



A KLÍMAVÁLTOZÁS ÁLLAT- TENYÉSZTÉSI VONATKOZÁSAI XIV.

SZÉNHIDRÁTOK ÉS BENDŐBELI LEBOMLÁSUK

**Szakértő
munkatársunk írása**
Állattenyésztési
Teljesítményvizsgáló Kft.

A tehenek által felvett takarmányt a bendőben élő mikroorganizmusok fermentálják, hogy ezáltal energiát és tápanyagokat nyerjenek életfunkcióikhoz. A takarmányok poliszacharid makromolekulái, valamint oligo- és diszacharidjai a lebontás során előbb kisebb alkotórészekké, majd végül egyszerű cukrokká (monoszacharidokká) hidrolizálódnak, mely komplex folyamatban számos enzim vesz részt. **Fontos hangsúlyozni, hogy a hidrolízis során nem keletkezik (a metanogenezishez is szükséges) hidrogén, és így metán (CH₄) sem.** Hidrogén a monoszacharidok piruváttá, majd illó zsírsavakká (ecetsavvá és vajsavvá) történő fermentációjakor képződik, melyet azután egyéb mikroorganizmusok mellett a bendő metanogén mikrobái (archeák) használnak fel. Az utóbbiak széndioxid redukálásával CH₄-t állítanak elő. (Lásd erről a cikksorozatunk XIII. részét.) Ez a metanogenezisnek nevezett folyamat az állatok számára energia- és anyagvesztéget jelent, a keletkezett CH₄ pedig, mint üvegházhatású gáz, a légkörbe kerül.

A takarmányok szénhidrát-összetételének változossága a bendőben zajló fermentációt, a passzázst, a bendő pH-értékét és pufferkapacitását, valamint

a keletkezett (a szarvasmarha energiaigényének 60-80%-át fedező) főbb illó zsírsavak (ecetsav, vajsav, propionsav) mennyiségét és egymáshoz viszonyított arányát egyaránt befolyásolja. Ennek következtében – a bendőkörnyezet és az ott élő mikrobiális közösség fajösszetétele mellett – az állatok által felvett szénhidrátok típusa és mennyisége is hat a CH₄ termelődésére, ami fontos szempont lehet a CH₄-kibocsátás mérséklésére irányuló stratégiák kidolgozásakor. Jelen írás ezért a takarmánynövényekben található főbb szénhidrátok jellemzőit mutatja be.

A növényi szénhidrátok a sejtfalanyagként szolgáló, ún. szerkezeti (strukturális) szénhidrátokra és a sejtállományban levő (nem strukturális) szénhidrátokra oszthatók fel. Az előbbi csoportba a cellulóz, a hemicellulóz, a pektinanyagok, a β-glükánok és a galaktánok sorolhatók, míg az utóbbiba a keményítő, a cukrok és a fruktánok. (Lásd az 1. ábrát.) A glükózmolekulákból felépülő, elágazásmentes láncú β-glükánok, valamint a galaktózmolekulákból álló galaktánok a növényi sejtfalak szerkezetének kialakításában, a sejtek szilárdságának és rugalmas-



ságának megteremtésében játszanak szerepet. A változatos szerkezetű fruktánokat fruktózegységek alkotják, a fruktánlánc végén vagy közben pedig egy glükózmolekula van. Ezek a főleg a mérsékelt övi fűfélék sejtállományában található poliszacharidok a növények abiotikus stresszhatásokkal (például a hideggel, a faggal vagy a kiszáradással) szembeni tűrőképességét fokozzák. Bendőbéli fermentációjuk tekintetében leginkább a keményítőhöz hasonlítanak, lebontásuk során tejsav keletkezhet. A takarmányok minőségének alakulásában játszott viszonylag kis szerepük miatt a fruktánokat a β -glükánokkal és a galaktánokkal együtt az elemzések rendszerint figyelmen kívül hagyják, ezért jelen írásban mi sem foglalkozunk velük részletesen.

