



Rumenin Mikrobiyel Ekosistemindeki Bakteriler ve Roller

Mustafa Selçuk ALATAŞ^{1✉}, Huzur Derya UMUCALILAR¹

1. Selçuk Üniversitesi, Veteriner Fakültesi, Hayvan Besleme ve Beslenme Hastalıkları AD, Kampüs, Konya.

Özet: Rumenin mikrobiyel ekosistemi; bakteri, archaea, protozoa, mantar ve bakteriofajlardan oluşmaktadır. Bakteriler rumendeki mikrobiyel kitlenin yaklaşık %40-60'nı oluştururlar. Ruminantlar selüloz, hemiselüloz, lignin, nişasta, protein ve çok az miktarda da yağ içeren lignoselülozik yem maddeleri ile beslenirler. Rumen ortamı bu yem bileşenlerini sindirebilen çok çeşitli bakterileri barındırır. Rumende yaklaşık olarak 200'den fazla bakteri türü izole edilmiştir ve en az 20 türün de rumende 10^7 - 10^{10} düzeyinde bulunduğu belirlenmiştir. Rumende ml de 10^7 den fazla bulunan bakteriler baskın bakteriler olarak değerlendirilmektedir. Bakteriler ve diğer mikrobiyel gruplar arasındaki ilişkiler sonucu rumende uçucu yağ asitleri (UYA), karbondioksit, metan, amonyak ve mikrobiyel hücreler elde edilir. Mikroorganizmalar tarafından üretilen mikrobiyel proteinler ve vitaminler ruminantlar için çok büyük önem taşımaktadır. Rumende bulunan mikrobiyel ekosistemler arasındaki etkileşim şekillenen fermantasyonun ve mikrobiyel topluluğun stabilitesinin devamlılığı için önemlidir. Rumendeki mikroorganizma sayısı ve oranı; rasyonun yapısı, hayvanın türü, uçucu yağ asitlerinin oranı, yemin formu, rumen pH'sı gibi faktörlere göre değişiklik göstermektedir. Bu derlemede rumen bakterilerinin identifikasyonu, karakterizasyonu ve rumen sindirimindeki rollerine yer verilmiştir.

Anahtar kelimeler: Bakteri, Mikrobiyel ekoloji, Rumen ekosistemi

Bacteria of the Rumen Ecosystem and their Roles

Abstract: The rumen ecosystem comprised of bacteria, archaea, protozoa, fungi, and bacteriophages. Bacteria are the predominant mass of microbiological beings and account for nearly 40-60% of total microbial beings in the rumen. Ruminants are fed mainly on lignocellulosic agricultural by-products which are rich in cellulose, hemicellulose, lignin, starch, protein and a very small quantity of oils. The rumen hosts various types of bacteria which are degrading of these components of the feed. In the rumen environment more than 200 species of bacteria has been isolated and at least 20 species have been measured at 10^7 - 10^{10} in number. Those of the bacteria which are measured more than 10^7 are considered as dominant species. Due to the interactions among these respective microbiological groups and bacteria, volatile fatty acids (VFA), carbondioxide, methane, ammonia and other microbiological products are produced. Microbiological proteins and vitamins are seriously essential for ruminants which are synthesised in the rumen. The interactions between various microbiological groups is essential for maintaining fermentation and stability of microbiological sentients. Quantity and ratio of microorganisms in the rumen are posing differences according to the composition of ration, species of animal, ratio of the volatile fatty acids, formation of the feed, pH of the rumen. In this review, the identifications, characterisations and determination of the roles that are partaking of these bacteria in the rumen have been overviewed.

Key words: Bacterium, Microbial ecology, Rumen ecosystem

✉ Mustafa Selçuk Alataş, Selçuk Üniversitesi, Veteriner Fakültesi, Hayvan Besleme ve Beslenme Hastalıkları AD, Kampus /Konya.
E-posta: selcukalatas@gmail.com

GİRİŞ

Rumenin mikrobiyel ekosistemi; bakteri (10^{10} - 10^{11} hücre/ml), arkea (10^7 - 10^9 hücre/ml), protozoa (10^4 - 10^6 hücre/ml), mantar (10^3 - 10^5 zoospor/ml) ve bakteriofajlardan (10^8 - 10^9 ml) oluşmaktadır. (Kamra, 2005; Klieve ve ark., 2005). Bu mikrobiyel ortam, bitkisel yem maddelerinde bulunan sindirimi zor lignoselülozik yapıların hayvan tarafından kullanılabilir bileşiklere dönüşümünde etkin rol almaktadır. Ruminantların rumeninde ruminant olmayanlardan farklı olan mikrobiyel aktivite sayesinde selüloz gibi karbonhidratlar parçalanarak uçucu yağ asitleri (UYA), karbondioksit, metan, amonyak ve mikrobiyal hücreler elde edilir. Rumendeki mikroorganizmalar tarafından üretilen mikrobiyel proteinler ve vitaminler ruminantlar için çok büyük önem taşımaktadır (Dijkstra ve ark., 1998).

Rumende yaklaşık olarak 200'den fazla bakteri türü izole edilmiştir ve en az 20 türün de rumende 10^7 - 10^{10} hücre/ml düzeyinde bulunduğu belirlenmiştir. Rumende hücre/ml'de 10^7 'den fazla bulunan bakteriler baskın bakteriler olarak değerlendirilmektedir (Martin, 1994). Ruminantlar, rumendeki mikroorganizmalar arasındaki simbiyotik ilişki sayesinde selüloz ve ksilandan ibaret olan bitkisel kaynaklardan enerji sağlarlar. Bakteriler ve mantarlar bitkinin hücre duvarını parçalayan enzimleri üretme yeteneğine sahiptirler ve selüloz sindirimine katkıları % 80 kadardır (Zhang ve ark., 2007).

Uygun bir rumen ortamı için 39-41°C sıcaklık, 5.5-7.0 pH gereklidir (Murphy ve ark., 1982). Rumenin nemli ve anaerobik ortamı % 95-99'u anaerobik karakterde olan mikroorganizma populasyonunun yaşayabilmesi ve üreyebilmesi için ideal şartları oluşturmaktadır (Patterson, 1992). Rumendeki mikroorganizma sayısı ve oranı; rasyonun yapısı (kaba/kesif yem oranı), hayvanın türü, uçucu yağ asitlerinin oranı, yemin formu, rumen pH'sı gibi birçok faktöre göre değişiklik göstermektedir (Margarida ve ark., 2007).

Mikrobiyel yapışma, rumende yemlerin sindirilmesi için gerekli olan mikroorganizma populasyonunun gelişmesinde esastır. Rumen mikroorganizmaları yüzeye yapışma ve yüzeye teması girme gibi doğal bir eğilime sahiptirler (Russell ve Rychlik, 2001). Yeni doğan buzağılarda bakterilerin rumen sıvısına tutunması ve sindirim kanalı dokularına kolonize olması doğumdan 38 saat sonra gözlenmeye başlamaktadır (McAllister ve ark., 1994).

