DJF rapport

Husdyrbrug nr. 53 ♦ december 2003

Kvægets ernæring og fysiologi

Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering

Torben Hvelplund, Danmarks JordbrugsForskning og
Peder Nørgaard, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole (red.)

Ministeriet for Fødevarer, Landbrug og Fiskeri

Danmarks JordbrugsForskning

Forord

I 1983 udkom ”551. Beretning” fra Statens Husdyrbrugsforsøg på initiativ af professor i Kvægets Avl og Fodring A. Neimann-Sørensen og forsøgsleder ved Helårsforsøg med Kvæg Vagn Østergaard. Bogen omhandlede foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion, emner der danner grundlag for sammensætning af optimale rationer til malkekoen. Bogen har været flittigt brugt i både rådgivningstjenesten og i undervisningen på KVL og har på den måde haft en central betydning som leverandør af basisviden til dansk kvægfodring. Bogen er imidlertid på mange punkter ikke længere tidssvarende, da der er skabt mange nye forskningsresultater såvel nationalt som internationalt inden for dette forskningsområde og dermed skabt baggrund for ændringer af de principper og metoder, der anvendes i den moderne kvægfodring. Siden udgivelsen af beretning 551 er der desuden sket meget store ændringer i kvægbrugserhvervet med hensyn til besætningsstørrelse, teknologi, rammebetingelser m.v., som også betyder, at fodringen i dag sker under helt andre betingelser end i starten af 80’erne.

På denne baggrund blev det besluttet at opdatere ”551. Beretning” med den viden, der er skabt siden, i et tobindsværk med fællestitlen ”Kvægets ernæring og fysiologi”. Bind 1 omhandler ”Næringsstofomsætning og fodervurdering”, og bind 2 omhandler ”Fodring og produktion”. Værket er således udvidet indholdsmæssigt i forhold til ”551. Beretning”. Det er redaktørernes håb, at disse bøger vil virke som en god afløser for ”551. Beretning” både som lærebøger og som opslagsbøger i spørgsmål vedrørende malkekøernes og ungdyrenes ernæring.

Medarbejdere ved DJF, KVL og Dansk Kvæg har bidraget til bøgernes kapitler med deres specialviden inden for de emner, bøgerne omhandler, og redaktørerne vil hermed bringe en tak til alle forfattere for deres store indsats under skriveprocessen. Samtidig vil vi bringe en særlig tak til overassistent Lotte Tind Pedersen, DJF for hendes store og samvittighedsfulde arbejde med opsætning og færdiggørelse af de enkelte kapitler til trykning.

Endelig takkes de involverede institutioner for opbakning til at få bogprojektet realiseret og en speciel tak til Dansk Kvæg for økonomisk støtte under skriveprocessen.

Foulum, december 2003

Torben Hvelplund & Peder Nørgaard, redaktører af bind 1
Finn Strudsholm & Kristen Sejrsen, redaktører af bind 2

Indhold

1 Introduktion til drøvtyggernes ernæring…… 1
Peder Nørgaard og Torben Hvelplund
1.1 Indledning…… 2
1.2 Kvæg som husdyr…… 2
1.3 Forskning i ernæring af malkekøer…….. 3
1.4 Præsentation af modelko…….. 6
1.5 Afslutning…… 7
1.6 Referencer…… 7

2 Drøvtyggernes karakteristika…….. 11
Peder Nørgaard og Torben Hvelplund
2.1 Indledning…… 12
2.2 Zoologisk klassificering og global lokalisering…….. 12
2.3 Anatomiske karakteristika……... 14
2.4 Fordøjelse og næringsstofforsyning…… 21
2.5 Unikke aspekter ved ernæring af drøvtyggere……. 25
2.6 Laktation…….. 27
2.7 Foderforsyning i det industrialiserede kvæghold…… 33
2.8 Afslutning…… 33
2.9 Referencer…… 34

3 Fodermidlernes karakteristika…… 39
Karen Søegaard, Hanne H. Hansen og Martin Riis Weisbjerg
3.1 Indledning…… 40
3.2 Planternes opbygning og karakteristika…….. 41
3.3 Faktorer der påvirker afgrødekvaliteten…….. 48
3.4 Betydningen af konservering og lagring for grovfoderet…… 53
3.5 Betydningen af behandling og lagring for kraftfoderet…….. 62
3.6 Afslutning og perspektiver…… 65
3.7 Referencer…… 65

