

**Zeitschrift:** Schweizer Archiv für Tierheilkunde SAT : die Fachzeitschrift für Tierärztinnen und Tierärzte = Archives Suisses de Médecine Vétérinaire  
ASMV : la revue professionnelle des vétérinaires

**Herausgeber:** Gesellschaft Schweizer Tierärztinnen und Tierärzte

**Band:** 121 (1979)

**Artikel:** Biochemie der mikrobiellen Vormagenverdauung beim Wiederkäuer

**Autor:** Kuenzle, C.C. / Jenny, E.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-593420>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 11.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

Aus dem Institut für Pharmakologie und Biochemie der  
Veterinär-medizinischen Fakultät der Universität Zürich  
(Direktor: Prof. Dr. E. Jenny)

## Biochemie der mikrobiellen Vormagenverdauung beim Wiederkäuer

von C. C. Kuenzle<sup>1</sup> und E. Jenny

### 1. Das Verdauungsprinzip der Wiederkäuer<sup>2</sup>

#### 1.1. Die Verdauung der Cellulose

Mehr als die Hälfte der Biomasse unserer Erde besteht aus Cellulose. Es verwundert deshalb nicht, dass im Verlauf der Evolution Tierarten entstanden sind, denen es gelungen ist, dieses grosszügige Angebot organischen Kohlenstoffs als Nahrung auszunutzen. Die Erschliessung der Cellulose als Nahrungsquelle erforderte von der Natur einen Kunstgriff, sind doch Wirbeltiere aus Mangel an eigenen cellulosespaltenden Enzymen (Cellulasen) nicht in der Lage, Cellulose zu verdauen. Der Kunstgriff bestand in der Entwicklung einer *Symbiose zwischen Pflanzenfressern und Mikroorganismen*. Letztere brachten ein ganzes Arsenal von Enzymen mit, die nicht nur die Spaltung von Cellulose, sondern auch von anderen schwerverdaulichen Polysacchariden, wie Hemicellulosen und Pektinen, ermöglichten.

Diese symbiontische Zusammenarbeit wurde vor allem bei Wiederkäuern mit mehrhöhligem Vormagen zur Vollkommenheit entwickelt. Geographische Verbreitung und Formenreichtum der Ruminantia, eine rein funktionelle und keine zoologische Bezeichnung im engeren Sinne, lassen sich auf die Vorteile dieses Verdauungsmodus zurückführen. Ähnliche Systeme entwickelten sich bei den Pseudowiederkäuern (Kameliden), bei herbivoren Marsupialiern und beim afrikanischen Flusspferd.

Während die Wiederkäuer und ähnliche Tiere technisch gesehen einen *Vorbrenner* entwickelten, erreichten monogastrische Herbivoren (Elefant, Pferd, Nager) und Omnivoren (Schwein, Mensch) über einen *Nachbrenner* mindestens partiell ähnliche Ziele. Sie vollziehen in modifizierten Dickdärmen zum Teil eine mehr oder weniger intensive Nachverdauung.

Im Rahmen dieser Arbeit wollen wir uns nur mit der Biochemie der Vormagenverdauung jener Wiederkäuer beschäftigen, die für den Endrohertrag der schweizerischen Landwirtschaft von Bedeutung sind, d. h. Rind, Schaf und Ziege.

#### 1.2. Die Verdauung der Cellulosebruchstücke

Die Pansenbakterien zerlegen die Cellulose mit ihren Enzymen zu Glukose. Damit wäre zwar der Wiederkäuer zufrieden, aber für die Bakterien wäre das ein schlechtes Geschäft. Auch sie wollen schliesslich ihren Energiebedarf decken. Sie

<sup>1</sup> Adresse: Prof. Dr. C. C. Kuenzle, Winterthurerstrasse 260, CH-8057 Zürich.

<sup>2</sup> Abkürzungsverzeichnis auf Seite 518.

tun dies, indem sie die Glukose zu niederen Karbonsäuren abbauen, hauptsächlich zu Essigsäure und Propionsäure, daneben zu wenig Buttersäure und Valeriansäure. Dabei gewinnen sie einen Teil der in der Glukose gespeicherten Energie. Den Rest der Energie scheiden sie in Form der niederen Karbonsäuren in den Pansensaft aus. Diese werden ohne weitere Verdauungsleistung vom Wiederkäuer absorbiert und zur Deckung seines eigenen Energiebedarfs verwendet.

### 1.3. Die Verdauung der Eiweisse und Fette

Die Verdauungsleistung des Wiederkäuers beschränkt sich auf die Verdauung hauptsächlich von Eiweissen, daneben von wenig Fett. Die Zerlegung dieser Verbindungen erfolgt durch körpereigene Enzyme im Dünndarm.

## 2. Die Symbiose zwischen Wiederkäuer und Mikroorganismen

An der Symbiose zwischen Wiederkäuer und Mikroorganismen nehmen drei Partner teil: Wiederkäuer, Bakterien und Protozoen.

### 2.1. Die Leistung des Wiederkäuers

Der Wiederkäuer stellt den Mikroorganismen eine geschützte, warme Behausung zur Verfügung. Seinen Mietern beschafft er ausserdem Nahrung und zerkleinert diese mechanisch. Er gewährleistet auch die Zufuhr von Wasser.

### 2.2. Die Leistung der Bakterien

Wie bereits unter 1.2. ausgeführt, besorgen die Bakterien für den Wirt die Zerlegung der Cellulose und anderer unverdaulicher Polysaccharide zu *niederen Karbonsäuren*. Diese dienen dem Wiederkäuer direkt zur Deckung seines Energiebedarfs.

Nicht genug damit: die Bakterien versorgen den Wiederkäuer ausserdem mit *Aminosäuren* und hochwertigem *Eiweiss*. Sie sind in der Lage, anorganischen Stickstoff zu assimilieren und alle 20 Aminosäuren zu synthetisieren. Infolgedessen existiert für den Wiederkäuer das Problem der essentiellen Aminosäuren nicht. Das Eiweiss entstammt der mikrobiellen Proteinsynthese: am Ende ihres arbeitsreichen Lebens stellen die Bakterien dem Wirt ihren Zelleib als Proteinquelle zur Verfügung.

Als dritte Komponente des Mietzinses synthetisieren die Bakterien für den Wirt alle *Vitamine* mit Ausnahme der Vitamine A, D und E.

### 2.3. Die Leistung der Protozoen

Die Leistung der Protozoen ist relativ gering. Wiederkäuer und Bakterien könnten ganz gut auch ohne die Protozoen auskommen.

Wie die Bakterien sind die Protozoen dazu fähig, einige unverdauliche Polysaccharide zu niederen Karbonsäuren und zu Laktat abzubauen. Cellulose können sie allerdings nicht aufschliessen.

Protozoen sind in der Lage, einige, aber nicht alle Aminosäuren zu synthetisieren, brauchen dafür aber organische Stickstoffquellen (die Assimilation von anorganischem N ist den Protozoen nicht möglich). Ihre beste Leistung für den Wiederkäuer ist ihre Fähigkeit, Bakterien zu phagozytieren und das Bakterienprotein zu

veredeln: Protozoenprotein ist biologisch höherwertig als Bakterienprotein und ist für den Wiederkäuer leichter zu verdauen (keine Zellwand!). Um die Bakterien trotz allem bei guter Laune zu halten, scheiden die Protozoen pro 24 Stunden etwa 25% ihres zelleigenen Stickstoffs in Form von  $\text{NH}_4^+$ , Aminosäuren und Peptiden wieder aus.

Zur Vitaminsynthese sind die Protozoen nicht in der Lage.

#### 2.4. Der Profit des Wiederkäuers

Dieser ergibt sich aus der Leistung der Mikroorganismen (2.2. und 2.3.). Überspitzt kann gesagt werden, dass sich der Wiederkäuer nicht von Heu und Gras ernährt, sondern von Endprodukten des mikrobiellen Stoffwechsels (niedere Karbonsäuren, Vitamine) sowie von den Mikroorganismen selbst (Eiweiss).