A takarmánynövények sejtfalának jelentős részét képező neutrális detergens rost (NDF [neutral

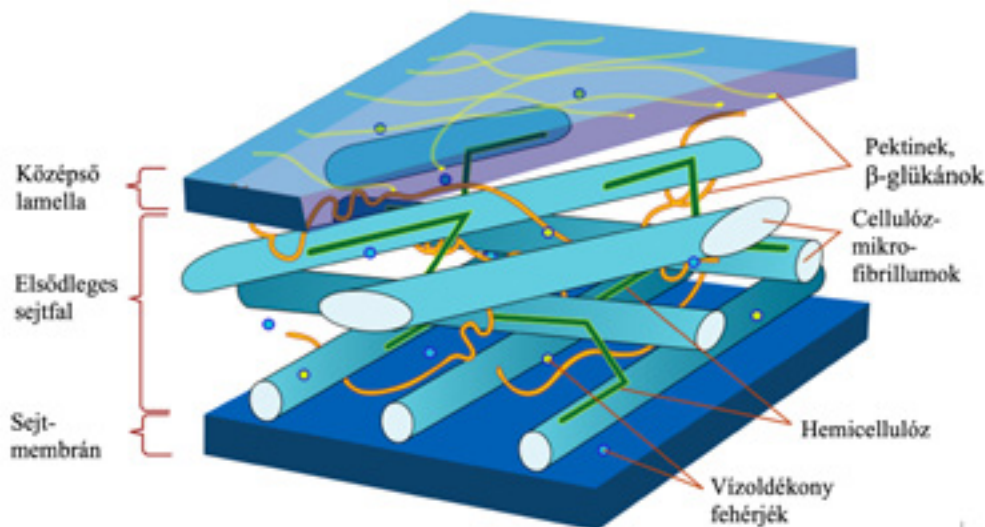
detergent fibre]) – tehát az a rostfrakció, amely a növényi sejtek neutrális detergens oldattal történő kezelése és az oldható sejtartalom eltávolítása után visszamarad – főként cellulózt, hemicellulózt és lignint tartalmaz, így a kémiai összetétel, az emészthetőség és a CH_4 -termelési potenciál tekintetében heterogénnek tekinthető. A cellulóz és a hemicellulóz strukturális poliszacharidok, melyek lebomlásakor egyszerűbb cukrok képződnek, míg a nem poliszacharid lignin egy fenil-propén-származék alegységekből felépülő, gyakorlatilag emészthetetlen inkusztáló anyag. Ez utóbbi a sejtfalakban „töltőanyagként” szolgál, biztosítva azok szilárdságát, nagyobb arányú előfordulása pedig csökkenti a cellulóz, a hemicellulóz és a sejtek közötti állományban (az ún. középső lamellában) található pektinek emészthetőségét, rontva ezáltal a takarmányok hasznosulását. (Lásd a 2. ábrát.)

1. ábra A strukturális és a nem-strukturális növényi szénhidrátok



Megjegyzés: Ugyan a szerves savak nem szénhidrátok, a takarmánykomponensek leírása céljából gyakran azok között tüntetik fel őket. A cukrok, a keményítő és a neutrális detergensben oldható rostok elősegítik a mikrobák növekedését. A lignin, bár az NDF- (neutrális detergens rost) és az ADF- (acid-detergent fibre, savdetergens rost) frakciók részét képezi, nem tartozik a szénhidrátokhoz, ezért az ábrán sem szerepel. Forrás: Hall (2000).

2. ábra A növényi sejtfa felépítése



Megjegyzés: A középső lamella a sejtfa szomszédos növényi sejtekhez való rögzítésében játszik szerepet. Forrás: Villareal (2007).



Az NDF bendőbeli fermentációjának sebességét és hatékonyságát több tényező is befolyásolja, többek között a takarmánynövény faja, fajtája és fenofázisa, a fermentálható szerves anyagok mennyisége és egyensúlya, az NDF összetétele (hemicellulóz- és cellulóz- vs. lignintartalom), fizikai formája (aprítottságának mértéke), a bendő mikrobiális populációjának mérete, fajösszetétele, energia- és nitrogénellátottsága (a bontható fehérjék mennyisége), a tehének egészségi állapota, laktációs stádiuma stb.