4 Metoder til bestemmelse af kemisk sammensætning og tilgængelighed….. 69
Martin Riis Weisbjerg og Torben Hvelplund
4.1 Indledning…… 70
4.2 Principper for fodermiddelfraktionering……. 71
4.3 Kemisk sammensætning og analyser…….. 73
4.4 Bestemmelse af biologisk tilgængelighed af organisk stof……. 76
4.5 Bestemmelse af biologisk tilgængelighed af protein…… 81
4.6 Kemisk analysering/fraktionering i fremtidige systemer til fodermiddelvurdering…….. 83
4.7 Referencer…… 84

5 Antinutrielle faktorer og uønskede stoffer i fodermidler samt giftige planter…… 87
Peder Nørgaard og Torben Hvelplund
5.1 Indledning…… 88
5.2 Definitioner…….. 88
5.3 Sekundære plantemetabolitter (SPM) i foderplanter…… 91
5.4 Foderstofforureninger (FSF)…… 96
5.5 Antinutrielle virkninger…… 100
5.6 Patologisk virkning af US…… 104
5.7 Negativ virkning af US på de animalske produkters kvalitet…….. 109
5.8 Metoder til eliminering af US herunder offentlige foranstaltninger…… 111
5.9 Antinutrielle faktorer og uønskede stoffer i modelkoens foder…… 114
5.10 Afslutning…… 115
5.11 Referencer…… 116

6 Optagelse af foder og drøvtygning……... 119
Peder Nørgaard
6.1 Indledning…… 120
6.2 Optagelse af foder…… 121
6.3 Drøvtygning…… 123
6.4 Tyggeaktivitet…… 129
6.5 Foderoptagelse og tyggetidsindeks…… 132
6.6 Spytsekretion…… 134
6.7 Vommotorik…… 138
6.8 Estimeret ædetid, drøvtygningstid og spytsekretion ved modelko…….. 140
6.9 Afslutning…… 142
6.10 Referencer…… 142

7 Regulering af foderoptagelsen…… 147
Klaus Lønne Ingvartsen og Verner Friis Kristensen
7.1 Indledning…… 148
7.2 Definitioner…… 148
7.3 Faktorer, der påvirker foderoptagelsen, og teorier for foderoptagelsens regulering…… 150
7.4 Den centrale regulering og integration af stimuli…… 155
7.5 Fysisk regulering – formavernes kapacitet…….. 160
7.6 Fysisk regulering – foderets fordøjelighed og passage…… 165
7.7 Forgæringsprodukter og vommiljø…… 167
7.8 Stofskifteregulering – næringsstoffer og metabolitter…… 169
7.9 Stofskifteregulering – hormonelle signaler…… 172
7.10 Stofskifteregulering og kropsdepoter…….. 177
7.11 Foderpræferencer og hedonistisk adfærd…… 180
7.12 Eksterne stimuli…….. 184
7.13 Immunsystemets indflydelse på foderoptagelsen…… 187
7.14 Afslutning…… 188
7.15 Referencer…… 191

8 Mikrobiel omsætning i formaverne…… 211
Niels Bastian Kristensen, Torben Hvelplund, Martin Riis Weisbjerg og Peder Nørgaard
8.1 Indledning…… 212
8.2 Forgæring i vommen…… 212
8.3 Vommens mikrobiologi……... 223
8.4 Vommens fysisk-kemiske miljø…….. 226
8.5 Væske- og partikelpassagens betydning for den mikrobielle omsætning…… 230
8.6 Produktion af SCFA i vommen…… 233
8.7 Afslutning…… 235
8.8 Referencer…… 235

9 Kulhydratomsætningen i mave-tarmkanalen…… 239
Martin Riis Weisbjerg, Peter Lund og Torben Hvelplund
9.1 Indledning……..…… 240
9.2 Kulhydraternes opbygning og forekomst…… 240
9.3 Omsætning af sukre i fordøjelseskanalen……..…… 244
9.4 Omsætning af stivelse i fordøjelseskanalen……..…… 246
9.5 Cellevægskulhydraternes nedbrydning i fordøjelseskanalen……..….. 251
9.6 Cellevægskulhydraternes passagekinetik i vommen…… 257
9.7 Associative effekter……..… 266
9.8 Forudsigelse af kulhydratomsætningen i de enkelte mave-tarmafsnit.… 267
9.9 Afslutning……..… 275
9.10 Referencer……..… 276