#### 2.5. Der Profit der Mikroorganismen

Dieser ergibt sich aus der Leistung des Wiederkäuers (2.1.), der den Mikroorganismen Schutz, Wärme, Wasser und Nahrungsstoffe liefert. Ausserdem herrscht ein reger Austausch von Stickstoffträgern zwischen Wiederkäuer, Bakterien und Protozoen (2.3.).

### 3. Der Pansen als Gärkammer

#### 3.1. Das Milieu

Die folgenden Merkmale sind wichtig:

##### 3.1.1. Redoxpotential

Das Milieu ist *sauerstoffarm* und *reduzierend*. Infolgedessen verläuft der mikrobielle Stoffwechsel anaerob (glykolytisch) und in seiner Gesamtheit überwiegend reduzierend (Zitratzyklus läuft rückwärts; siehe 4.2.3.).

Diese Tatsache drückt sich z.B. in der Zusammensetzung der Pansengase aus. Für den Rinderpansen gilt:

Gas:	$\text{CO}_2$	$\text{CH}_4$	$\text{N}_2$	$\text{O}_2$	$\text{H}_2$	$\text{H}_2\text{S}$
Vol. %:	65,35	26,76	7,00	0,56	0,18	0,01

Die Pansengase sind wegen des hohen Anteils an Methan brennbar!

##### 3.1.2. Azidität (pH) und relatives Verhältnis der niederen Karbonsäuren

Die chemische Zusammensetzung des Pansensaftes ist variabel und *abhängig von der Fütterung*.

Je nach Nahrungsangebot begünstigt man das Wachstum dieser oder jener Bakterienart (siehe 3.2.), die dann mit ihren besonderen Stoffwechselprodukten die Zusammensetzung des Pansensaftes bestimmt. In diesem Sinn von der Fütterung abhängig sind *pH* und *prozentuale Verteilung der niederen Karbonsäuren*.

Dies kann der Landwirt für seine Zwecke ausnützen:

- ist er Milchproduzent, so füttert er so, dass die essigsäureproduzierenden Bakterien in ihrem Wachstum gefördert werden; denn aus Essigsäure macht die Kuh Milchfett und der Landwirt erhält eine fettreiche Milch (Abb. 1).
- ist er Mäster, so füttert er so, dass die propionsäureproduzierenden Bakterien in



ihrem Wachstum gefördert werden; denn aus Propionsäure macht die Kuh Muskeleiweiss, so dass der Fleischansatz zunimmt (Abb. 1).

Beispiel: Durch Maisfütterung werden Milchsäurebakterien in ihrem Wachstum gefördert. Sie produzieren Milchsäure, worauf der pH auf 5,5 sinkt. Bei diesem pH wachsen die milchsäurespaltenden (laktilytischen) Bakterien besonders gut, insbesondere wenn man neben Mais auch Kraftfutter zulegt. Die laktilytischen Bakterien produzieren hauptsächlich Propionsäure, was zu erhöhtem Fleischansatz bei der Kuh führt.

Weitere Beispiele für die Abhängigkeit des pH und der Verteilung der niederen Karbonsäuren von der Futterzusammensetzung bzw. der Bakterienflora ergeben sich aus den Tabellen 1 und 2.

Tabelle 1 Abhängigkeit der Azidität vom Futter

Rauhfutter	pH 6,2–6,7
getreidereiches (stärkereiches) Futter	pH 5,5–6,0
zuckerreiches Futter	pH 4,8–5,4

Tabelle 2 Abhängigkeit der prozentualen Verteilung der niederen Karbonsäuren vom Futter

Bakterien- flora	Futterart	Niedere Karbonsäuren (Mol %)			
		Acetat	Propionat	Butyrat	Valerianat
an Heu adaptiert	Cellulose	67,1	18,6	13,1	1,1
	Hemicellulose	69,3	23,3	6,9	0,5
an Getreide adaptiert	Cellulose	62,9	30,1	5,7	0,6
	Hemicellulose	64,5	27,5	7,4	0,8

### 3.1.3. Weitere Zahlen von Interesse

Panseninhalt:	12,5–16,5% des Körpergewichts	
Umsatzzeit	der Pansenflüssigkeit	0,3–0,5 Tage
	der Trockenmasse	1,6–2,5 Tage
Temperatur	Normalbereich	39,0–40,5°
	bei intensiver Gärung	bis 41,0°

## 3.2. Die Bakterien

### 3.2.1. Anzahl und Systematik

Bei der direkten Zählung findet man pro g Panseninhalt etwa  $5-50 \times 10^9$  Bakterien. Diese Dichte ist ausser im Dickdarm kaum in einem anderen natürlichen Habitat vorhanden. Die Zahl variiert in Abhängigkeit vom Futter ausserordentlich. Der grosse Formenreichtum, die Variabilität und die Tatsache, dass Pansenbakterien in der freien Natur nicht vorkommen – sie werden von «Mund zu Mund» überimpft –, haben bisher eine abschliessende Klassifizierung nach den in der Bakteriologie sonst üblichen Normen verunmöglicht.

### 3.2.2. Funktionelle Einteilung

In der Praxis hat sich die Einteilung nach funktionellen Kriterien als ergiebiger

erwiesen. Es ist ja schliesslich egal, ob ein Handwerker einen runden oder viereckigen Kopf hat.

Wichtig ist zu wissen, dass die Pansenflora keine Monokultur darstellt, sondern eine Ansammlung der verschiedensten Bakterienarten, von denen jede

- ihr Lieblingsmilieu hat, in dem sie am besten wächst (z.B. pH; siehe 3.1.2.);
- ihre Lieblingsnahrung hat, die sie am besten metabolisiert (z.B. Cellulose, Stärke, Saccharose, Milchsäure, Fette, Proteine; siehe 3.1.2.);
- ihre essentiellen Ernährungsfaktoren hat, ohne die sie nicht leben kann (z.B. Aminosäuren, Vitamine);
- ihr bevorzugtes Stoffwechselprodukt liefert, das sie an den Wiederkäuer abgibt (z.B. Acetat, Propionat; siehe 3.1.2.).

Unter diesem Gesichtspunkt ist die Pansenflora vergleichbar einer modernen, hoch arbeitsteiligen Industriegesellschaft. Auch im Pansen verdrängt der allseitig abhängige Spezialist den Allroundman, der auf sich selbst gestellt allein überleben könnte.

Die Einteilung nach funktionellen Kriterien ergibt mindestens 10 Gruppen:

- *Cellulolytische Bakterien*: sie besitzen Cellulasen und sind deswegen in der Lage, Cellulose zu Cellobiose abzubauen.
- *Hemicellulose- und Pektin-abbauende Bakterien*: sie besitzen die nötigen Enzyme, um diese pflanzlichen Gerüstpolysaccharide zu löslichen Oligosacchariden abzubauen. Hemicellulose ist ein Sammelbegriff für viele Pentosane (Pentose-Polymere), die aber ausser Pentosen (Xylose, Arabinose) auch Hexosen (Glukose, Galaktose, Uronsäuren) enthalten. Pektine sind methylierte Galakturonsäurepolymere.
- *Amylolytische Bakterien*: sie besitzen Amylasen und sind deswegen in der Lage, Stärke zu Maltobiose abzubauen. Einige Spezialisten können Stärke besonders gut spalten, doch enthalten sehr viele weniger spezialisierte Stämme ebenfalls Amylasen.
- *Saccharolytische Bakterien*: sie enthalten die nötigen Enzyme, um Oligo- und Monosaccharide zu vergären. Die meisten Pansenbakterien sind zu dieser Leistung fähig. Unter den saccharolytischen Bakterien sind die Laktobazillen besonders hervorzuheben; sie spalten Milchzucker (Laktose) zu Milchsäure (Laktat) und sind neben laktilytischen Bakterien (Milchsäure → Acetat, Propionat) die einzigen Bewohner des Kälbermagens.
- *Laktilytische Bakterien*: sie vergären Milchsäure (Laktat) vorwiegend zu Propionat, daneben auch zu Acetat. Die Keimzahlen hängen hier extrem von der Fütterung ab. So finden wir bei Kälbern von 3–9 Wochen unter Milchfütterung  $10^8$ – $10^9$  Keime (*Megasphaera elsdenii*) pro ml, bei Kälbern von 20 Wochen unter Rauhfütterung nur noch 0–100 Keime/ml.
- *Lipolytische Bakterien*: sie hydrolysieren Fette zu Glycerin und Fettsäuren.
- *Methanogene Bakterien*: sie bilden Methan aus  $\text{CO}_2 + \text{H}_2$ . Nur 2 Stämme sind zu dieser Leistung fähig (*Methanobacterium ruminantium* und *mobilis*); sie kommen in Konzentrationen von  $10^9$  Keimen/ml vor.
- *Proteolytische und desaminierende Bakterien*: sie hydrolysieren Proteine zu

Aminosäuren bzw. desaminieren diese zu  $\text{NH}_4^+$  und zu den entsprechenden C-Skeletten.