Bakteriler, morfolojilerine, boyanma durumlarına, etkiledikleri substrata, ürettikleri son ürünlere göre sınıflandırılmakla beraber; enerji kaynağı olarak kullanılan substrata göre yapılan sınıflandırma daha fazla kullanılmaktadır (Özsan ve ark., 2004). Rumende bulunan bakteriler Tablo 1'de sınıflandırılmıştır.

Selülitik Bakteriler

Kaba yemlerin en önemli bileşeni olan selülozun rumende parçalanması selülitik bakteriler tarafından üretilen enzimler sayesinde olmaktadır. Bakteriyel populasyonun büyük bir bölümü selülozu sindirememektedir. Bu organizmalar, selülitik mikroorganizmalar tarafından üretilen glikoz ve sellobiyozdan faydalanır ve bu bileşiklerden yararlanma düzeyleri yüksek olduğundan selülitik mikroorganizmalara göre bir üstünlük sağlarlar. Geviş getirme sonucu yem partiküllerinin yüzey alanının genişlemesi ortamda bulunan mikroorganizmaların etkinliğini artırmaktadır (Lynd ve ark., 2002).

Anaerobik bakterilerin polisakkaritlere yapışması selüloz sindirimine başlangıcı olarak kabul edilmektedir. Birçok anaerobik bakteride selülaz ve hemiselülazdan ibaret bir multienzim-protein kompleksi olan ve selülozom olarak isimlendirilen yapılar bulunmaktadır (Chesson ve Forsberg, 1997). Bu oluşumlar bakteri hücre duvarına sıkıca bağlanabilen ancak mikrokristalin selüloza da sıkıca bağlanabilen

cak kadar esnek bir yapıya sahip olan stabil enzim kompleksleridir (Schwarz, 2001). Yapılan çalışmalar selülozom benzeri oluşumların genellikle gram (+) selüloolitik bakteri türlerinde bulunduğunu göstermiştir (Rincon ve ark., 2003). *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus*, *Ruminococcus flavefaciens*, *Clostridium longisporum* ve *Eubacterium celluloselvens* (*Cillobacterium cellulosolvens*) gibi bakteriler selüloz sindirimini sağlayan en önemli bakterilerdir (Theodorou ve France, 2006).

Selülotik bakteriler, salgıladıkları *exo-1,4-β-glukanaz*, *endo-1,4-β-glukanaz*, *sellodekstrinaz* *1,4-β-glukozidaz* enzimleriyle selüloz molekülünün yapısını bozarak sellobiyoz veya glikoza kadar yıkımlarlar. *Ruminococcus flavefaciens* süksinik asit üretirken, *Butyrovibrio fibrisolvens* bütirik asit üretmektedir. (Stainer ve ark., 1984). Selüloolitik bakteriler, kaba yem içeren rasyonlarla beslenen hayvanların rumenlerinde fazla miktarda bulunmaktadır. Bu konuda yapılan bir araştırmada (Leedle ve ark., 1982), yüksek düzeyde konsantre yemle besleme ile karşılaştırıldığında, yüksek düzeyde kaba yemle beslemede selüloolitik bakteri konsantrasyonunun 2.25 kat artış gösterdiği ifade edilmiştir.

Selüloolitik bakteriler, yeterli düzeyde amonyak (NH₃) bulunması durumunda hızla çoğalırken; pH'nın 6.0'ın altına düşmesi durumunda selüloolitik bakterilerin çoğalma oranı ve buna bağlı olarak selülolizis oranı düşmektedir. pH'nın 5.6'nın altına düşmesi durumunda ise; hem selüloolitik bakterilerin çoğalması hemde selülolizis durma noktasına geldiğinden kaba yemlerin sindirilme dereceleri düşer (Orskov, 1992)

Tamamen konsantre yemle sınırlı düzeyde beslenen koyunlarda serbest yemlemeye kıyasla selüloolitik bakteri sayısı artarken, % 65 oranında peletlenmiş kaba yemle beslemede toplam bakteri sayısının arttığı belirlenmiştir (Church, 1979). Kaba yeme dayalı rasyondan % 70 düzeyinde mısıra dayalı rasyona geçildiğinde selüloolitik bakterilerin sayısı değişmemektedir. Tamamen yonca ile yemleme

sonucu rumenden izole edilen bakteri türlerinin % 50'sinin ise hala nişastayı sindirebilme kabiliyetinde olduğu bildirilmektedir (McAllister, 2000).

Selüloolitik bakteriler çoklu doymamış yağ asitleri (PUFA) varlığında gelişmemektedir. Bu nedenle rasyonda PUFA kullanılması biyohidrojenasyona sebep olan bakterileri baskılaması açısından faydalı olurken selüloolitik bakteriler üzerine olabilecek olumsuz etkiler göz önüne alınmalıdır (Margarida ve ark., 2007).

Fibrobacter succinogenes

Rumende bulunan en önemli selüloolitik bakterilerden birisidir. Ksılan gibi diğer hücre duvarı komponentlerini de büyük oranda çözme yeteneğine sahiptir (Be'ra -Maillet ve ark., 2004). Kültürlerde yuvarlak ya da oval şeklinde gözlenen *F. succinogenes* yaklaşık 0.8 - 1.6 µm çapında gram (-) bir bakteridir (Stewart ve ark., 1997). Yemdeki antibiyotiklere karşı diğer selüloolitik bakterilerden daha dayanıklıdır (Martin, 1992). Saman ağırlıklı beslenme sonucunda *F. succinogenes* sayısında artma gözlemlendiği bildirilmektedir (Tajima ve ark., 2001).

Ruminococcus flavefaciens

Ruminantlar ile diğer herbivorların ve insanların sindirim kanalında yaşayan gram (+), anaerobik, selülozom içeren, selüloolitik bir bakteridir (Jindou ve ark., 2006). Selüloz üzerinde gelişmeye başladığı zaman sarı pigmente sahip olan bakteri çoğunlukla 0.7-1.6 µm çapında uzun zincirler oluşturur (Stewart ve ark., 1997; Krause ve ark., 1999).

R. flavefaciens rumendeki en aktif fibrolitik bakterilerden birisidir. Selüloz, sellobiyoz ve glikozdan süksinik asit, formik asit, laktik asit ve karbondioksit üretir. Süksinik asidi dekarboksile eden bakteriler tarafından hızlı bir şekilde propiyonik aside dönüştürüldüğü için rumende süksinik asit birikmez (Sawanon ve Kobayashi, 2006).

