozun sindirilebilirliğinin % 77'ye; hemisellülozun sindirilebilirliğinin ise % 73'e kadar düştüğü gözlenmiştir. Diğer yandan aynı araştırmacılar koyunlarda, geç biçilmiş çayır kuruotu ile yaptıkları bir çalışmada, sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirlikleri üzerine öğütme ve peletlemenin etkili olmadığını da saptamışlardır. Yonca kuruotu ile yapılan çalışmalara bakıldığında ise, farklı fiziksel yapıların hücre çeperi komponentlerinin sindirilebilirliği üzerine olan etkilerinin daha az standardize olduğu görülmektedir. Nitekim KELLNER ve ark. (1979), koyunların uzun materyal yerine öğütülmüş ve peletlenmiş yonca kuruotu ile yemlenmesi halinde sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirliklerinde azalan değerler saptadığı halde, diğer bazı araştırmacılar kıyılmış, kıyılmış ve briketlenmiş, öğütülmüş ve peletlenmiş yonca kuruotlarında sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirlikleri arasında bir farklılık saptayamamıştır. Aynı şekilde düvelerin uzun materyal yerine kıyılmış yonca kuruotu ile yemlenmesi halinde hemisellülozun sindirilebilirliğinde % 71'den % 69'a kadar bir azalma gözlemlendiği halde (JASTER ve MURPHY, 1983); süt ineklerinde yürütülen denemelerde aynı materyaller arasında ADF'in sindirilebilirliği açısından fark bulunamamıştır (ROGERS ve ark., 1985).

3. RUMİNANLARDA SELLÜLOZ VE HEMİSELLÜLOZ SİNDİRİMİ

3.1. Rumende Sindirim

Bilindiği gibi, hücre çeperi karbonhidratlarının asıl fermentasyon bölgesi rumendir. Rumende karbonhidratların fermentasyonuna başta bakteriler olmak üzere protozoalar ve bazı mantar türleri katılmaktadır. Rumende sellüloz ve hemisellüloz sindirimine katılan mikroorganizmalar Çizelge 1'de verilmiştir (PÜSCHNER ve SIMON, 1982).

Çizelge 1: Rumende sellüloz ve hemisellüloz sindirimine katılan mikroorganizmalar ve fermentasyon son ürünleri

Yem Karbonhidratı	Mikroorganizma	Fermentasyon Son Ürünleri
Sellüloz	<i>Butyrifibrio fibrisolvens</i>	Bütirat, CO ₂ , Asetat
	<i>Bacteroides succinogenes</i>	Süksinat, Asetat
	<i>Ruminococcus flavefaciens</i>	Süksinat, Asetat, Laktat
	<i>Ruminococcus albus</i>	Asetat, Etanol, Formiyat
	<i>Cillobacterium cellulosens</i>	Laktat
	<i>Clostridium lochheadii</i>	Asetat, Bütirat
	<i>Diplodinium</i>	Asetat, Propiyonat, H ₂ ve CO ₂
Hemisellüloz	<i>Butyrifibrio fibrisolvens</i>	Bütirat, CO ₂ , Asetat
	<i>Ruminococcus flavefaciens</i>	Süksinat, Asetat, Laktat
	<i>Ruminococcus albus</i>	Asetat, Etanol, Formiyat

Rumen sıvısındaki bakteri ve protozoa sayısı yemlemeye bağlı olarak değişim göstermekte olup ortalama olarak her ml rumen sıvısında 10^9 ile 10^{11} arasında bakteri ve 10^5 ile 10^7 arasında da protozoa bulunduğu bildirilmektedir (PÜSCHNER ve SIMON, 1982; CZERKAWSKI, 1986). Bazı araştırmacıların bulgularına göre, rumen bakterilerinin %50'si, hatta rumendeki toplam mikrobiyal populasyonun % 75'i rumen içeriğinin partikül fraksiyonları ile birleşmiş haldedir (FORSBERG ve LAM, 1977). Bu durum, rumen sıvısında serbest sellülaz enzimi oldukça düşük düzeyde olmasından dolayı özellikle sellülotik bakteriler için daha da büyük önem taşır.