A több ezer glükózegységből felépülő **cellulóz** egy lineáris polimer, amely a takarmányok nyersrost-tartalmának kb. 50%-át teszi ki (Orosz, 2021). Hosszú láncának nehezen hozzáférhető és bontható glikozidos kötéseit a cellulolitikus (rostbontó) mikroorganizmusok lassan, két lépésben, elsősorban az „ecetsavútvonalon” keresztül fermentálják (akár 3:1-nél magasabb ecetsav-propionsav arányt eredményezve), de maguk a tehének nem képesek közvetlenül megemészteni. A bendőben zajló cellulózfermentáció első lépése (hasonlóan a hemicellulózéhoz) extracellulárisan, azaz a mikrobasejteken kívül megy végbe: először a mikroorganizmusok tevékenységének hatására szabaddá válnak a bendőfolyadék által körbevett rostfelületeken az óriás szénhidrát-molekulák, melyek azután a mikrobák által termelt, extracelluláris enzimek segítségével glükózra (hemicellulóz esetén különféle pentózokra és hexózokra) bomlanak. A második lépés ezzel szemben már a mikrobasejteken, intracellulárisan játszódik le: a monoszacharidokat a mikrobák bekebelezik, és tovább bontják, mialatt illó zsírsavak, nagyrészt ecetsav képződik. A cellulóz fermentációja több napig is eltarthat, emészthetősége pedig – az NDF-nél leírt tényezőktől, továbbá a cellulóz kémiai és fizikai struktúrájától függően – rendszerint 30 és 70% között változhat. E folyamat más szénhidrátok lebontásához képest tehát hosszabb időt vesz igénybe, és az ezalatt keletkező, viszonylag nagy mennyiségű ecetsav előnyösen befolyásolja a tejhozam alakulását és a tejsírképződést, illetve hidrogént és széndioxidot biztosít a metanogenezishez. A túlzott rostbevitel ugyanakkor az állatok teltségérzete miatt csökkenő étvágyhoz és takarmányfelvételhez, emésztési problémákhoz, tápanyag-felszívódási zavarokhoz, valamint az előbbieket követve kialakuló energiahányhoz vezethet, ami kedvezőtlen hatást gyakorol az állatok egészségi állapotára és termelékenységére, továbbá a tejsír- és a tejfehérje-tartalom alakulására.

A jellemzően a fiatalabb növények sejtfalában található **hemicellulóz** a nyersrost közel 10–30%-át alkotja (Orosz, 2021). Ez egy amorf, elágazásos szerkezetű heteropolimer, amely öt és hat szénatomot tartalmazó cukrokból, tehát pentózokból (xilózból és arabinózból), illetve hexózokból (glükózból, galaktózból és mannózból) épül fel. A ligninhez erős, elsőrendű kémiai (kovalens) kötésekkel, a cellulózhoz viszont ezeknél gyengébb, másodrendű (hidrogénhid-) kötésekkel kapcsolódik. Szerkezete a cellulóznál kevésbé szilárd, ezért könnyebben és gyorsabban emészthető, lebontása pedig teljesebb annál (kb. 60–80%-os), ami előnyös hatással van a tehének szárazanyag-felvételére. A hemicellulóz fermentációjában a hemicellulózbontó baktériumokon kívül a cellulózbontó baktériumok egy része, a gombák és néhány protozoonfaj is részt vesz. Az itt említett erjedési jellemzők eredményeként a hemicellulóz emésztésekor a cellulózához képest gyorsabban zajlik a hidrogén- és a szén-dioxid-termelés, mely gázokat azután a metanogén mikrobák CH_4 -ná alakítják. Arról azonban megoszlanak a szakirodalmi vélemények, hogy egységnyi fermentált anyagra vetítve vajon a cellulóz hosszabb ideig tartó vagy a hemicellulóz gyorsabb és teljesebb erjedésekor keletkezik-e több CH_4 .