Ruminococcus albus

Gram (+) anaeroblardan olup selülozom-benzeri kompleks bulunmaktadır. *R. flavefaciens* gibi sarı renkli pigment üretemez ve çoğunlukla diplokok olarak gözlenir (Stewart ve ark., 1997; Krause ve ark., 1999). Selüloz, sellobiyoz ve glikozu fermente edebilirler (Stewart ve ark., 1997). Sürekli kültürler

de yapılan bir çalışmada (Shi ve ark., 1997), inkübasyonun 30 dakikasında *R. flavefaciens*'in selüloz partiküllerine % 70-80, *F.succinogenes* ve *R. albus*'un % 30 ve % 40 oranında yapıştığı, yapışmanın % 70'den fazlasının inkübasyonun ilk dakikalarında gerçekleştiği belirlenmiştir.

Tablo 1. Fiziolojik karakterlerine göre rumen mikrobiyal ekosisteminin bakteriyel çeşitliliği (Kamra, 2005)

Table 1. Bacterial diversity of the rumen microbial ecosystem according to the physiological characters (Kamra, 2005)

Substrat	Bakteriler
Selülotik bakteriler	<i>Fibrobacter succinogenes</i> (<i>Bacteroides succinogenes</i>), <i>Ruminococcus flavefaciens</i> , <i>Ruminococcus albus</i> , <i>Clostridium cellobioparum</i> , <i>Clostridium longisporum</i> , <i>Clostridium lochheadii</i> , <i>Eubacterium cellulosolvens</i> (<i>Cillobacterium cellulosolvens</i>).
Hemiselülotik bakteriler	<i>Butyrivibrio fibrisolvens</i> , <i>Prevotella ruminicola</i> (<i>Bacteroides ruminicola</i>), <i>Eubacterium xylanophilum</i> , <i>E. uniformis</i>
Niştasta yıkımlayanlar	<i>Streptococcus bovis</i> , <i>Ruminobacter amylophilus</i> (<i>Bacteroides amylophilus</i>), <i>Prevotella ruminicola</i> , (<i>Bacteroides ruminicola</i>).
Şeker/dekstrin yıkımlayanlar	<i>Succinivibrio dextrinosolvens</i> , <i>Succinivibrio amylolytica</i> , <i>Selenomonas ruminantium</i> , <i>Lactobacillus acidophilus</i> , <i>L. casei</i> , <i>L. fermentum</i> , <i>L. plantarum</i> , <i>L. brevis</i> , <i>L. helveticus</i> , <i>Bifidobacterium globosum</i> , <i>B. longum</i> , <i>B. thermophilum</i> , <i>B. ruminale</i> , <i>B. ruminantium</i> .
Pektin yıkımlayanlar	<i>Treponema saccharophilum</i> , <i>Lachnospira multiparus</i> .
Protein yıkımlayanlar	<i>Prevotella ruminicola</i> , <i>Ruminobacter amylophilus</i> , <i>Clostridium bifermentans</i> .
Üre yıkımlayanlar	<i>Megasphaera elsdenii</i> .
Asit yıkımlayanlar	<i>Megasphaera elsdenii</i> (<i>Peptostreptococcus elsdenii</i>), <i>Wollinella succinogenes</i> (<i>Vibrio succinogenes</i>), <i>Veillonella gazogenes</i> (<i>Veillonella alcalescens</i> , <i>Micrococcus lactolytica</i>), <i>Oxalobacter formigenes</i> , <i>Desulphovibrio desulphuricans</i> , <i>Desulphatamaculum ruminis</i> , <i>Succiniclasticum ruminis</i> .
Lipolitik bakteriler	<i>Anaerovibrio lipolytica</i> .
Asetojenik bakteriler	<i>Eubacterium limosum</i> , <i>Acetitomaculum ruminis</i> .
Tanen yıkımlayanlar	<i>Streptococcus caprinus</i> , <i>Eubacterium oxidoreducens</i> .
Mimozin yıkımlayanlar	<i>Synergistes jonesii</i> .
Metan üreten bakteriler	<i>Methanobrevibacter ruminantium</i> , <i>Methanobacterium formicum</i> , <i>Methanosarcina barkeri</i> , <i>Methanomicrobium mobile</i> .
Vitamin sentezleyen bakteriler	<i>Flavobacterium vitarumen</i>
Mikoplazmalar	<i>Anaeroplasma bactoclasticum</i> , <i>Anaeroplasma abactoclasticum</i> .

Rumende *R. flavefaciens* ve *F. succinogenes* selüloz sindirimi için rekabet halindedir. Sellobiyoz bakımından zengin besi yerlerinde *R. flavefaciens* daha hızlı olduğu ve tamamen yapışabildiği için *F. succinogenes*'e baskın hale gelmektedir. Ancak diğer selülitik türler tarafından üretilen bileşiklerle inhibe edilemediği, yem partiküllerinin pek çok çeşidine yapışma yeteneğine sahip olduğu ve polisakaritleri enerji rezervi olarak depolama özelliği bulunduğu için mikroflorada en baskın olan tür *F. succinogenes*'tir (Shi ve ark., 1997).

***Eubacterium cellulosolvens* (*Cillobacterium cellulosolvens*)**

Gram (+), anaerobik ve selülitik bir bakteridir. Elektron mikroskop kullanılarak yapılan çalışmalar, *E. cellulosolvens*'in hücre yüzeyinde selülozom benzeri yapıların olduğunu göstermiştir. (Toyoda ve ark., 2001).

Clostridium longisporum

Selülitik bakterilerden olup bitki hücre duvarı bileşenlerini *F. succinogenes*, *R. albus* ve *R. flavefaciens*'den daha iyi veya en az bu bakteriler kadar hidrolize etme yeteneğine sahiptirler. Yapılan bir çalışmada, *C. longisporum*'un yoncanın hücre duvarını *R. albus*, *R. flavefaciens*, *F. succinogenes* ve *B. fibrisolvens* gibi bitki hücre duvarını parçalayan bakterilerden daha fazla hidrolize ettiği tespit edilmiştir (Varel ve ark., 1989). *C. longisporum*'un selüloz partiküllerine yapışması hayatta kalabilmesi için gereklidir. Ancak, *C. Longisporum*'da uygun selülozom yapısının bulunmaması rumendeki düzeyi diğer tüm selülitik bakterilerden fazla olsa bile 24 saatten fazla hayatta kalamamasına neden olmaktadır. Bu nedenle *C. longisporum* rumende sürekli bulunmayan geçici bir bakteridir (Varel ve ark., 1995). Ayrıca *Clostridium lochheadii* ve *Clostridium cellobioparus* (*Clostridium cellobioparum*) da selülitik bakterilerdendir (Kamra, 2005; Sleat ve ark., 1984).

Yapılan bir çalışmada (Varel ve ark., 1989), *C. longisporum*'un yoncanın hücre duvarını *R. albus*, *R. flavefaciens*, *F. succinogenes* ve *B. fibrisolvens* gibi bitki hücre duvarını parçalayan bakterilerden daha fazla hidrolize ettiği tespit edilmiştir. Yonca ve üçgül gibi dikotiledonlu bitkilerin hücre duvarlarındaki yapısal polimerlerin düzeni ve dağılımı çayır otları gibi monokotiledonlu bitkilerinkinden farklı olduğu için bakterilerin bu substratları parçalama yetenekleri değişmektedir.