- *Ureolytische und biuretolytische Bakterien*: sie spalten Harnstoff (bzw. Biuret) in  $\text{NH}_4^+$  und  $\text{CO}_2$ .
- *Andere Bakterien*: So variantenreich die Pansenflora auch ist und so fein abgestimmt sich ihr Zusammenleben gestaltet, Fremdlinge werden nicht geduldet. Die Flora verhält sich wie ein konservatives Bauerndorf. Von aussen zugesetzte Keime (z.B. *Serratia marcescens*) werden in 4 Stunden zu 90% eliminiert. Auch *E. coli*, auf die niedere Karbonsäuren hemmend wirken, überleben nur kurze Zeit. Die Elimination von Hefen dauert etwas länger, ebenso jene von Schimmelpilzen. Prinzipiell lässt die dauernde Anwesenheit von Fremdkeimen in höheren Konzentrationen den Verdacht auf eine erhebliche Störung aufkommen.

### 3.3. Die Protozoen

#### 3.3.1. Anzahl und Systematik

Im Vormagensystem aller wiederkauenden Paarhufer werden Ciliaten und Flagellaten gefunden. Von praktischer Bedeutung sind jedoch nur die Ciliaten. Zwei Unterklassen können differenziert werden: die primitiveren Holotricha mit somatischer Bewimperung und die höher entwickelten Spirotricha mit vorwiegend buccaler Bewimperung. Die spirotrichen Ciliaten sind beim domestizierten Rind mit 10–20 Spezies vertreten; dabei machen aber 3–6 Spezies rund 90% der ganzen Bevölkerung aus. Viel weniger Spezies weisen wildlebende Tiere auf. Beim Reh findet man z.B. nur eine.

Die Ciliaten sind (wie die meisten Pansenbakterien) in «freier Wildbahn» nicht mehr lebensfähig. Sie werden durch direkten Kontakt überimpft. Der Kot enthält jedoch keine lebensfähigen Formen. Die Gesamtzahl ist äusserst variabel und abhängig von Futter, Jahreszeit und Alter des Tieres. Im Durchschnitt findet man etwa  $5 \times 10^5$  bis  $3 \times 10^6$  pro ml Panseninhalt, also einen Ciliaten auf etwa 10 000 Bakterien. Dafür sind sie aber 20 000 bis 2 Millionen mal grösser. Eine approximative Rechnung ergibt, dass etwa 5–15% des Panseninhaltes aus Ciliaten besteht, deren Masse sich pro Tag etwa einmal erneuert.

#### 3.3.2. Funktion

Wie bereits unter 2.3. ausgeführt, fällt den Protozoen eine untergeordnete Rolle zu. Ihre Hauptaufgabe besteht in der

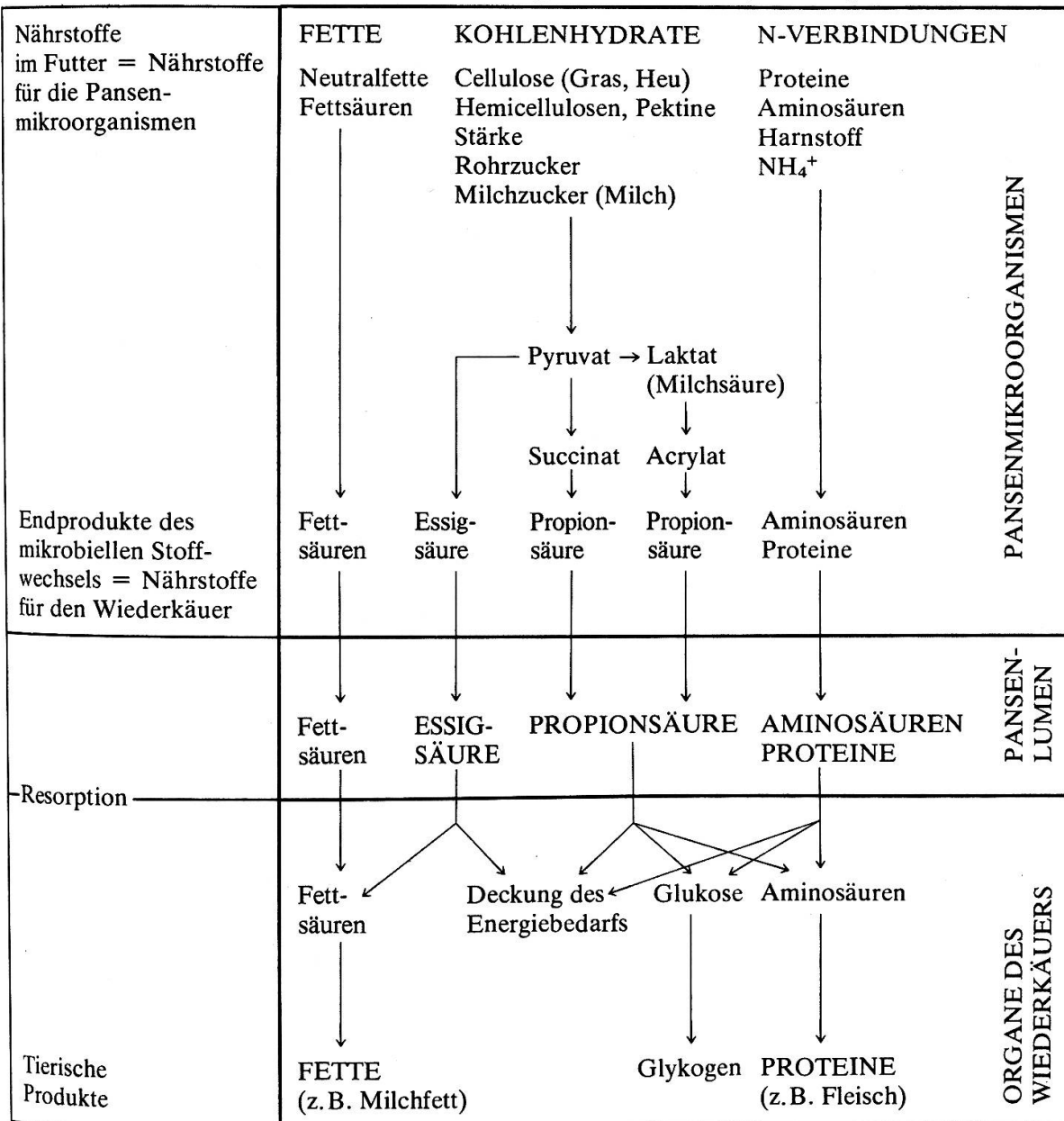
- Solubilisierung von unverdaulichen Polysacchariden, wie Hemicellulosen und Pektinen, nicht aber von Cellulose;
- Umwandlung von Bakterienproteinen in biologisch höherwertige und besser verdauliche Protozoenproteine.