A takarmánynövények sejtjeinek falában pektin is található; ez elsősorban a növényi sejtek közötti anyagot alkotja, illetve segít összekötni a sejtfalakat. A pektin hosszú láncú, nagy molekulású, változatos kémiai összetételű és struktúrájú, vízben oldódó anyag, amelyhez egyéb vegyületek is kötődhetnek, ezért alapvetően egy galakturonsav-származékokat tartalmazó poliszacharid-családnak tekinthető. Fermentációja során a pektinbontó baktériumok és a protozoonok elsősorban ecetsavat, melléktermékként pedig metanolt állítanak elő. Az utóbbi vegyület nem halmozódik fel a bendőfolyadékban, mivel a metanogén és az ún. acidogén (ecetsavat és vajsavat termelő) mikrobák hasznosítják.



A **keményítő**, mint növényi tartaléktápanyag, kulcsszerepet tölt be a bendőmikrobák szaporodásában és a tehének, különösen a nagy tejtermelő-képességű egyedek energiaellátásában. A gabonafélék fontos keményítőforrások, lévén, hogy e tartalékanyag a szárazanyag-tartalmuk kb. 60-70%-át adja. A keményítő egy összetett szénhidrát, amelynek mintegy 70%-át az elágazó glükózláncú amilopektin teszi ki, a másik fő komponense pedig a több ezer glükózegységből felépülő, lineáris láncú amilóz. Az előbbi vízben oldódik, az utóbbi viszont nem oldódik fel teljesen, csak részben hidrolizálódik. A polimerláncokat a mikrobák által termelt α -amiláz enzim a gabonaszemcsékbe (az azok felületén levő repedéseken keresztül) bejutva képes lebontani, így a keményítő végső soron könnyen és gyorsan fermentálódik. Az erjedés sebességét és mértékét több tényező, például a gabonaszemcsék mérete, a keményítő polimer alkotórészeinek (az amilóz és az amilopektin) aránya, a takarmány fizikai-kémiai feldolgozottsága stb. befolyásolja, de óránként kb. 4-30%-nak vehető (Bell, 2000). Az árpa, búza és rozs keményítője a bendőben szinte teljes mértékben fermentálódik, míg a kukorica keményítőjének mintegy 15-20%-a, a cirokénak pedig 25-30%-a elkerüli a bendőemésztést (Bárdos-Húsvéth-Kovács, 2007). Ezáltal kukorica etetésekor a bendőfolyadék pH-értéke ritkábban süllyed 6 alá (amely már kívül esik a cellulolitikus, azaz a rostbontó mikroorganizmusok számára optimális tartományon), így a nyersrost lebomlása kevésbé csökken, és a bendőacidózis kialakulásának kockázata is alacsonyabb, mint például búza esetén.



A takarmányadag abrakhányadának (a keményítő mennyiségének) számottevő növekedésekor, tehát a rosthányad csökkenésekor, az ecetsavtermelés mérséklődik, a propionsavé viszont erősödik, ami a tej- és tejszírtermeléshez ideálisnak tekintett 3:1-nél szűkebb (2:1) ecetsav-propionsav arányt eredményez. Ennek