Hemiselülitik Bakteriler

Hemiselülozun sindirimi ile ilişkili en aktif bakteri türü *Butyrivibrio fibrisolvens* ile selülitik bakterilerden *R. flavefaciens*, *R. albus* ve *F. succinogenes*'tir (Marth ve Steele, 2001).

Yapılan bir çalışmada yüksek düzeyde sindirilebilir lif içeren pancar posası ile yemlemenin selülitik ve hemiselülitik mikroorganizmaların büyümesini teşvik ettiği saptanmıştır (Fluharty ve Dehority, 1995).

Butyrivibrio fibrisolvens

Butyrivibrio fibrisolvens, kuru ota dayalı, kuru ot-tahıl karışımı veya yonca silajıyla beslenen hayvanlardan izole edilmiş en önemli bakterilerden birisi olup, gram (-), bütirik asit üreten, anaerobik, çubuk şekilli bir bakteridir (Forster ve ark., 1997). Ürettikleri selüloz ile hemiselüloz hidrolizinde rol oynarlar (Russell, 1985). Rumende linoleik asit *B. fibrisolvens* tarafından konjuge linoleik aside dönüştürülmektedir (Ivan ve ark., 2001).

Niştayı Sindiren Bakteriler

Ruminant rasyonları yüksek düzeyde niştaya içerdiği zaman toplam mikrobiyel populasyon içerisinde niştayı sindiren (amilolitik) bakterilerin sayısı artmaktadır. Niştanın sindirimi için pH'nın 5.2-6.0 olması gerekmektedir (Murphy ve ark.,1982). Ortamda yeterli düzeyde NH₃ bulunması durumunda amilolitik bakteriler hızlı bir şekilde çoğalırlar.

Amilolitik aktiviteye sahip olduğu bilinen en önemli türler; *Bacteroides amylophilus*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Streptococcus bovis*, *Prevotella ruminicola*, *Eubacterium ruminantium*, *Ruminobacter amylophilus*, *Succinimonas amyolytica* ve *Lactobacillus spp.*'tur (McAllister ve ark., 1994).

Streptococcus bovis

Sığır, koyun, at ve domuzların sindirim kanalının doğal bir bakterisidir. Koyun ve sığırlarda kaba yemle besleme durumunda sayıları düşük olmakta (10^4 - 10^7 /g), kaba yemden konsantre yeme geçildiği zaman sayıları önemli miktarda artmaktadır (10^{11} /g). Gram (+) olan ve ikili yada zincir şeklinde cocci gruplarından oluşan bakteri *laktik asit üreten bakteri* olarak bilinmekte (Ghali ve ark., 2004) ve akut asidozun en önemli etiyolojik faktörü olduğu düşünülmektedir (Nagaraja ve Titgemeyer, 2007). Asidik ortamları tolere etme yeteneğine, hızlı gelişme oranına ve yüksek bir amilaz aktivitesine sahip olması bakterinin önemini artırmaktadır (Ghali ve ark., 2004). *S. bovis* besi sığırlarında yüksek düzeyde tane yemle beslemeye bağlı olarak oluşan timpani vakalarında da etkin rol oynamaktadır. *S. bovis* tarafından üretilen yapışkan özelliğe bir maddenin stabil köpük oluşumuna neden olduğu düşünülmektedir (Nocek 1997).

***Ruminobacter amylophilus* (*Bacteroides amylophilus*)**

Gram (-) anaerobik bir bakteridir. Süksinik asit üreten bakteri önemli proteolitik aktiviteye de sahiptir (Stewart ve ark., 1997).

Lactobacilluslar

Genç ruminantlarda özellikle süt emme döneminde, daha yaşlı hayvanlarda ise konsantre yemle beslenme durumunda yaygın olarak bulunmaktadır. *L. acidophilus*, *L. casei*, *L. fermentum*, *L. plantarum*, *L. brevis*, *L. helveticus* ve *L. salivarius* rumende yaygın olarak izole edilen türlerdir (Stewart ve ark., 1997).

Şekerleri/Dekstrinleri Sindiren Bakteriler

Succinivibrio dextrinosolvens

Gram (-) anaerob bakterilerdendir. Ruminantlar yüksek düzeyde nişasta içeren rasyonla beslendikleri zaman rumende baskın olarak izole edilirler. Rumende *S. dextrinosolvens*'in fazla sayıda bulunması ve çok çeşitli son ürünler (asetik, süksinik, formik ve laktik asit) oluşturması önemli bir bakteri olduğunu göstermektedir (O'Herrin ve Kenealy, 1993).

Bifidobacterium türleri

B. globosum, *B. longum*, *B. thermophilum*, *B. ruminale* ve *B. ruminantium* gibi bakteriler rumen sıvısından izole edilmiştir (Hungate, 1966). Yapılan bir çalışmada danalar nişasta bakımından zengin beslendikleri zaman rumenlerinde *Bifidobacteria* sayısının arttığı belirlenmiştir (Trovatelli ve Matteuzzi, 1976).

Pektinleri Sindiren Bakteriler

Pektinolitik aktiviteye sahip bakteriler arasında *Treponema saccharophilum*, *Prevotella ruminicola*, *Treponema* türü bakteriler ve *Lachnospira multiparus* bulunmaktadır (Hungate, 1966). Pektinler; turunçgil posaları ve meyve endüstrisi artıkları gibi yan ürünlerde çok fazla miktarda bulunurlar. Bu gibi yem maddelerinin fazla miktarda yenmesi sonucu rumende pektinolitik aktiviteye sahip bakterilerin sayısının arttığı belirtilmektedir (Marth ve Steele, 2001).

Spiroketler

Büyük yapılarına ve helezon şekillerine bağlı olarak diğer pek çok mikroorganizmadan morfolojik olarak ayrılan bir bakteri grubudur. Spiroketlerin ekolojik rolleri farklı olup, hem aerobik hem de anaerobik türleri içermektedir. Rumende yoğun olarak buldukları ve ruminantlar tarafından tüketilen bitki materyallerinin parçalanmasına önemli katkılar

sağladıkları düşünülmektedir (Piknova ve ark., 2006). Spiroket sınıfının içerisinde yer alan ve rumen sıvısından izole edilen türleri *Treponema* olarak isimlendirilir. *Treponema saccharophilum* ve *Treponema bryantii* olmak üzere iki türü tespit edilmiştir (Dröge ve ark., 2006).

Rumendeki büyük spiroketler pektin, inülin, sukroz ve L-arabinozu kullanırlar. L-arabinoz treponemalar tarafından fermente edilen tek monosakkarittir. Büyük treponemaların en göze çarpan fizyolojik özelliği pektinolitik aktivitelidir (Hungate, 1966).