## 4. Das Schicksal der Nährstoffe bei der Fütterung der Wiederkäuer

### 4.1. Übersicht

Eine Übersicht über die Stoffwechselwege erscheint in Abb. 1.

Abb. 1 Schicksal der Nährstoffe bei der Fütterung der Wiederkäuer (Erklärung im Text)



Als Leitsätze sind festzuhalten:

- Die Nährstoffe im Futter (Kohlenhydrate, Stickstoffverbindungen, Fette) sind die Nährstoffe für die Pansenmikroorganismen.
- Die Endprodukte des mikrobiellen Stoffwechsels (Essigsäure, Propionsäure, Aminosäuren, mikrobielle Proteine, Fettsäuren) sind die Nährstoffe für den Wiederkäuer.
- Diese werden im Wiederkäuerorganismus zu tierischen Produkten (Milch und Fleisch) umgewandelt oder zur Energiegewinnung abgebaut. Dabei gilt:
  - *Acetat* wird zur Bildung von Fettsäuren (Milchfett) und zur Deckung des Energiebedarfs verwendet.
  - *Propionat* und *Aminosäuren* werden vorwiegend zur Synthese von Proteinen

(Fleisch) und zur Glukoneogenese verwendet, erst in zweiter Linie zur Deckung des Energiebedarfs.

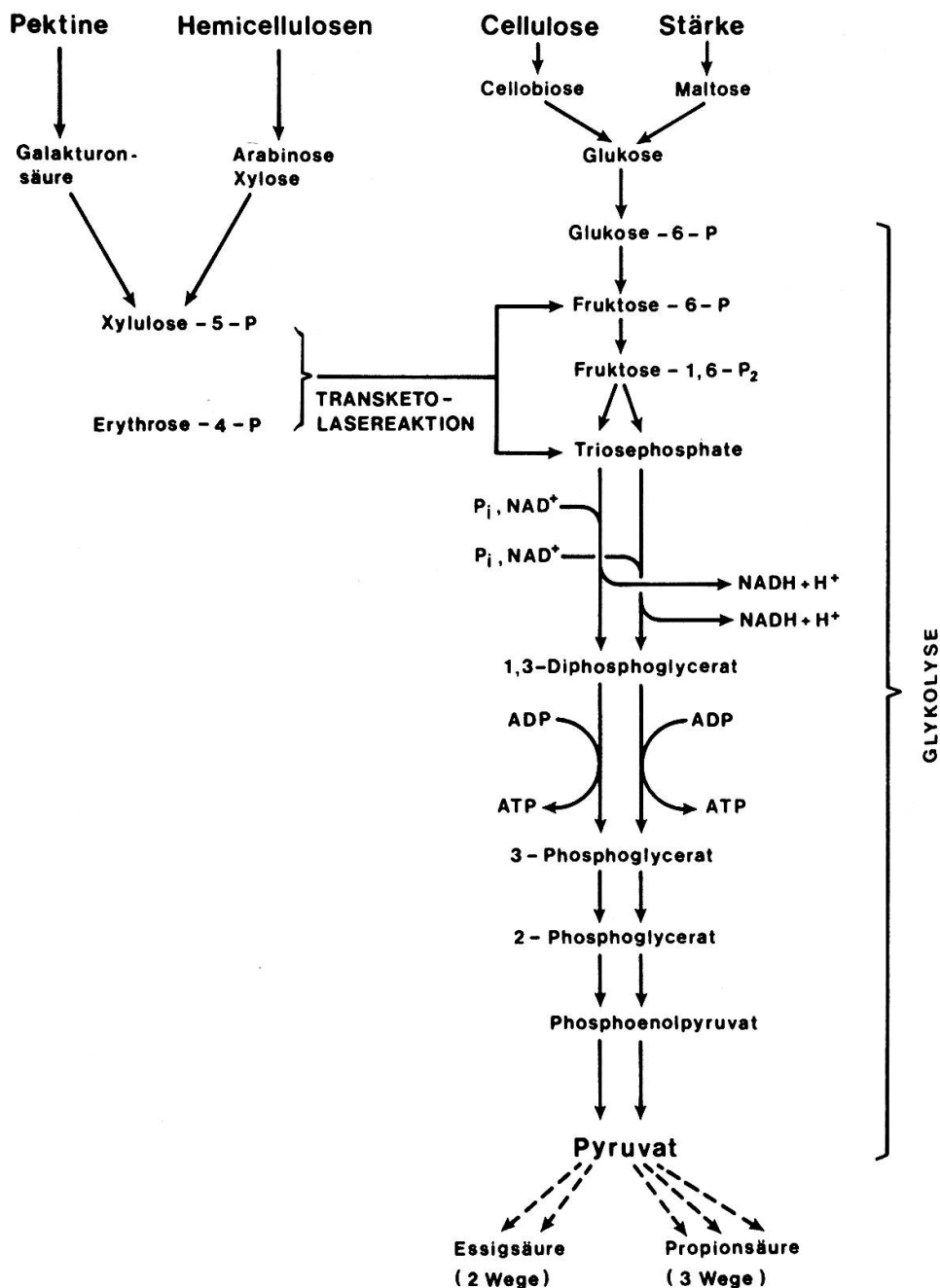
#### 4.2. Das Schicksal der Kohlenhydrate

##### 4.2.1. Der mikrobielle Abbau der pflanzlichen Polysaccharide bis zum Pyruvat

Ein Schema der Abbauwege erscheint in Abb.2. In Worten lassen sich die Abläufe etwa so zusammenfassen:

- Die Polysaccharide werden über die Oligo- und Disaccharide zu den Monosacchariden abgebaut.

Abb. 2 Der mikrobielle Abbau der pflanzlichen Polysaccharide bis zum Pyruvat (Erklärung im Text)

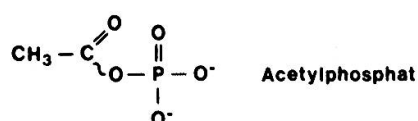


- Die aus der Cellulose und der Stärke stammende Glukose wird über die Glykolyse zum Pyruvat abgebaut.
- Die aus den Pektinen und Hemicellulosen stammenden Pentosephosphate werden über die Transketolasereaktion (Teil des Pentosephosphatzklus) ebenfalls in die Glykolyse eingeschleust und so zum Pyruvat abgebaut.

#### 4.2.2. Der mikrobielle Abbau des Pyruvats zur Essigsäure und deren Verwendung durch den Wiederkäuer

Wie Abb.3 zeigt, führen 2 Stoffwechselwege vom Pyruvat zur Essigsäure. Von den beiden Wegen findet sich jeweils nur einer in einem Stamm von Mikroorganismen.

- Beide Wege führen unter Abspaltung eines  $C_1$ -Körpers (Formiat oder  $CO_2$ ) zu Acetyl-CoA.
- Anschliessend folgt eine Substratstufenphosphorylierung, bei welcher via Acetylphosphat *ATP* (für Mikroorganismus) und *Essigsäure* (für Wiederkäuer) gebildet werden.



- Die Essigsäure verlässt den Mikroorganismus und wird z.T. bereits im Pansen, z.T. erst im Dünndarm vom Wiederkäuer absorbiert.
- In den Organen des Wiederkäuers erfolgt Umwandlung zu Acetyl-CoA. Dieses dient zur Bildung von Fettsäuren und Ketonkörpern sowie zur Deckung des Energiebedarfs via Zitronensäurezyklus und Atmungskette.

#### 4.2.3. Der mikrobielle Abbau des Pyruvats zur Propionsäure und deren Verwendung durch den Wiederkäuer

Wie Abb. 4 zeigt, führen 3 Stoffwechselwege vom Pyruvat zur Propionsäure. Die drei Wege werden von den verschiedenen Mikroorganismen in unterschiedlichem Ausmass benützt.