Pek çok araştırmacı, bakterilerin rumen içeriğindeki yem partiküllerine yapışmasının nedenini, oldukça farklı morfolojik yapıya sahip ve "Glikokalix" olarak isimlendirilen ekstrasellüler bir mukusun oluşumuna bağlamaktadır (COSTERTON ve ark., 1981). Nitekim, in-vitro inkübasyon ortamına kolay fermente olabilen karbonhidrat ilavesinden sonra hücre çeperinin fraksiyonlarında gözlenen sindirim derecesi artışının nedeni, öncelikle aşırı bir glikokalix üretimine bağlı olarak sellülotik bakterilerin yem partiküllerine kolayca yapışması ile izah edilmektedir (DEMEYER, 1981). Bu bulgu, CHENG ve ark. (1977)'nin yüksek miktardaki kolay parçalanabilen karbonhidratların glikokalix üretimini önemli düzeyde arttırdığı ve tüm bakteri kolonilerinin bu mucus ile kuşatıldığı şeklindeki bulgusu ile de desteklenmiştir. Diğer yandan, sellülotik bakteriler vasıtasıyla hemisellülozun fermentasyonu ve hidrolizi de gerçekleştirilebilmektedir. Ancak hemisellülozun sindirimi gerçekleşmesine rağmen ortamdaki şekerlerden sellülotik bakteriler, örneğin *Bacteroides succinogenes*, yararlanamamaktadır (MORRIS ve GYLSWYK, 1980). Buna gerekçe olarak, sellülozun hidrolizinden sorumlu β -1,4-Endoglukanaz enziminin hemisellülozun ksiloz üniteleri arasındaki β -1,4 bağlarını parçalaması gösterilmektedir (COEN ve DEHORITY, 1970). Diğer yandan, pek çok literatür kaynağında, ortamda fazla miktarda şeker ve nişasta bulunmasının hücre çeperi karbonhidratlarını parçalayan bakterilerin gelişmesi üzerine olumsuz etkide bulunduğu ifade edilmektedir. Bu olumsuz etkiyi, ortamda yararlanılabilir N-li bileşikler mevcut olduğunda amilolitik ve sellülotik bakteriler arasındaki rekabete, fazla enerji bulunması durumunda ise bu rekabetin amilolitik türler lehine geliştiğine dayandıran açıklamalarda vardır. Mc ALLAN ve SMITH (1983), genelde partiküllere yapışık bakterilerin $\text{NH}_3\text{-N}$ gereksiniminin rumen sıvısındaki bakterilerden daha yüksek olduğunu bildirmektedir. Farklı bakteri türlerinin gelişimi için rumen ortamındaki rekabet koşullarının yemleme ile değiştirilmesi, örneğin yüksek düzeyde nişasta verilmesi, rumen içeriğinin pH değerinde bir azalmaya yol açmakta ve bu da sellülotik bakterilerin gelişimini olumsuz etkilemektedir. Amilolitik bakteriler genellikle 5.5'in altındaki pH değerlerinde gelişebilmesine karşın, sellülotik türlerin gelişimi 6.0'nın altındaki pH değerlerinde olası değildir (VAN SOEST, 1982). KAUFMANN ve ark. (1980) ise pH değerinin mikroorganizma sayısı ve türüne doğrudan etki ettiğini ancak enzim aktivitesini etkilemediğini bildirmektedir. CZERKAWSKI (1986), sellülaz enzimi için optimum aktivitenin amilaz enzimine göre daha düşük pH değerlerinde olduğunu bildirmiştir. Sellülozun sindirimine protozoaların etkisinin olup olmadığı, protozoaların sellülotik enzime sahip olduklarına dair verilerin sınırlı olmasından dolayı tartışmalıdır.