Lachnospira multiparus

Pektinleri parçalayan Gram (+) bir bakteridir. Fazla miktarda pektin içeren baklagil kaba yemleri ile beslenen sığırların rumeninde yüksek düzeyde tespit edilmiştir (Stewart ve ark., 1997).

Nitrojenden faydalanan bakteriler

Nişasta, selüloz ve proteinleri hidrolize eden rumen bakterilerinin optimal enzimatik aktivitesi için yüksek konsantrasyonda amonyağa ihtiyaçları vardır. Rumende çok yüksek düzeyde amonyak bulunması ise *Clostridium bifermentans* gibi rumen mikroorganizmalarının proteolitik aktivitesini azaltır. *Butyriovibrio fibrisolvens* ve *Prevotella ruminicola* rumendeki en önemli proteolitik bakterilerdir (Sales ve ark., 2000).

Prevotella ruminicola

Gram (-) bakteri, rumendeki mikrobiyel popülasyonunun baskın üyelerinden birisidir. (Wang ve ark., 2004). Hücre yüzeyinde selüloolitik bakterilerin selülozomuna benzer çıkıntılı yapılar bulunmaktadır (McAllister ve ark., 1994). *Prevotella* türleri, rumen mikroorganizmalarının içinde yüksek dipeptidil peptidaz (DPP) aktivitesi gösteren bakterilerdir. Bu sayede rumen içeriğindeki oligopeptidleri yıkımlama özelliği elde ederler (Wallace ve McKain, 1989).

Prevotella ruminicola'nın çayır otlarındaki hemiselülozu çözme ve parçalama kabiliyetinin çok sınırlı olduğu belirlenmiştir. Yonca ile yapılan denemelerde *F. succinogenes* ve *P. ruminicola*'nın birlikte etkimesi sonucu selüloz sindiriminde artış gözlenmiştir. *R. flavefaciens* ve *P. ruminicola* arasında yonca ile yapılan denemelerde ise bir farklılıkla karşılaşmamıştır (Fondevilla ve Dehority, 1995).

Asitten Faydalanan Bakteriler

Ruminantlar kaba yem ağırlıklı beslenmeden konsantre yemlerin yoğun olduğu yemlerle beslenmeye geçtikleri zaman rumende laktik asit üretimi artmaktadır. Rumende üretilen laktik asit *Megasphaera elsdenii*, *Selenomonas ruminantium* spp. *lactilytica* ve *Veillonella parvula* gibi laktik asidi kullanan bakteriler tarafından fermente edilir (Meignanalakshmi ve MahalingaNainar, 2007).

Yonca kuru otuyla ya da çayır kuru otuyla beslenen koyunların rumeninde proteolitik ve laktatı kullanan mikroorganizmalarda önemli değişimler olduğu ancak selülotik ve amilolitik kullanan organizmalarda farklılıklar görülmediği bildirilmektedir (Church,1979).

***Megasphaera elsdenii* (*Peptostreptococcus elsdenii*)**

Çözünebilir şekerleri ve laktik asiti fermente eden zorunlu, anaerob, gram (-) bir bakteridir (Marounek ve ark., 1989). Genç hayvanların ve yüksek düzeyde tane yemle beslenen hayvanların rumeninde bulunur. Bu nedenle *M. elsdenii*'nin rumendeki laktik asidin % 97'sini fermente eden baskın bir bakteri olduğu düşünülmektedir (Piknova ve ark., 2004). Tane yemle besleme durumunda rumende nişasta kullanım etkinliğini artırdığı ve asidoz insidensini azalttığı için yararlı bir probiyotik organizmadır (Quwerkerk ve ark., 2002). *M. elsdenii*, ATP üretmek için laktik asidi asetik ve bütirik aside metabolize eder (Asanuma ve Hino, 2005).

Selenomonas ruminantium

Hilal şeklindeki görüntüsü ile tanınır (Cheong ve Brooker, 1998). *S. ruminantium*, süksinik asidi dekarboksile edip propiyonik asit üreten bir bakteridir ve rumende yüksek oranda bulunur (Yoshii ve ark., 2003). Selülitik olmayan *S. ruminantium* farklı karbonhidratları fermente etme yeteneğine sahiptir (Sawanon ve Kobayashi, 2006). *S. ruminantium* laktik asit ve gliserol fermente etme yeteneğine göre iki alt gruba ayrılmaktadır. *S. ruminantium* spp. *Lactolytica*, laktik asidi ve gliserolü fermente ederken, *S. ruminantium* 'un laktik asit ve gliserolü fermente etme yeteneği yoktur. Aynı zamanda da *S. ruminantium*'un nişasta, selüloz, hemiselüloz ve pektin gibi polisakkaritleri hidrolize etme yeteneği yoktur ya da çok azdır (Yoshii ve ark., 2003).

S. ruminantium, diğer mikroorganizmalarla interaksiyonu nedeniyle selülozlu ortamda gelişebilir. *Prevotella ruminicola* ile birlikte kombine edildiği zaman selüloz sindiriminin arttığı belirlenmiştir. *S. ruminantium* ve *R. flavefaciens* arasındaki pozitif interaksiyon sadece selüloz sindirimi için değil aynı zamanda da propiyonik asit üretimi için de önemli bir faktördür (Sawanon ve Kobayashi, 2006).

Veillonella parvula

(*Veillonella alcalescens*, *Micrococcus lactolytica*)

Gram (-) olan bu bakteri laktik asidi fermente ederek asetik ve propiyonik asit ile CO₂ ve H₂ üretirler. Rumende çok önemli görevleri yoktur (Nagaraja ve ark., 1997).

Lipolitik Bakteriler

Rumende lipit metabolizması ester bağlarının hidrolizi ve doymamış yağ asitlerinin biyo-hidrojenasyonu olmak üzere iki önemli işlemle gerçekleşir. Rumende trigliseritlerin hidrolizi *Anaerovibrio lipolytica*, fosfolipit ve glikolipitlerin

hidrolizi ise *Butyrivibrio fibrisolvens* tarafından gerçekleştirilmektedir (Hungate, 1966).

Anaerovibrio lipolytica

Rumenden izole edilmiş gram (-), zorunlu anaerobik lipolitik bir bakteridir (Hungate, 1966). *Anaerovibrio lipolytica* kaba yemden konsantre yeme geçildiğinde laktik asit kullanımı ile bakterinin gelişimi desteklediği zaman izole edilmiştir (Stewart ve ark. 1997). *A. lipolytica* rumen ekosisteminde yağların hidrolizi ve laktik asidin kullanımı olmak üzere iki anahtar rol üstlenmiştir (Strömpl ve ark., 1999). *A. lipolytica*'nın ekstraselüler lipaz salgıladığı belirlenmiştir (Baldwin ve Allison, 1983).