10 Proteinomsætningen i mave-tarmkanalen og dens kvantificering……... 281
Torben Hvelplund, Jørgen Madsen, Lorenzo Misciattelli og Martin Riis Weisbjerg
10.1 Indledning…… 282
10.2 Proteinernes opbygning…… 283
10.3 Endogen tilførsel af protein gennem fordøjelseskanalen……..… 285
10.4 Nedbrydning af protein i vommen…… 287
10.5 Mikrobiel proteinsyntese i vommen…… 295
10.6 Recirkulering af kvælstof til vommen……. 301
10.7 Fordøjelighed af protein i tyndtarmen……. 301
10.8 Fordøjelighed af protein i blind- og tyktarmen…… 307
10.9 Afslutning…… 307
10.10 Referencer…… 308

11 Fedtomsætningen i mave-tarmkanalen…….. 313
Christian Friis Børsting, Martin Riis Weisbjerg og John Erik Hermansen
11.1 Baggrund…… 314
11.2 Fedtkilder, -sammensætning og -kvalitet …….. 314
11.3 Analyser af fedtindhold, -sammensætning og -kvalitet…….. 317

11.4 Fedtomsætningen i formaverne…… 318
11.5 Fedtsyrernes fordøjelse og absorption…… 323
11.6 Afslutning…… 328
11.7 Referencer…… 328

12 Absorption og omsætning af mineraler……. 331
Torben Larsen og Jakob Sehested
12.1 Indledning…… 332
12.2 Livsnødvendige mineraler (elementer)…… 332
12.3 Makro/mikroelementer…… 332
12.4 Nye livsnødvendige elementer (?)…… 333
12.5 Mineraler/mineralstoffer/elementer…… 333
12.6 Mineralernes funktion…… 334
12.7 Tab af mineral ved omsætning…… 334
12.8 Dyrenes behov for mineraler…… 335
12.9 Hvor meget mineral…… 336
12.10 Anbefalinger og normer…… 337
12.11 Optagelse og absorption i mave-tarmkanal…… 338
12.12 Forhold der påvirker optagelsen af mineraler…… 339
12.13 Mucosablokering…… 341
12.14 Regulering af organismens beholdning af mineral – homeostase…… 341
12.15 Kropsreserver og deponering…… 343
12.16 De essentielle elementer…… 343
12.17 Referencer…… 369

13 Absorption og omsætning af vitaminer……. 375
Søren Krogh Jensen
13.1 Indledning…… 376
13.2 Naturlig forekomst af vitaminer…… 376
13.3 Malkekoens behov for vitaminer…… 377
13.4 Analyse af og tilgængelighed af vitaminer…… 378
13.5 Omsætning og absorption af vitaminer i fordøjelsessystemet…… 378
13.6 Biologisk funktion og behov for vitaminer…… 379
13.7 Afslutning og perspektiver…… 386
13.8 Referencer…… 386

14 Næringsstoffernes absorption og tilgængelighed for de perifere væv…… 389
Niels Bastian Kristensen, Lorenzo Misciattelli og Allan Danfær
14.1 Baggrund…… 390
14.2 Absorption generelt…… 391
14.3 Absorption af kortkædede fedtsyrer…… 392
14.4 Kvantitativ beskrivelse af kortkædede fedtsyrers absorption…… 394
14.5 Omsætning af mellem- og langkædede fedtsyrer i formaveepitelet…… 396
14.6 Ammonium og urea udveksling mellem blodet og mave-tarmkanalen…… 397
14.7 Absorption af aminosyrer…… 398
14.8 Portåregenfinding af essentielle aminosyrer…… 398

14.9 Portåregenfinding af ikke-essentielle aminosyrer…… 399
14.10 Proteineksport fra de portåredrænede væv…… 400
14.11 Absorption af mellem- og langkædede fedtsyrer fra tyndtarmen…… 401
14.12 Absorption af kulhydrat…… 402
14.13 Kvantitativ næringsstofomsætning i PDV og nettoabsorption til portåreblodet…… 402
14.14 Leveren…… 404
14.15 Omsætning af kortkædede fedtsyrer i leveren…… 405
14.16 Omsætning af mellem- og langkædede fedtsyrer i leveren…… 406
14.17 Omsætning af aminosyrer i leveren…… 407
14.18 Kvantitativ næringsstofomsætning i leveren og nettoafgivelse over splanknikus…… 409
14.19 Afslutning…… 411
14.20 Referencer…… 411