Buna karşın hemisellülozun sindiriminde protozoalara ait enzimlerin katkıda bulunduğu konusu açıklık kazanmıştır (BAILEY ve MACRAE, 1970). Koyunlarda yapılan çalışmalarda sellüloz ve ADF'in sindirilebilirlikleri rumen protozoaları gelişmiş hayvanlarda protozoasız olanlara göre daha yüksek bulunmuştur (JOUANY ve ark, 1981). Ayrıca, kapsamlı bir literatür değerlendirmesi yapan DEMEYER (1981), hücre çeperi komponentlerinin mikrobiyal parçalanmasında protozoaların ortalama % 30'luk bir paya sahip olduğu sonucuna varmıştır. CZERKAWSKI (1986) ise, hücre çeperi karbonhidratlarının % 30-90'ninin rumende fermentasyona uğratıldığını ve bununda tüm sindirim kanalında sindirilen hücre çeperi karbonhidratlarının % 60-100'ne tekabül ettiğini bildirmektedir. Koyunlarda yapılan denemelerde, kaba yeme dayalı rasyonlarla yemlemede tüm sindirim kanalında sindirilen sellülozun % 81-92'nin, hemisellülozun ise % 93-97'nin ince barsaktan önce sindirime uğratıldığı, diğer yandan % 67 yoğun yemle yemleme durumunda sellülozun toplam sindiriminde % 10'luk, hemisellülozun toplam sindiriminde ise % 14'lük bir gerileme ortaya konmuştur. Süt ineklerinde yapılan çalışmalarda, rasyonda yoğun yemin payının yüksek olması halinde, sellülozun mide kanalındaki toplam sindiriminin % 82, hemisellülozun ise % 89 olarak saptanmıştır (SÜDEKUM, 1989). Koyunlarda yapılan çalışmalarda, artan yem tüketimi ile birlikte hem hücre çeperi karbonhidratlarının sindiriminde rumenin payının azaldığı hem de bu karbonhidratların sindirilebilirliğinin düştüğü kanıtlanmıştır. Buna neden olarak, rumenden omasuma yem geçişi ile rumen uçucu yağ asitlerinin artması ve rumen pH değerinin azalması gösterilmektedir (KAUFMANN ve ark, 1980).

3.2. İnce ve Kalınbarsakta Sindirim

Genel olarak, hücre çeperi karbonhidratlarının sindirimine incebarsağın katılımının oldukça düşük düzeyde olduğu pek çok bilim adamınca kabul edilmektedir. Çünkü bu karbonhidratların hemen hemen tamamı polisakkarit formunda mideden incebarsağa geçmekte ve laktaz ile sellobiyaz hariç ruminantların incebarsağında β -glikozidik bağları parçalayan enzimler bulunmamaktadır (SÜDEKUM, 1989). Koyunlarda yürütülen denemelerde, sellüloz ve hemisellülozun incebarsaktaki sindirimlerinin payı % 4-6 arasında kaldığı bulunmuştur. Bunun yanında yine koyunlarda yapılan çalışmalarda, toplam sindirimde incebarsaktaki sindirimin payına ilişkin olarak, sellüloz için % 9 ile % 16 (THOMAS ve ark, 1980); hemisellüloz için ise % 9 ile % 23 (BEEVER ve ark., 1971) gibi oldukça yüksek değerlerde verilmektedir. Bu değerler arasındaki uyumsuzluğa neden olarak incebarsaktaki mikrobiyal çevrilimler gösterilmektedir.

Koyunlarda yürütülen denemelerde, incebarsağı geçen sellüloz ve hemisellülozun sindirilebilirliklerinin kalınbarsakta % 18-50 arasında varyasyon gösterdiği saptanmıştır (ARIELI ve SKLAN, 1985). Bu değerler her iki karbonhidratın sindirim kanalında sindirilen miktarlarının % 10-40'ı kadarına denktir. ULYATT ve EGAN (1979)'a göre, kalınbarsaktaki sellülozun sindiriminin payı ne kadar yüksek ise sindirim kanalındaki sindirilebilirlik o kadar düşüktür. Ancak sellülozun sindiriminde kalınbarsağın payının

hemisellülozdekinden daha fazla olduğu konusunda da görüş birliği mevcuttur (HAGEMEISTER ve KAUFMANN, 1980). Süt ineklerinde yürütülen bazı çalışmalarda ise, sellülozun toplam sindiriminde kalınbarsağın payı % 4-13 arasında değişirken hemisellüloz için aynı değerler % 9-13 arasında değişmektedir (SÜDEKUM, 1989).

SUMMARY

The diet of the ruminant contains considerable quantities of cellulose and hemicelluloses. Cellulose is the most abundant plant constituent, forming the fundamental structure of plant cell walls. Hemicelluloses are defined as alkali soluble cell wall polysaccharides that are closely associated with cellulose. The extent of cell wall digestion in the total tract of ruminant is mainly affected by roughage:concentrate ratio, roughage source, feeding level, feeding frequency, physical structure of the roughage and the chemical composition of the cell wall. Both positive and negative effects are reported. Microbial degradation and fermentation of cell wall components in the rumen, caused by bacteria, protozoa and fungi, is influenced by the same factors which exert an effect on the extent of digestion in the total tract. The contribution of the small and large intestine to the total digestion of cell wall components is very small. However, there are results indicating a quantitatively important microbial fermentation in the ileum.