- Die beiden *Succinatwege* beginnen mit einer Karboxylierung des Pyruvats und führen entweder via Oxalacetat oder direkt zum Malat. Diese Reaktionen sind analog zu den Auffüllreaktionen des Zitronensäurezyklus.
- Vom Malat aus wird der Zitronensäurezyklus rückwärts bis zum Succinyl-CoA durchlaufen. Diese Richtung wird eingeschlagen, weil wegen des reduzierenden Milieus im Pansen die wasserstoffübertragenden Coenzyme der Mikroorganismen vorwiegend in der reduzierten Form ( $NADH + H^+$  und  $FADH_2$ ) vorliegen und deswegen als Wasserstoffdonatoren wirken.
- Succinyl-CoA wird zum Methylmalonyl-CoA umgelagert und durch Abspaltung von  $CO_2$  in Propionyl-CoA und schliesslich in Propionsäure umgewandelt.
- Beim Propionyl-CoA vereinigen sich die beiden eben beschriebenen Succinatwege mit dem dritten, dem Acrylatweg:
- Der *Acrylatweg* (Abb.5) beginnt mit der Reduktion des Pyruvats zum Laktat und verläuft über Laktyl-CoA, Acrylyl-CoA und Propionyl-CoA zur Propionsäure. Dieser Weg ist der Fettsäuresynthese nachempfunden.



Abb. 3 Der mikrobielle Abbau des Pyruvats zur Essigsäure und deren Verwendung durch den Wiederkäuer (Erklärung im Text)

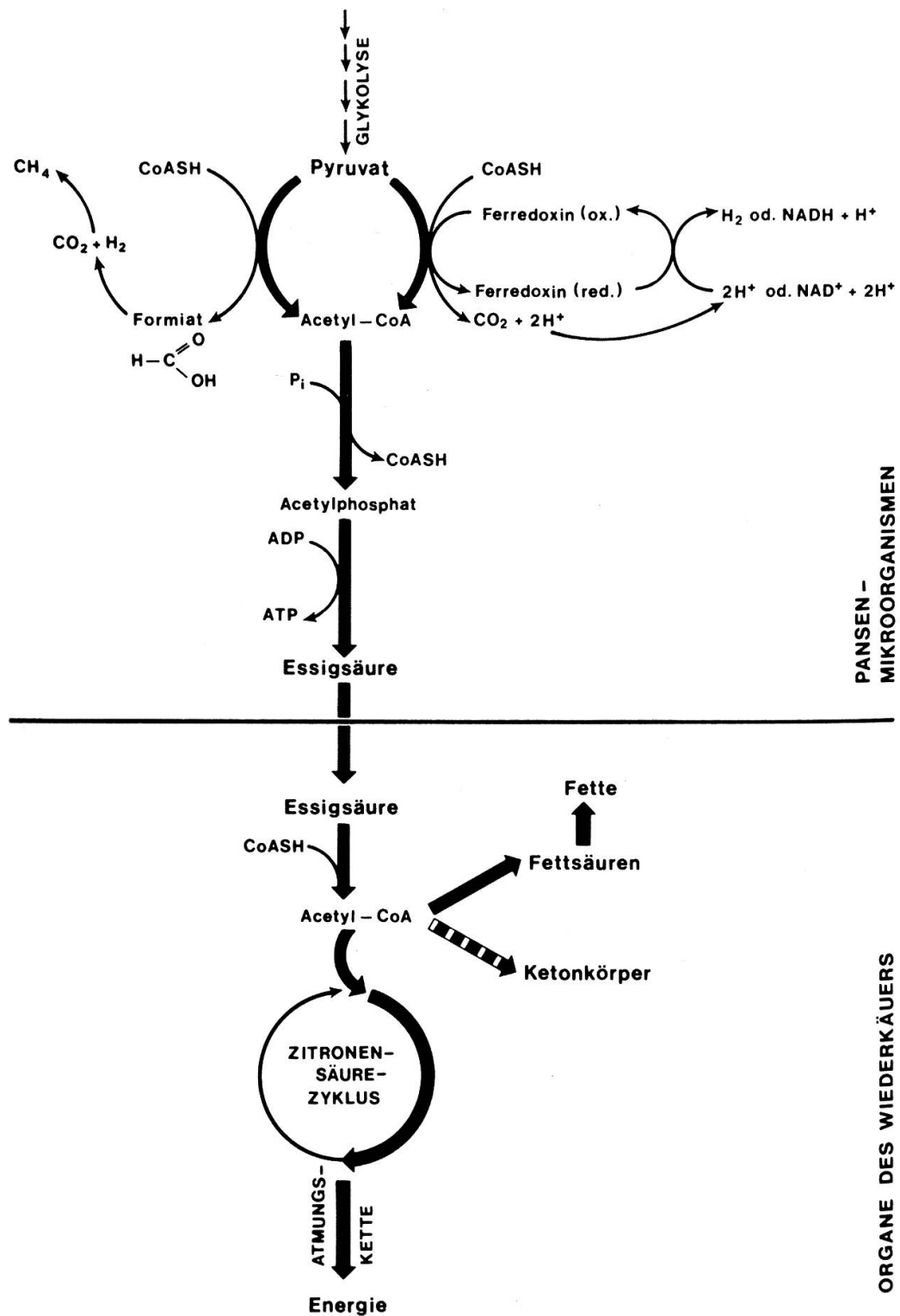


Abb. 4 Der mikrobielle Abbau des Pyruvats zur Propionsäure und deren Verwendung durch den Wiederkäuer (Erklärung im Text)