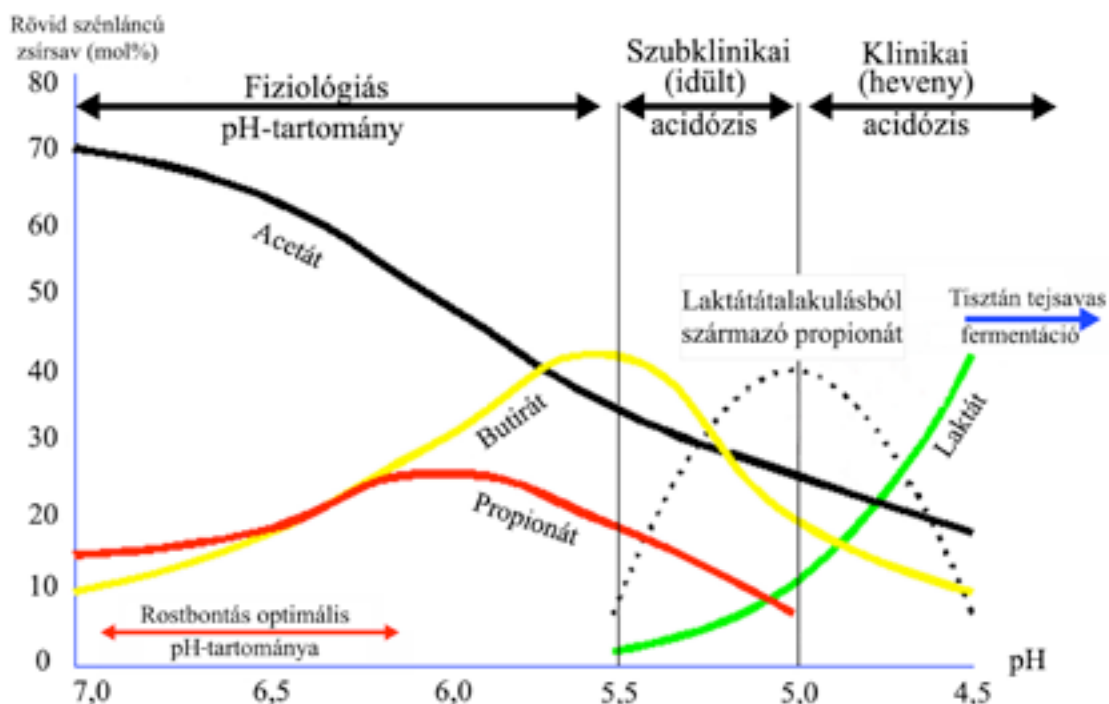
következtében csökkenhet a tejhozam és a tejsírtermelés, csakúgy, mint a CH_4 -képződés mértéke. Fontos azonban megjegyezni, hogy e változások az állatok egészségi állapotától, a takarmány minőségétől és egyéb táplálkozási tényezőktől is függenek. A propionsav jelentős szerepet játszik a tejfehérje-szintézishez szükséges glükóz előállításában, így annak fokozott képződése – a bendőmikrobák számára rendelkezésre álló nitrogénforrásoktól és a mikrobiális fehérjeszintézistől függően – növelheti a tejfehérje mennyiségét. A különböző abrakféleségek fermentációjakor a vajsavképződés is erősödhet, amit olyan tényezők befolyásolnak, mint a takarmánykiosztás gyakorisága, a kiadott abrak mennyisége, szemcsemérete, feldolgozottsága stb. Bizonyos esetekben, főként nemrost-jellegű szénhidrátokban (non-fibre carbohydrate, NFC), például finomra őrölt vagy nagy nedvességtartalmú gabonafélékben gazdagabb, ám strukturális rostban szegényebb takarmányadagok etetésekor (tehát, amikor a strukturális rost aránya a nyersroston belül < 60%, és a fizikailag hatékony NDF napi 5 kg-nál kevesebb [Orosz, 2019]), a bendő felszívóképességét meghaladó mértékben tejsav is termelődhet. E szerves sav az illó zsírsavaknál lassabban szívódik fel a bendő falán keresztül, savi karaktere viszont erősebb azokénál. Normál körülmények között azonban, mint a szénhidrát-fermentáció köztes termékét, a bendőmikrobák illó zsírsavakká alakítják. A tejsav-koncentráció emelkedésének hatására – különösen akkor, ha ahhoz az állatok nem tudtak előzetesen alkalmazkodni, vagyis nem állt elegendő idő rendelkezésre a tejsavbontó baktériumok elszaporodásához – a bendő pH-értéke az optimális 6-7-es tartomány alá csökkenhet, és bendőacidózis alakulhat ki. Több kutató kimutatta, hogy a bendő pufferkapacitását pH 5,5 alatt elsősorban az illó zsírsavak biztosítják, így e pufferrendszer túlterhelődésekor a bendőfolyadék kémhatása még savasabbá válik. Ha a bendőfolyadék pH-értéke 5-re vagy az alá süllyed, a normál mikrobiális tevékenység gátolt lesz, és felborul a korábbi mikrobiális egyensúly: elpusztulnak a cellulolitikus, a propionsav-termelő és egyéb, a bendőben általában nagy számban jelen levő baktériumok, valamint a legtöbb protozoon, míg a savtűrő mikrobák, mint például a *Lactobacillus*, a *Fusobacterium* és a *Veillonella* fajok túlélhetnek (Counotte, 1981). Ezzel párhuzamosan az illó zsírsavak felszívódása a korábbinál gyorsabbá, termelődésük viszont egyre kisebb mértékűvé válik, így azok bendőbeli koncentrációja rendkívül alacsony szintre csökken.