LİTERATÜR

1. ARIELI, A.; D. SKLAN (1985): Energy disappearance in the hindgut of sheep. *J. Dairy Sci.* 68, 2215-2219.
2. ARMSTRONG, D. G.; R. R. SMITHARD (1979): The fate of carbohydrates in the small and large intestines of the ruminant. *Proc. Nutr. Soc.* 38, 283-294.
3. BAILEY, R.W.; J.C.MACRAE (1970): The hydrolysis by rumen and caecal microbial enzymes of hemicellulose in plant and digesta particles. *J.Agric.Sci.Camb.* 75, 321-326.
4. BEEVER, D.E.; J. F. CIELHO DA SILVA; J.H.D. PRESCOTT; D.G.ARMSTRONG (1972): The effect in sheep of physical form and stage of growth on the sites of digestion of a dried grass. 1. Sites of digestion of organic matter, energy and carbohydrate. *Br. J. Nutr.* 28, 347-356.
5. BEEVER, D.E.; D.J.THOMSON; E.PFEFFER; D.G.ARMSTRONG (1971): The effect of drying and ensiling grass on its digestion in sheep. Sites of energy and carbohydrate digestion. *Br. J. Nutr.* 26, 123-134.
6. CHENG, K. ; E. AKIN; W. COSTERTON (1977): Rumen bacteria: Interaction with particulate dietary components and response to dietary variation. *Feed. Proc.* 36, 193-197.
7. COEN, J.A.; B.A.DEHORITY (1970): Degradation and utilization of hemicellulose from intact forages by pure cultures of rumen bacteria. *Appl. Microbiol.* 20, 362-368.
8. COLE, N.A.; R. R. JOHNSON; F. N. OWENS (1976): Influence of roughage level and corn processing method on the site and extent of digestion by beef steers. *J. Anim. Sci.* 43, 490-496.
9. COLUCCI, P.E.; L.E.CHASE; P.J.VAN SOEST (1982): Feed intake, apparent diet digestibility, and rate of particulate passage in dairy cattles. *J.Dairy Sci.* 65, 1445-1456.
10. COSTERTON, J.W.; E.T.IRWIN; K.-J.CHENG (1981): The bacterial glycocalyx in nature and disease. *Ann. Rev. Microbiol.* 35, 299-324.

11. CZERKAWSKI, J.W. (1986): An introduction to rumen studies. Perg. Press, Oxford.
12. DEMEYER, D.I. (1981): Introductory lecture. Rumen microbes and digestion of plant cell walls. *Agric. Environment*. 6, 295-327.
13. FORD, C.W. (1973): In vivo digestibility of cell wall polysaccharides of *Seteria splendida* and *Lolium perenne* cv. Kangaroo Valley. *Austr.J.Biol. Sci.* 26, 1225-1229.
14. FORSBERG, C.W.; K. LAM (1977): Use of adenosine 5' -triphosphate as an indicator of the microbiota biomass in rumen contents. *Appl. Envir. Microbiol.* 33, 528-537.
15. HAGEMEISTER, H.; W.KAUFMANN (1980): Nährstoff-Fermentation im Dickdarm des Wiederkäuers und Konsequenzen für die Messung der Proteinverdaulichkeit. *Übers. Tierernährg.* 8, 101-122.
16. HENNING, P.A.; Y.VAN DER LINDEN; M.E. MATTHEYSE; W.K. NAUHAUS; H.M. SCHWARTZ ; F.M. GILCHRIST (1980): Factors affecting the intake and digestion of roughage by sheep fed maize straw supplemented with maize grain. *J. Agric. Sci. Camb.* 94, 565-573.
17. JASTER, E.H.; M.R. MURPHY (1983): Effects of varying particle size of forage on digestion and chewing behaviour of dairy heifers. *J. Dairy Sci.* 66, 802-810.
18. JOUANY, J.P.; B. ZAINAB; J. SENAUD; C.A. GROLIERE; J. GRAIN ; P. THIVEND (1981): Role of the rumen ciliate protozoa *Polyplastron multivesiculatum*, *Entodinium* sp. and *Isotricha prostoma* in the digestion of a mixed diet in sheep. *Reprod. Nutr. Develop.* 21, 871-884.
19. KAUFMANN, W.; H. HAGEMEISTER ; G. DIRKSEN (1980): Adaptation to changes in dietary composition, level and frequency of feeding. In: *Digestive physiology and metabolism in ruminants* (Y. RUCKE-BUSCH/ P. THIVEND eds.). MTP Press, Lancaster, 587-602.
20. KELLNER, R. J.; M. KIRCHGESSNER; J. PALLAUF (1979): Zur Verdaulichkeit der Zellwandbestandteile von Luzerneheu unter dem Einfluß von physikalischer Struktur, Schnittzeitpunkt und Fütterungsniveau. *Wirtschaftseig. Futter.* 25, 209-214.
21. KIRCHGESSNER, M. (1987): *Tierernährung*. DLG-Verlag, Frankfurt/Main.
22. KIRCHGESSNER, M.; R.J. KELLNER; M.KREUZER (1985): Beeinflussung der Verdaulichkeit von Rohnährstoffen und Zellwandbestandteilen beim Schaf durch den Austausch von Rohfaser durch Stärke. *Wirtschaftseig. Futter.* 31, 105-116.
23. McALLAN, A.B.; R.H.SMITH (1983): Factors influencing the digestion of carbohydrates between the mouth and abomasum of steers. *Br. J. Nutr.* 50, 445-554.
24. MORRIS, E.J.; N.O.VAN GYLSWYK (1980): Comparison of the action of rumen bacteria on cell walls from *Eragrostis tef*. *J. agric. Sci. Camb.* 95, 313-323.
25. MUOLD, F.L.; E.R.QRŠKOV, S.A. GAULD (1983): Associative effects of mixed feeds. *Anim. Feed Sci. Techn.* 10, 31-47.
26. POND, W.G.; D.C. CHURCH ; K.R. POND (1995): *Basic animal nutrition and feeding*. John Wiley and Sons Publ. USA.
27. PÜSCHNER, A.; O.SIMON (1982): *Grundlagen der Tierernährung*. VEB-Verlag, Jena.
28. ROBERTSON, J.B.; P.J.VAN SOEST (1975): A note on digestability in sheep influenced by level of intake. *Anim. Prod.* 21, 89-92.
29. ROBINSON, P.H.; C.J. SNIFFEN (1985): Forestomach and whole tract digestability for lactating dairy cows as influenced by feeding frequency. *J. Dairy Sci.* 68, 857-867.