Metan Üreten Bakteriler (Metanojenler)

Metanojenik bakteriler H₂ ve CO₂'i metana dönüştürürler (Wolin ve ark., 1997). Metanojenler ruminantların toplam bakteri popülasyonunun %0.5-3'ünü oluşturur ve genellikle yüksek miktarlarda (ıslak dışkının g 'ında 10⁶-10⁸) bulunurlar (Joblin ve ark., 1990). Metanojenler kuvvetli anaerobik şartlarda yaşarlar ve metan üretmek için hidrojenle karbondioksiti indirgeyerek tüm metabolik enerjilerini sağlarlar. Metanojenik bakteriler ile siliyalı protozoalar arasında simbiyotik bir ilişki bulunmaktadır (Ohene-Adjei ve ark., 2007).

Rasyonların nişasta bakımından zengin konsantre yemlerden oluşturulması ile kaba yemlere oranla daha düşük metan üretilmesi sağlanmakta, enerji kaybı ve global kirlilik azaltılabilmektedir (Johnson ve Johnson, 1995; Wright ve ark., 2004).

Kaba yemlerin öğütülmesi ve peletlenmesi metan üretimini belirgin şekilde azaltmaktadır. Öğütülmüş veya peletlenmiş kaba yemlerin tüketimi kısıtlanması metan üzerine olumlu bir etki göstermemekte ancak tüketimin her birim artmasıyla metan kaybı % 20-40 azalmaktadır. Düşük kaliteli kaba yemlerin amonyakla muamele edilmesi veya protein ilave edilmesiyle sindirilebilirlikteki artışa orantılı olarak metan kaybı artmaktadır. Olgun kaba yemlerde genç kaba yemlere, kabaca parçalanmış

kaba yemlerde ince öğütülmüş kaba yemlere ve kuru otta silaja oranla daha fazla metan üretilmektedir (Wright ve ark. 2004).

Metanojenler, arkealar altında sınıflandırılır ve *Methanobacteriales*, *Methanosarcinales*, *Methanococcales*, *Methanomicrobiales* ve *Methanopyrales* olarak 5 önemli sınıfa ayrılır. *Methanobacteriales*'ler rumende baskın durumdadır. *Methanobrevibacter ruminantium*, *Methanomicrobium mobile* ve *Methanosarcina* türü metanojenler koyun ve sığır rumeninde izole edilen rumen mikrobiyel ekosistemdeki en önemli metanojenlerdir (Yanagita ve ark., 2000).

Methanobrevibacter ruminantium

En fazla bulunan metanojenlerden olup sadece rumende yaşama ortamı bulurlar. Besin maddesi ihtiyaçlarını çevreden karşılayamadıkları için çevreye bıraktıkları anda gelişmeleri engellenir (Joblin ve ark., 1990).

Methanosarcina barkeri

Oksijene duyarlı anaerobik bir metanojendir. Sadece CO₂'i kullanan diğer metanojenlerin aksine H₂, metanol, metilamin ve asetik asit gibi çeşitli karbon kaynaklarını fermente edebilmektedir. Çok çeşitli enerji kaynaklarından yararlanabildiği için diğer metanojenlerden farklı olarak çevreye daha iyi uyum sağlayabilmektedir (Tanner ve Wolfe, 1988).

Methanomicrobium mobile

Rumen ekosistemindeki en önemli metanojen olarak 1968'de tanımlanmıştır. Rumen sıvısında bulunan ve mobile faktör olarak tanımlanan ısıya dayanıklı büyüme faktörüne ihtiyaç duymasından ve diğer metanojenlerle karşılaştırıldığında büyümesinin az olmasından dolayı en zor kültürü yapılan metanojenlerden birisidir (Tanner ve Wolfe, 1988). Yapılan bir çalışmada, rumendeki toplam metanojenlerin rumen mikroorganizmalarının % 3.6'sını oluşturduğu ve bunun da yaklaşık % 54'ünün

M. mobile olduğu belirlenmiştir (Yanagita ve ark. 2000).

Asetojenik Bakteriler

Rumende selülitik mikroorganizmalar tarafından bitki hücre duvarının parçalanması sonucu açığa çıkan hidrojen metanojenler tarafından hızla kullanılır. Bunun yanı sıra hidrojen kullanan asetojenik bakteriler de asetik asit üretmek için hidrojeni kullanmaktadırlar. Asetojenik bakterilerin hidrojen kullanımı için metanojenlerle rekabete girebilecek ve enerji kaybını önleyecek yararlı alternatif bakteriler oldukları düşünülmektedir (Chaucheyras ve ark., 1995). Asetojenik bakteriler, 2 mol CO₂'i hidrojenin oksidasyonu ile asetik aside indirgemektedirler. Bu şekilde metan atılımı azaltılmakta dolayısıyla ruminantların enerji etkinliği artmaktadır (Le Van ve ark., 1998). *Asetitomaculum ruminis* ve *Eubacterium limosum* gibi bakteriler asetojenik bakterilerdendir.

SONUÇ

Ruminantlar ile tek mideli herbivorlar arasındaki en önemli sindirim sistemi farklılığı rumen ve rumende bulunan anaerobik mikroorganizma popülasyonudur. Rumendeki mikroorganizmalar ile hayvanlar arasındaki simbiyotik ilişkileri bilmek hayvan beslemenin temelini oluşturmaktadır. Rumen mikroorganizmaları, rumende gelişim için uygun bir ortam bulurken hayvanın ihtiyaç duyduğu besin maddelerini (B kompleksi vitaminleri ve tüm esansiyel aminoasitleri) sağlarlar. Bu derleme ile rumen bakterileri ve rumen ekosistemdeki rolleri hakkında bilgi verilerek ruminantların rumen mikroorganizma çeşitliliği aydınlatılmıştır.

KAYNAKLAR

Asanuma N., Hino T., 2005. Ability to utilize lactate and related enzymes of a ruminal bacterium,