A tejsav-koncentráció ugyanakkor magas marad, sőt, akár tovább is növekedhet, ami felborítja a tehének szervezetének szisztémás sav-bázis egyensúlyát és vízháztartását, valamint kedvezőtlenül befolyásolja a takarmányfelvételt. (Lásd a 3. ábrát.) Mindezen változások különféle egészségügyi problémákhoz, például a bendő nyálkahártyájának károsodásához és hasmenés kialakulásához vezethetnek, fokozzák az állatok betegségekre való fogékonyságát, továbbá különféle anyagcsere-rendellenességeket és krónikus gyulladásokat eredményezhetnek. A bendőacidózis

komoly állategészségügyi probléma, mivel a tehének termékenységének és termelékenységének csökkenésével, kondíciójuk, egészségi állapotuk romlásával, illetve súlyos esetekben akár az elhullással is járhat. (Kialakulásának részleteiről lásd Hírlevelünk korábbi számában Dégen–Monostori [2021] írását.) Végül érdemes azt is megjegyezni, hogy a keményítőben gazdag takarmányok általában nem befolyásolják jelentősen a tej laktóztartalmát: annak abszolút mennyisége a tejjhozam függvényében ugyan változik, de százalékos aránya stabil marad.

3. ábra A fermentációs folyamatok mintázata a bendő pH-értékének változása szerint



Megjegyzés: A rövid szénláncú zsírsavakra felszívódásuk után a savmaradékaikkal hivatkozik a szakirodalom, így az acetát az ecetsavra, a butirát a vajsavra, a propionát a propionsavra, míg a laktát a tejsavra utal.
Forrás: Kaufmann–Rohr (1967) nyomán.

A szarvasmarha takarmányainak egy része, így például a nedvescukorrépa-szelet, a melasz és a korán betakarított szalastakarmányok viszonylag gazdagok vízben könnyen oldódó **cukrokban**, tehát monoszacharidokban (glükóz, fruktóz, galaktóz stb.) és diszacharidokban (szacharóz, maltóz, laktóz stb.). A cukrok a keményítőnél gyorsabban és teljesebben fermentálódnak a bendőben, ezáltal hatékonyan, ám csak rövidebb ideig biztosítanak energiát az ott élő mikrobák, egyebek mellett a rostbontó mikroorganizmusok számára. E szénhidrátok lebomlása során többnyire erősödik a vajsav termelődése, ami elősegíti a bendőpapillák növekedését és ezáltal a szerves savak gyorsabb, intenzívebb felszívódását, míg a propionsavé a keményítőnél tapasztalhatóhoz hasonló marad, vagy kissé gyengül. Az erjedési folyamatban a keményítőhöz képest nagyobb eséllyel tejsav is keletkezhet, ám rendszerint csak kisebb mennyiségben.



A cukrok fermentációjának CH_4 -termelésre gyakorolt hatásairól változatos szakirodalmi eredmények láttak napvilágot, melyek ellentmondásosságát számos tényező, így a vizsgálatokban szereplő takarmányok



eltérő összetétele, az egyes cukorforrások és cukorféleségek, a bendőkémhatás stb. különbözőségei magyarázhatják. Némely kutatók úgy vélik, hogy a cukrok lebontásakor a keményítőéhez képest kevesebb CH_4 jön létre, mivel az ilyenkor keletkező, metabolikus folyamatokhoz szükséges hidrogént a sebesen zajló fermentáció eredményeképpen a nem-metanogén mikrobák is gyorsan fel tudják használni. Mások ugyanakkor nem mutattak ki különbséget a CH_4 -termelésben a két tárgyalt NFC között, vagy inkább a cukrokat tekintik „metanogénebbnek” a fokozottabb vajsavtermelést kísérő hidrogén-felszabadulás miatt.