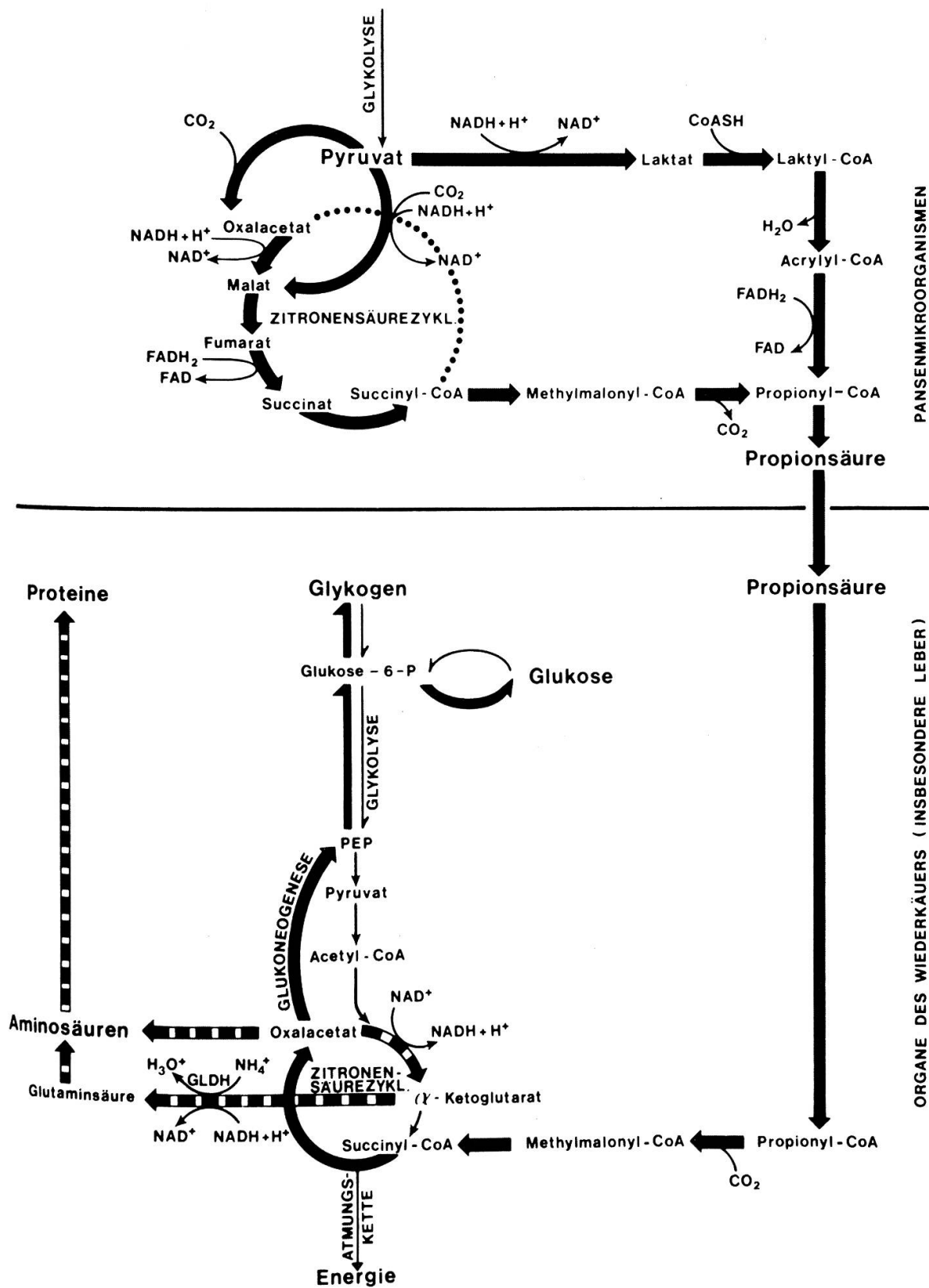
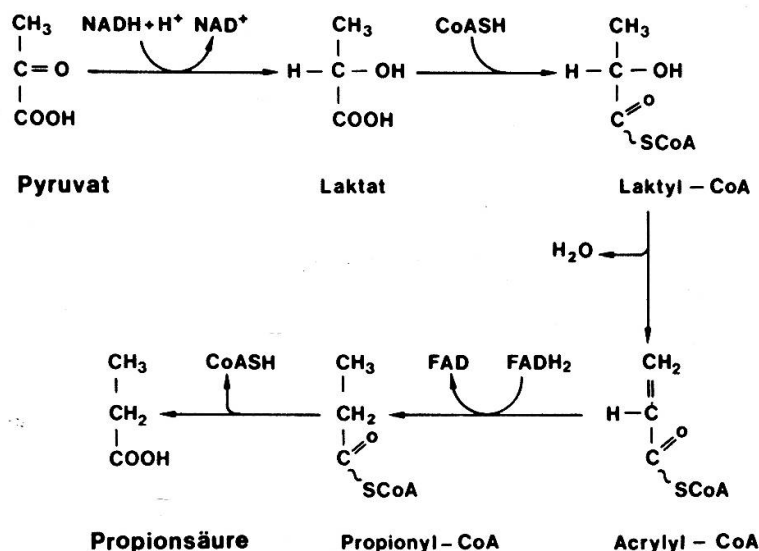


Abb. 5 Der Acrylatweg ist einer von drei Stoffwechselwegen, welche die Bildung von Propionsäure aus Pyruvat ermöglichen



- Die Propionsäure verlässt den Mikroorganismus und wird z.T. bereits im Pansen, z.T. erst im Dünndarm vom Wiederkäuer absorbiert.
- In den Organen des Wiederkäuers, besonders in der Leber, wird die Propionsäure auf dem gleichen Weg wie im Mikroorganismus, aber in umgekehrter Richtung geschleust. Sie erreicht über Propionyl-CoA, Methylmalonyl-CoA und Succinyl-CoA den Zitronensäurezyklus. Von dort nimmt sie den Weg zu den Aminosäuren ( $\rightarrow$ ) oder wird via Glukoneogenese ( $\rightarrow$ ) zu Glukose und Glykogen aufgebaut. Ein kleiner Teil dient auch der Deckung des Energiebedarfs.

#### 4.2.4. Die Energiebilanz des Kohlenhydratstoffwechsels

- Der Abbau der Polysaccharide bis zum Pyruvat (Abb. 2) liefert in der Glykolyse total 2 Mol ATP/Mol Glukose für den Mikroorganismus.
- Der Abbau des Pyruvats zur *Essigsäure* (Abb. 3) liefert über eine Substratstufenphosphorylierung ( $\text{Acetyl-CoA} \rightarrow \text{Acetylphosphat} \rightarrow \text{ATP}$ ) 2 Mol ATP/Mol Glukose für den Mikroorganismus. Aus der Essigsäure gewinnt der Wiederkäuer über den Zitronensäurezyklus und die Atmungskette total 22 ATP + 2 GTP/Mol Glukose.

Bilanz für den Weg Polysaccharid  $\rightarrow$  Pyruvat  $\rightarrow$  Essigsäure  $\rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ :

- für Mikroorganismus 4 Mol ATP/Mol Glukose,
- für Wiederkäuer 24 Mol ATP bzw. GTP/Mol Glukose.
- Der Abbau des Pyruvats zur *Propionsäure* (Abb. 4) und deren Verwendung im Wiederkäuer ist energetisch schwer überschaubar und komplex, so dass über die Energiebilanz nichts ausgesagt werden kann. Es ist aber anzunehmen, dass sich Mikroorganismen und Wiederkäuer etwa auf den gleichen Verteiler geeinigt haben wie beim Abbau über die Essigsäure.

#### 4.3. Das Schicksal der Fette

##### 4.3.1. Der mikrobielle Fettstoffwechsel

Lipolytische Bakterien sind in der Lage, Neutralfette zu Glycerin und Fett-

säuren zu hydrolysieren. Wegen ihres reduktiven Stoffwechsels sind sie jedoch nicht befähigt, die Fettsäuren zu Essigsäure zu oxidieren. Infolgedessen metabolisieren sie nur die Glycerinkomponente und geben die Fettsäuren in den Pansensaft ab.

#### 4.3.2. Der Fettstoffwechsel des Wiederkäuers

Die freien Fettsäuren werden vom Wiederkäuer im Dünndarm absorbiert und via  $\beta$ -Oxidation, Zitronensäurezyklus und Atmungskette zur Energiegewinnung verwendet.

### 4.4. Das Schicksal der Stickstoffverbindungen

#### 4.4.1. Der mikrobielle Stickstoff-Stoffwechsel

Im wesentlichen kommen 4 Stickstoffquellen für die mikrobielle Eiweissynthese in Frage:

- Proteine
- Aminosäuren
- Harnstoff
- $\text{NH}_4^+$

Nur die Bakterien sind in der Lage,  $\text{NH}_4^+$  (und andere anorganische Stickstoffquellen) zu *assimilieren*; die Protozoen sind auf organisch gebundenen Stickstoff angewiesen.

Die Bakterien sind den Protozoen auch in der *Aminosäuresynthese* überlegen: sie können alle 20 Aminosäuren bilden (den Protozoen geht die Fähigkeit zur Synthese von Leucin, Isoleucin, Valin, Prolin, Methionin und Phenylalanin ab).

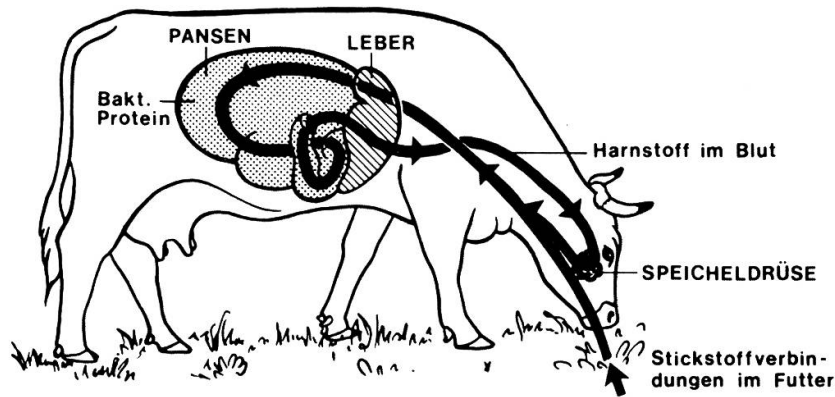
Eine wichtige Stickstoffquelle bildet der *Harnstoff*. Er kann künstlich dem Futter beigemischt werden (ist in Mastbetrieben erlaubt, jedoch nicht in Milchbetrieben). Er fällt aber auch natürlicherweise mit dem Speichel an (rumeno-hepatischer Kreislauf, siehe 4.4.2.). Er wird von ureolytischen Bakterien in  $\text{NH}_4^+$  und  $\text{CO}_2$  zerlegt, worauf der Stickstoff assimiliert, d.h. zu Aminosäuren aufgebaut wird. Von Protozoen kann der Harnstoff nicht verwertet werden.