- Selenomonas ruminantium. J. Anim. Sci., 76, 345–352.
- Baldwin RL., Allison MJ., 1983. Rumen metabolism. J Anim Sci, 57, 461–477.
- Be'ra-Maillet C., Ribot Y., Forano E., 2004. Fiber-degrading systems of different strains of the genus fibrobacter. Appl. Environ. Microbiol., 2172–2179.
- Chaucheyras F., Fonty G., Bertin G., Gouet P., 1995. In vitro H₂ utilization by a ruminal acetogenic bacterium cultivated alone or in association with an archaea methanogen is stimulated by a probiotic strain of saccharomyces cerevisiae. Appl. Environ. Microbiol., 61, 3466–3467.
- Cheong JPE., Brooker JD., 1998. Lysogenic bacteriophage M1 from Selenomonas ruminantium: isolation, characterization and DNA sequence analysis of the integration site. Microbiol, 144, 2195–2202.
- Chesson A., Forsberg W., 1997. Polysaccharide degradation by rumen microorganisms. In: Hobson PN, Stewart CS. Editors. The Rumen Microbial Ecosystem. Second Edition. London, Blackie Academic & Professional, 329–381.
- Church DC., 1979. Digestive physiology and nutrition of ruminants. Vol. 2, Nutrition, O & B Book Inc, Corvallis, Oregon.
- Coccoid Spirochete from the hindgut of the termite Neotermes castaneus. Appl. Environ. Microbiol., 72, 392–397.
- Dijkstra J., France J., Davies DR., 1998. Different mathematical approaches to estimating microbial protein supply in ruminants. J. Dairy. Sci., 81, 3370–3384.
- Dröge S., Fröhlich R., Radek R., König H., 2006. Spirochaeta coccoides sp. nov., a Novel cattle fed forage diets on diet digestibility and ruminal microorganisms. Special Circular-Ohio Agricultural Research and Development Center Issue: No.156, The Ohio State University, Columbus, Ohio, USA. pp. 51-55. http://ohioline.osu.edu/sc156/sc156_10.html. (Erişim: 14.12.2010).
- Fondevilla M., Dehority BA., 1995. Interactions between *Fibrobacter succinogenes*, *Prevotella ruminicola*, and *Ruminococcus flavefaciens* in the digestion of cellulose from forages. J. Anim. Sci., 74, 678–684.
- Forster RJ., Gong J., Teather RM., 1997. Group-specific 16S rRNA hybridization probes for determinative and community structure studies of *Butyrivibrio fibrisolvens* in the rumen. Appl. Environ. Microbiol., 63, 1256–1260.
- Ghali MB., Scott PT., Al Jassim RAM., 2004. Characterization of *Streptococcus bovis* from the rumen of the dromedary camel and Rusa deer. Letters in Appl. Microbiol., 39, 341–346.
- Hungate RE., 1966. The Rumen and its Microbes. Second Edition. New York: Academic Press, 24, 533.
- Ivan M., Mir PS., Koenig KM., Rode LM., Neill L., Entz T., Mir Z., 2001. Effects of dietary sunflower seed oil on rumen protozoa population and tissue concentration of conjugated linoleic acid in sheep. Small Ruminant Research, 41, 215–227.
- Jindou S., Borovok I., Rincon MT., Flint HJ., Antonopoulos DA., Berg ME., White BA., Bayer EA., Lamed R., 2006. Conservation and divergence in cellulosome architecture between two strains of *Ruminococcus flavefaciens*. J. Bacteriol., 118, 7971–7976.
- Joblin KN., Naylor GE., Williams AG., 1990. The effect of *Methanobrevibacter smithii* on the

- xylanolytic activity of anaerobic rumen fungi. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56, 2287–2295.
- Johnson KA., Johnson DE., 1995. Methane emissions from cattle. *J. Anim. Sci.*, 73, 2483–2492.
- Kamra DN., 2005. Rumen microbial ecosystem. *Current Science*, 89: 124–135.
- Klieve AV., Yokoyama MT., Forster RJ., Ouwerkerk D., Bain PA., Mawhinney EL., 2005. Naturally occurring DNA transfer system associated with membrane vesicles in cellulolytic *Ruminococcus* spp. of ruminal origin. *Appl Environ Microbiol*, 71, 4248–4253.
- Krause DO., Dalrymple BP., Smith WJ., Mackie RI., McSweeney CS., 1999. 16S rDNA sequencing of *Ruminococcus albus* and *Ruminococcus flavefaciens*: design of a signature probe and its application in adult sheep. *Microbiol*, 145, 1797–1807.
- Leedle JA., Bryant MP., Hespell RB., 1982. Diurnal variations in bacterial numbers and fluid parameters in ruminal contents of animals fed low or high forage diets. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44, 402–412.
- Le Van TD., Robinson JA., Ralph J., Greening RC., Smolenski WJ., Leedle JAZ., Schaefer DM., 1998. Assessment of reductive acetogenesis with indigenous ruminal bacterium populations and *Acetitomaculum ruminis*. *Appl. Environ Microbiol*, 64, 3429–3436.
- Lynd LR., Weimer PJ., Van Zyl WH., Pretorius IS., 2002. Microbial cellulose utilization. *Fundamentals and Biotechnology. Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 66, 506–577.
- Margarida RGM., Chaudhary LC., Figueres L., Wallace RJ., 2007. Metabolism of polyunsaturated fatty acids and their toxicity to the microflora of the rumen. *Antonie van Leeuwenhoek*, 91, 303–314.
- Marounek M., Fliegrova K., Bartos S., 1989. Metabolism and some characteristics of ruminal strains of *Megasphaera elsdenii*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 55, 1570–1573.
- Marth EH., Steele JL., 2001. *Applied Dairy Microbiology*. Second edition. Marcel Dekker. Inc. New York, 1–59.
- Martin SA., 1992. Effects of extracellular pH and phenolic monomers on glucose uptake by *Fibrobacter succinogenes* S85. *Lett. Appl. Microbiol.*, 15, 1, 26–28.
- Martin SA., 1994. Nutrient transport by ruminal bacteria: A Review. *J. Anim. Sci.*, 72, 3019–3031.
- McAllister TA., Bae HD., Jones GA., Cheng KJ., 1994. Microbial attachment and feed digestion in the rumen. *J. Anim. Sci.*, 72, 3004–3018.
- McAllister T., 2000. Learning more about rumen bugs: genetics and environmental factors affecting rumen bugs. *Southern Alberta Beef Review*, 2, 2921–2927.
- Meignanalakshmi S., MahalingaNainar A., 2007. Isolation and characterisation of *Megasphaera elsdenii* from bovine rumen. *Tamilnadu J. Vet. Anim. Sci.*, 3, 150–155.
- Murphy MR., Baldwin RL., Koomg LJ., 1982. Estimation of stoichiometric parameters for rumen fermentation of roughage and concentrate. *J. Anim. Sci.*, 55, 411–421.
- Nagaraja TG., Newbold CJ., Van Nevel CJ., Demeyer DI., 1997. Manipulation of ruminal fermentation. In: Hobson PN, Stewart CS. Editors. *The Rumen Microbial Ecosystem*. Second Edition. London, Blackie Academic & Professional, 523–632.
- Nagaraja TG., Titgemeyer EC., 2007. Ruminal acidosis in beef cattle: The current microbiological and nutritional Outlook. *J. Dairy Sci.*, 90, E17- E18.