Egyes tanulmányok arról számoltak be, hogy cukrok etetésekor a bendőkémhatás csökkenése, valamint a cellulolitikus és NFC-erjesztő baktériumok közötti, nitrogénért és egyéb tápanyagokért folyó verseny miatt romlik az NDF emészthetősége. Megjelentek azonban olyan kutatási eredmények is (például Broderick és mtsai., 2004, 2008; Penner–Oba, 2009; Formigioni, 2018), melyek arra világítanak rá, hogy a takarmányadag cukortartalmának egyéb takarmány-összetevőkkel való kiegyensúlyozása és a magas cukortartalmú takarmányféleségek fokozatos bevezetése segít a bendő-pH stabilizálásában, továbbá javítja a tehenek szárazanyag-felvételét és rostemésztését, feltéve, ha a bendőben lebontható fehérje pótlása megfelelő. E kedvező hatások részben annak tudhatók be, hogy megfelelő bendőkörnyezetben gyorsan elszaporodhatnak a tejsavat ecetsavvá bontó baktériumok, emelve a bendőfolyadék ecetsav-koncentrációját. Az előbb említett, egymástól eltérő megállapításokkal összefüggésben nem egybehangzók a cukrok tejhozamra és tejsírtartalomra gyakorolt hatásával kapcsolatos kutatási eredmények sem. Münnich és mtsai.-nak (2017) vizsgálata alapján a magas cukortartalmú takarmányok némileg növelhetik a tejsír mennyiségét és koncentrációját.

Magas cukortartalmú takarmányok nagy mennyiségben történő etetésekor előfordulhat a tejsav nagyon gyors vagy túlzott mértékű termelődése, ami könnyen eredményezhet bendőacidózist. A takarmányadag cukortartalmát ezért a tejtermelés 21. és 200. napja között 6–8% szárazanyagra (sza.) kell beállítani optimális 24–26% sza. keményítőtartalom mellett (Hoover és mtsai., 2006; Allen, 2012 nyomán Orosz, 2017)!

A szarvasmarha energiaigényének kielégítése szempontjából elengedhetetlen, hogy a takarmányok fermentációja során megfelelő mennyiségben és arányban keletkezzenek a már említett illó zsírsavak. E szerves savak a bendőfolyadékban átlagosan 70–150 mmol/liter koncentrációban vannak jelen; 50–70%-ukat jellemzően az ecetsav, 15–30%-ukat a propionsav, 10–15%-ukat pedig a vajsav adja (Kakuk–Schmidt, 1988). Ezen arányok alakulását – mint arról volt szó – számos tényező, többek között a takarmányadag összetétele, a bendőkörnyezet, valamint a fermentációt végző mikrobapopuláció nagysága és fajösszetétele befolyásolja, ugyanakkor hatással van rá az is, hogy az illó zsírsavak egy része a bendőfalon történő felszívódása előtt további biokémiai átalakuláson mehet keresztül, például a vajsavból ecetsav vagy propionsav képződhet.



A legmagasabb illózsírsav-szintet az etetést követő 3–5 órás időszakban lehet mérni. Amennyiben a takarmányadagban megfelelő a tömegtakarmányok és az abrak aránya, az ecetsavhányad elérheti a 65–70%-ot, míg a propionsavé 20–25%, a vajsavé pedig 10–15% körül mozog. Fontos itt is hangsúlyozni, hogy a tej- és tejsírtermelés szempontjából kulcsfontosságú az ecetsav és a propionsav aránya, ideálisnak a 3:1 tekinthető.

A felhasznált források listáját a cikk terjedelmi korlátai miatt nem közöljük, az a szerkesztőségben érhető el.