Die Aminosäuren werden einerseits in die Pansenflüssigkeit abgegeben und einem regen Austausch zwischen den Symbiosepartnern unterzogen, anderseits zur Proteinsynthese verwendet.

Die *mikrobielle Proteinsynthese* ist enorm. Sie beträgt beim Rind bis ca. 500 g/Tag, beim Schaf ca. 100 g/Tag. Sie ist Ausdruck für die rasante Zellvermehrung, welche den Verlust an den Wiederkäuer kompensieren muss. Wie schon unter 2.2. ausgeführt, stellen ja die Mikroorganismen ihren Zelleib am Schluss ihres arbeitsreichen Lebens dem Wiederkäuer als Proteinquelle zur Verfügung.

Das *mikrobielle Eiweiss* ist biologisch hochwertig, d.h. es enthält alle Aminosäuren in den für den Wiederkäuer günstigsten Proportionen. Dass das mikrobielle Eiweiss überdies noch leicht verdaulich ist, ist das Verdienst der Protozoen: sie ernähren sich nämlich ausgiebig von Bakterien und überführen so die durch widerstandsfähige Zellwände geschützten Bakterienproteine in die leichter verdaulichen Protozoenproteine.

Abb. 6 Der rumeno-hepatische Kreislauf (Erklärung im Text)



#### 4.4.2. Der Stickstoff-Stoffwechsel des Wiederkäuers

Als Nutzniesser des mikrobiellen Stickstoff-Stoffwechsels erhält der Wiederkäuer mit dem Pansensaft:

- alle 20 Aminosäuren (inkl. also die essentiellen),
- hochwertiges mikrobielles Eiweiss in Form von ganzen Bakterien und Protozoen.

Die Verdauung der Proteine erfolgt im Magen-Darm-Trakt durch proteolytische Enzyme. Die freigesetzten Aminosäuren werden absorbiert und in den Organen des Wiederkäuers zu Proteinen (z.B. Fleisch) aufgebaut. Ein Teil wird in der Leber auch zur Glukoneogenese verwendet.

#### 4.4.3. Der rumeno-hepatische Kreislauf (Abb. 6)

Die Proteine und Aminosäuren des Wiederkäuers unterliegen einem ständigen Umsatz. Dabei werden Aminosäuren desaminiert. Die freigesetzte Aminogruppe gelangt als  $\text{NH}_4^+$  in die Leber und wird dort im Harnstoffzyklus zu Harnstoff aufgebaut. Dieser verlässt den Organismus nur teilweise durch die Nieren. Ein grosser Prozentsatz des Harnstoffs wird nämlich durch die Speicheldrüsen ausgeschieden. Mit dem Speichel gelangt so der Harnstoff in den Pansen, wo er nach Spaltung durch ureolytische Bakterien zu Aminosäuren und Proteinen aufgebaut wird (siehe 4.4.1.). Diese Besonderheit des Wiederkäuers dient der Wiederverwertung des Stickstoffs (Recycling!). Sie ist unter dem Namen rumeno-hepatischer Kreislauf bekannt.

### 4.5. Der Vitaminstoffwechsel

#### 4.5.1. Der mikrobielle Vitaminstoffwechsel

Gesamthaft gesehen werden von den Pansenbakterien alle Vitamine synthetisiert mit Ausnahme der Vitamine A, D und E. Wenn auch einige Bakterienstämme zur Vitaminsynthese nicht befähigt sind oder Vitamine sogar zerstören (besonders Vitamin A), resultiert für den Wiederkäuer im Normalfall eine ausreichende Versorgung mit allen wasserlöslichen Vitaminen sowie dem fettlöslichen Vitamin K.

#### 4.5.2. Der Vitaminstoffwechsel des Wiederkäuers

Wenn auch die Vitaminsynthese durch die Pansenbakterien im Normalfall genügt, so können doch unter bestimmten Verhältnissen Diskrepanzen zwischen Angebot und Nachfrage eintreten.

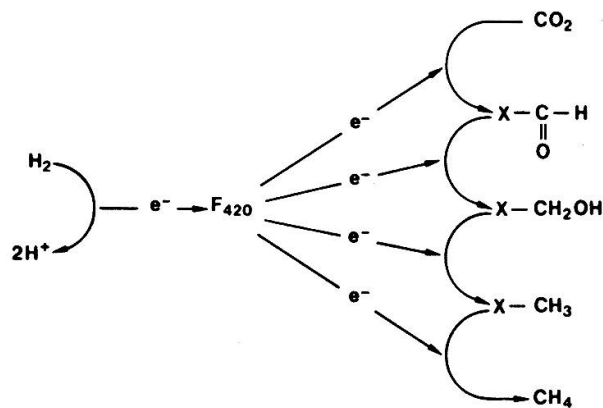
- Jeder Futterwechsel bedingt eine Umstellung der Flora, wobei vorübergehend auch die Synthese einzelner Vitamine in ein «Tief» geraten kann.
- Parasitosen bedingen oft einen erhöhten Bedarf an Vitaminen der B-Gruppe.
- Bei schweren Stoffwechselstörungen (Gebärparese, Ketose) können bestimmte B-Vitamine mangeln.

Generell gilt aber die Regel, dass unter normalen Verhältnissen Zulagen oder Injektionen von B-Vitaminen Gesundheit und Leistung der Tiere nicht fördern. Etwaige Mängel betreffen am ehesten Thiamin, B<sub>6</sub> und B<sub>12</sub>.

Hingegen müssen selbstverständlich die Vitamine A und E, und in geringerem Mass Vitamin D (Eigensynthese!) an den Wiederkäuer verabreicht werden.

#### 4.6. Die Bildung von Methan durch die Pansenbakterien

Methanogene Bakterien synthetisieren Methan aus CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>:



F<sub>420</sub> und X = Coenzyme  
e<sup>-</sup> = Elektronen

Früher nahm man an, die Methanbakterien konkurrierten mit dem Wiederkäuer um niedere Karbonsäuren und beraubten sie so eines Teils ihrer Energie. Karbonsäuren werden aber von den heute aus Pansen bekannten Arten überhaupt nicht angegriffen, sondern ihr Energiesubstrat ist H<sub>2</sub>. Damit kann der Wiederkäuer nichts anfangen, so dass der «Energieverlust» für ihn dahinfällt.

Für die gesamte Pansenflora und damit für den Wiederkäuer ist die Wasserstoffzehrung der Methanbakterien sogar höchst vorteilhaft, weil sie das energetisch ungünstige Gleichgewicht H<sub>2</sub>-bildender Fermentationsreaktionen in Richtung H<sub>2</sub>-Bildung verschiebt. Dadurch wird der Abbau des Pyruvats zu Acetyl-CoA beschleunigt, was wiederum die Bildung von ATP (für den Mikroorganismus) und Essigsäure (für den Wiederkäuer) erleichtert (siehe Abb. 3).

Aus diesen Gründen ist der früher geübte Versuch, die Methanproduktion durch Verfütterung von Folsäureantagonisten zu unterdrücken, nicht nur nutzlos, sondern sogar schädlich.