30. ROGERS, J.A.; L.D.MULLER, T.J.SNYDER; T.L.MADDOX (1985): Milk production, nutrient digestion and rate of digesta passage in dairy cows fed long or chopped alfalfa hay supplemented with sodium bicarbonate. *J. Dairy Sci.* 68, 868-880.
31. ROTH, F.X.; M. KIRCHGESSNER (1976): Nährstoffverdaulichkeit and N-Umsatz beim Schaf bei unterschiedlicher Fütterungsfrequenz mit Kraftfutter. *Z. Tierphysiol. Tierernährg. Futtermittk.* 37, 322-329.
32. SCHIEMANN, R.; W. JENTSCH; H. WITTENBURG (1971): Zur Abhängigkeit der Verdaulichkeit der Energie und Nährstoffe von der Höhe der Futteraufnahme und der Rationzusammensetzung bei Milchkühen. *Arch. Tierernähr.* 21, 223-240.
33. SÜDEKUM, K.H. (1989): Untersuchungen an Milchkühen zum Ausmass und ort der Verdauung von Zellwandkohlenhydraten. Kiel, Univ. Agrarwissen. Fak. Diss.
34. SUTTON, J.D.; W.H. BROSTER; D.J. NAPPER; J.W. SIVITER (1985): Feeding frequency for lactating cows: effect on digestion, milk production and energy utilization. *Br. J. Nutr.* 53, 117-130.
35. THOMAS, P.C.; N.C.KELLY; D.G. CHAMBERLAIN; M.K. WAIT (1980): The nutritive value of silages. *Br. J. Nutr.* 43, 481-489.
36. ULYATT, M.J.; A.R. EGAN (1979): Quantitative digestion of fresh herbage by sheep. *J. Agr. Sci. Camb.* 92, 605-616.
37. VAN SOEST, P.J.; R.H.WINE (1967): Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. *J. Assoc. Off. Anal. Chem.* 50, 50-55.
38. VAN SOEST, P.J. (1982): Nutritional ecology of the ruminant. O and B Books, Carvallis, Oregon.
39. WEDEKIND, K.J.; R.B. MUNTIFERING, K.B. BARKER (1986): Effect of diet concentrate level and sodium bicarbonate on site and extent of forage fiber digestion in the gastrointestinal tract of wethers. *J. Anim. Sci.* 62, 1388-1395.