- Nocek JE., 1997. Bovine acidosis: Implications on laminitis. *J. Dairy. Sci.*, 80,1005–1028.
- Ohene-Adjei S., Teather RM., Ivan M., Forster RJ., 2007. Postinoculation protozoan establishment and association patterns of methanogenic archaea in the ovine rumen. *Appl. Environ. Microbiol.*, 73, 4609–4618.
- O'Herrin SM., Kenealy WR., 1993. Glucose and carbon dioxide metabolism by *Succinivibrio dextrinosolvens*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 59, 748-755.
- Orskov ER., 1992. Protein Nutrition in Ruminants. 2nd Edition. Academic Press. London and New York, 175-188.
- Özsan E., Aydın R., Ekinci MS., 2004. Rumen mikroorganizmaları ve fonksiyonları. 4. Ulusal Zootekni Bilim Kongresi, 01.09.2004. http://4uzbk.sdu.edu.tr/4UZBK/POSTER/HBP/4UZBKP_047.pdf, 2004.
- Patterson JA., 1992. Rumen Microbiology. Editor-in-Chief Lederberg, J. *Encyclopedia of Microbiology*. Academic press. Inc. Harcourt Brace Jovanovich Publishers. New York, 3, 623-542.
- Piknova M., Filova M., Javorsky P., Pristas P., 2004. Different restriction and modification phenotypes in ruminal lactate-utilizing bacteria. *FEMS Microbiol. Let.*, 236, 91–95.
- Piknova M., Javorsky P., Guczynska W., Kasperowicz A., Michalowski T., Pristas P., 2006. New species of rumen Treponemes. *Folia Microbiol.*, 51 (4): 303-305.
- Quwerkerk D., Klieve AV., Forster RJ., 2002. Enumeration of *Megasphaera elsdenii* in rumen contents by real-time taq nuclease assay. *J. Appl. Microbiol.*, 92, 753–758.
- Rincon MT., Ding SY., McCrae SI., Martin JC., Aurilia V., Lamed R., Shoham Y., Bayer EA., Flint HJ., 2003. Novel organization and divergent dockerin specificities in the cellulosome system of *Ruminococcus flavefaciens*. *J Bacteriol*, 185 (3): 703–713.
- Russell JB., 1985. Fermentation of cellodextrins by cellulolytic and noncellulolytic rumen bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 49, 572-576.
- Russell JB., Rychlik JL., 2001. Factors that alter rumen microbial ecology. *Sci*, 292, 1119 – 1122.
- Sales M., Lucas F., Blanchart G., 2000. Effects of ammonia and amino acids on the growth and proteolytic activity of three species of rumen bacteria: *Prevotella albensis*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, and *Streptococcus bovis*. *Curr. Microbiol.*, 40, 380–386.
- Sawanon S., Kobayashi Y., 2006. Synergistic fibrolysis in the rumen by cellulolytic *Ruminococcus flavefaciens* and non-cellulolytic *Selenomonas ruminantium*: Evidence in defined cultures. *J. Anim. Sci.*, 77, 208–214.
- Schwarz WH., 2001. The cellulosome and cellulose degradation by anaerobic bacteria. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 56, 634–649.
- Shi Y., Odt CL., Weimer PJ., 1997. Competition for cellulose among three predominant ruminal cellulolytic bacteria under substrate-excess and substrate-limited conditions. *Appl. Environ. Microbiol.*, 63. 734–742.
- Sleat R., Mah RA., and Robinson R., 1984. Isolation and characterization of an anaerobic, cellulolytic bacterium, *Clostridium cellulovorans* sp. nov. *Appl. Environ. Microbiol.*, 48, 88-93.
- Stainer RY., Adelberg E., Ingraham, J., 1984. *General Microbiol*, 778-781.
- Stewart CS., Flint HJ., Bryant MP., 1997. The rumen bacteria. In: Hobson PN, Stewart CS. Editors. *The Rumen Microbial Ecosystem*. Second

- Edition. London, Blackie Academic & Professional, 10–55.
- Strömpl C., Tindall BJ., Jarvis GN., Lünsdorf H., Moore ERB., Hippe H., 1999. A re-evaluation of the taxonomy of the genus *Anaerovibrio*, with the reclassification of *Anaerovibrio glycerini* as *Anaerosinus glycerini* gen. nov., comb. nov., and *Anaerovibrio burkinabensis* as *Anaeroarcus burkinensis* [corrig.] gen. nov., comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 49, 1861–1872.
- Tajima K., Aminov RI., Nagamine T., Matsui H., Nakamura M., Benno Y., 2001. Diet-dependent shifts in the bacterial population of the rumen revealed with real-time PCR. *Appl. Environ. Microbiol.*, 67, 2766–2774.
- Tanner RS., Wolfe RS., 1988. Nutritional requirements of *Methanomicrobium mobile*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 54, 625–628.
- Theodorou MK., France J., 2006. Rumen microorganisms and their interactions. In: Dijkstra J, Forbes JM, France J. Ed: *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. Second Edition. CABI Publishing, 207–228.
- Trovatelli LD., Matteuzzi D., 1976. Presence of bifidobacteria in the rumen of calves fed different rations. *Appl. Environ. Microbiol.*, 32, 470–473.
- Toyoda A., Yoda K., Nakamura Y., Minato H., 2001. Presence of several cellulose-binding proteins in culture supernatant and cell lysate of *Eubacterium cellulosolvens*. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 47, 321–328.
- Varel VH., Richardson AJ., Stewart CS., 1989. Degradation of barley straw, ryegrass, and alfalfa cell walls by *Clostridium longisporum* and *Ruminococcus albus*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 55, 3080–3084.
- Varel VH., Yen JT., Kreikemeier KK., 1995. Addition of cellulolytic Clostridia to the bovine rumen and pig intestinal tract. *Appl. Environ. Microbiol.*, 61, 1116–1119.
- Wallace RJ., McKain N., 1989. Analysis of peptide metabolism by ruminal microorganisms. *Appl. Environ. Microbiol.*, 55, 2372–2376.
- Wang H., McKain N., Walker ND., Wallace RJ., 2004. Influence of dipeptidyl peptidase inhibitors on growth, peptidase activity, and ammonia production by ruminal microorganisms. *Curr. Microbiol.*, 49, 115–122.
- Wolin MJ., Miller TL., Stewart CS., 1997. Microbe-microbe interactions. In: Hobson PN, Stewart CS. Editors. *The Rumen Microbial Ecosystem*. Second Edition. London, Blackie Academic & Professional, 467–491.
- Wright AG., Williams AJ., Winder B., Christophersen CT., Rodgers SL., Smith KD., 2004. Molecular Diversity of rumen methanogens from sheep in Western Australia. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70, 1263–1270.
- Yanagita K., Kamagata G., Kawaharasaki M., Suzuki T., Nakamura Y., Minato H., 2000. Phylogenetic analysis of methanogens in sheep rumen ecosystem and detection of *Methanomicrobium mobile* by fluorescence in situ hybridization. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 64, 1737–1742.
- Yoshii T., Asanuma N., Hino T., 2003. Number of nitrate- and nitrite-reducing *Selenomonas ruminantium* in the rumen, and possible factors affecting its growth. *J. Anim. Sci.*, 74, 483–491.
- Zhang Y., Gao W., Meng Q., 2007. Fermentation of plant cell walls by ruminal bacteria, protozoa and fungi and their interaction with fibre particle size. *Arch. Anim. Nutr.*, 61, 114 – 125.