**Abkürzungen**

ADP, Adenosindiphosphat  
 ATP, Adenosintriphosphat  
 CoASH, Coenzym A  
 CoA, Coenzym A-Rest  
 FAD bzw. FADH<sub>2</sub>, oxidierte bzw. reduzierte Form des Coenzym  
 Flavin-Adenin-Dinukleotid  
 GLDH, Glutamatdehydrogenase  
 GTP, Guanosintriphosphat  
 NAD<sup>+</sup> bzw. NADH + H<sup>+</sup>, oxidierte bzw. reduzierte Form des  
 Coenzym Nikotinamid-Adenin-Dinukleotid  
 P, Phosphat  
 Pi, anorganisches Phosphat  
 PEP, Phosphoenolpyruvat

**Zusammenfassung**

Die Vormagenverdauung beruht auf einer Symbiose zwischen Wiederkäuer, Bakterien und Protozoen. Während der Wiederkäuer den Mikroorganismen optimale Wachstumsbedingungen verschafft, eröffnen diese ihm mit ihren Enzymen den Zugang zu Nahrungsquellen, welche ohne ihr Dazutun ungenutzt bleiben müssten. So zerlegen sie die für den Wiederkäuer unverdaulichen Gerüstpolysaccharide der Pflanzen (Cellulose, Hemicellulosen, Pektine) in gebrauchsfertige Energieträger (niedrige Karbonsäuren). Diese werden ohne weitere Verdauungsleistung vom Wiederkäuer absorbiert und in seinen Stoffwechsel eingeschleust. Im weiteren sind die Mikroorganismen in der Lage, anorganischen Stickstoff zu assimilieren und in alle 20 Aminosäuren einzubauen. Für den Wiederkäuer bedeutet dies eine optimale Versorgung mit Aminosäuren und hochwertigen Proteinen. Auch die Vitaminversorgung wird durch die Mikroorganismen weitgehend sichergestellt; nur die Vitamine A, D und E müssen vom Wiederkäuer selbst beschafft werden. Die dieser Symbiose zugrundeliegenden Stoffwechselwege und ihre biochemischen Mechanismen werden anhand von schematischen Darstellungen erläutert.

**Résumé**

La digestion dans les trois premiers réservoirs gastriques repose sur une symbiose entre le ruminant, des bactéries et des protozoaires. D'un côté, le ruminant procure aux micro-organismes des conditions optimales de croissance, en retour ceux-ci, grâce à leurs enzymes, offrent au ruminant l'accès à des sources alimentaires qui, sans leur présence, resteraient inexploitées. C'est ainsi qu'ils décomposent les polysaccharures des plantes (cellulose, hémicellulose, pectine) qui ne sont pas digestibles pour les ruminants en des supports d'énergie prêts à être utilisés. Ces derniers sont absorbés par les ruminants sans autre activité digestive et introduits dans le circuit du métabolisme. En plus, les micro-organismes sont capables d'assimiler l'azote inorganique et de l'incorporer à tous les vingt acides aminés. Cela représente pour les ruminants un ravitaillement optimal en acides aminés et en protéines de haute valeur. L'approvisionnement en vitamines aussi est assuré dans une large mesure par les micro-organismes; mais le ruminant doit se procurer lui-même les vitamines A, D et E. Les voies du métabolisme qui sont à la base de cette symbiose et les mécanismes biochimiques sont expliqués à l'aide de figures schématiques.

**Riassunto**

La digestione prestomacale si fonda su di una simbiosi tra ruminanti, batteri e protozoi. Il ruminante procura ai microorganismi le ottimali condizioni di crescita, mentre questi ultimi gli aprono con i loro enzimi l'accesso alle fonti di alimento, che non potrebbero essere utilizzate senza l'attività dei microorganismi. I microorganismi scompongono i polisaccaridi vegetali complessi (cellulose, emicellulose e pectine) in composti energetici utilizzabili (acidi carbonici a catena corta). Questi vengono

assorbiti dall'animale senza ulteriore dispendio energetico e introdotti nel suo metabolismo intermedio. Oltracciò i microorganismi sono in grado di assimilare l'azoto inorganico e di incorporarlo in tutti i 20 aminoacidi. Per il ruminante ciò significa un ottimale approvvigionamento di aminoacidi e di proteine di alto valore. Anche l'approvvigionamento vitaminico viene ampiamente assicurato dai microorganismi; solo le vitamine A, D ed E devono essere procurate dal ruminante. Le vie metaboliche che sono alla base di una tale simbiosi e i loro meccanismi biochimici vengono spiegati per mezzo di schemi.

### Summary

The digestive process in the first stomach is based on a symbiosis between the ruminant and its bacteria and protozoa. While the ruminant provides optimum growth conditions for the micro-organisms, the latter supply enzymes giving access to nutritional sources which would otherwise have to remain unused. Thus they break down structural polysaccharides (cellulose, hemicelluloses and pectins) in the plants, these being indigestible for the ruminant, and convert them into usable energy carriers (lower carbonic acids). These are absorbed by the ruminant without further digestive process and fed into its metabolism. The micro-organisms are also capable of assimilating inorganic nitrogen and building it into all the 20 amino-acids. For the ruminant this means optimum provision with amino-acids and high-value proteins. The vitamin supply too is largely secured by the micro-organisms; only the vitamins A, D and E have to be supplied by the ruminant itself. The metabolic processes forming the basis of this symbiosis and their biochemical mechanisms are explained by means of diagrams.

### Neuere Übersichtsarbeiten

[1] Baile C. A. and Forbes J. M.: Control of feed intake and regulation of energy balance in ruminants. *Physiol. Rev.* 54, 160–214 (1974). – [2] Buttery P. J.: Aspects of the biochemistry of rumen fermentation and their implication in ruminant productivity. In: *Recent advances in animal nutrition – 1977* (Hrsg.: W. Haresign und D. Lewis; S. 8–24, Butterworths, London 1977). – [3] Clarke R. T. J. and Bauchop T. (Hrsg.): *Microbial ecology of the gut*. Academic Press, London 1977. – [4] Garton G. A.: Fatty acid metabolism in ruminants. *Internat. Rev. Biochem.* 14, 337–370 (1977). – [5] Giesecke D. und Henderickx H. K. (Hrsg.): *Biologie und Biochemie der mikrobiellen Verdauung*. BLV Verlagsgesellschaft, München 1973. – [6] Mah R. A., Ward D. M., Baresi L. and Glass T. L.: Biogenesis of methane. *Annu. Rev. Microbiol.* 31, 309–341 (1977). – [7] Moore J.: Lipid biochemistry – from forage to milk. *Proc. 9th meeting of the Federation of European Biochemical Societies. Industrial aspects of biochemistry*, Bd. 30, II. Teil, S. 835–863. North-Holland Publ. Co., Amsterdam 1974. – [8] Zeikus J. G.: The biology of methanogenic bacteria. *Bacteriol. Rev.* 41, 514–541 (1977).

## BUCHBESPRECHUNGEN

**Versuchstierkrankheiten.** Bd. III: J. Güttner und E. Karasek. Einführung in die Versuchstierkunde in 3 Bänden. Gustav Fischer Verlag, Jena 1979. 413 Seiten, Taschenbuchformat, DM 39.– (ca. sFr. 36.–).

1977 ist Band I Müller & Kiessig: Allgemeine Versuchstierkunde, 1978 Band II Köhler et al.: Angewandte Versuchstierkunde und jetzt, 1979, der oben angeführte Band III der in handlichem Taschenbuchformat gehaltenen Trilogie «Einführung in die Versuchstierkunde» erschienen. Die Versuchstierkrankheiten werden im vorliegenden Buch streng nach Organsystemen gegliedert. Inhaltlich werden Klinik und makroskopische pathologische Anatomie der jeweiligen kranken Organe besprochen. Dabei wird für den relativ kleinen zur Verfügung stehenden Raum eine erstaunliche Fülle von Beobachtungen – eigene und publizierte – zur Darstellung des Krankheitsgeschehens herangezogen. Diese Vielzahl an verarbeiteten Befunden stempelt das Buch zu einem brauchbaren Werkzeug für alle Wissenschaftler, die auf irgendeine Weise mit Versuchstieren arbeiten.