15 Næringsstofomsætning i ekstrahepatiske væv…… 419
Torben Gosvig Madsen og Mette Olaf Nielsen
15.1 Indledning…… 420
15.2 Næringsstofpuljer og deres omsætning…… 421
15.3 Hormonel regulering af næringsstofomsætning…… 438
15.4 Kvantitativ energi- og N-omsætning hos den lakterende ko…… 446
15.5 Afsluttende diskussion og konklusion…… 454
15.6 Referencer…… 457

16 Fodringens betydning for mælkekirtlernes vækst og udvikling …….. 463
Kristen Sejrsen, Stig Purup, Mogens Vestergaard og Martin Tang Sørensen
16.1 Indledning…… 464
16.2 Mælkekirtlerns vækst og udvikling…… 464
16.3 Fodringens indflydelse på mælkekirtlernes vækst og udvikling…… 472
16.4 Sammendrag og perspektiver…… 484
16.5 Referencer…… 485

17 Tyggetid som mål for foderets fysiske struktur…… 489
Peder Nørgaard
17.1 Indledning…… 490
17.2 Optimal grovfoderandel…… 491
17.3 Laboratoriemetoder til karakterisering af fodermidlers fysiske struktur…… 492
17.4 Principper for brug af tyggetid som et fysiologisk mål for foderets strukturværdi…… 499
17.5 Tyggetidsindeks for kraftfoder…… 500
17.6 Modeller til estimering af tyggetidsindeks for grovfodermidler…… 500
17.7 Tyggetidsindeks og peNDF for ration til modelko…… 502
17.8 Afslutning…… 504
17.9 Referencer…… 505

18 Forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer og ungdyr……. 511
Verner Friis Kristensen og Klaus Lønne Ingvartsen
18.1 Indledning…… 512
18.2 Forskellige modeller til forudsigelse af foderoptagelsen…… 512
18.3 Danske systemer til forudsigelse af foderoptagelsen…… 514
18.4 Systemet for malkekøer…… 520
18.5 Malkekøers foderoptagelseskapacitet…… 521
18.6 Foderets egenskaber…… 532
18.7 Systemet for ungdyr…… 537
18.8 Ungdyrenes foderoptagelseskapacitet…… 537
18.9 Miljøfaktorer der påvirker foderoptagelseskapaciteten…… 541
18.10 Retningslinier til beregning af Femax og Ku…… 543
18.11 Foderets egenskaber…… 546
18.12 Retningslinier for beregning af FFu…… 552
18.13 Forudsigelsernes sikkerhed…… 556
18.14 Referencer…… 557

19 Energivurdering……. 565
André Chwalibog og Torben Hvelplund
19.1 Indledning…… 566
19.2 Grundbegreber ved energivurdering…… 566
19.3 Grundlag for den skandinaviske foderenhed…… 568
19.4 Nye metoder til bestemmelse af foderenheder…… 571
19.5 Sammenligning med andre energivurderingssystemer…… 575
19.6 Afslutning…… 580
19.7 Referencer…… 580

20 Proteinvurdering…….. 583
Torben Hvelplund, Jørgen Madsen og Martin Riis Weisbjerg
20.1 Indledning…… 584
20.2 Fordøjeligt råprotein…… 584
20.3 AAT-PBV-proteinvurderingssystemet…… 586
20.4 Beregning af AAT og PBV fra analyser på foderet…… 587
20.5 Proteinvurdering baseret på individuelle aminosyrer…… 593
20.6 Sammenligning med udenlandske systemer…… 595
20.7 Afslutning…… 599
20.8 Referencer…… 600

21 Modeller af næringsstoffernes fordøjelse og omsætning…….. 603
Allan Danfær
21.1 Baggrund…… 604
21.2 Modeltyper…… 605
21.3 Publicerede modeller…… 609
21.4 Simuleringsmodellen Karoline…… 610
21.5 Simulering af næringsstoffordøjelse og -omsætning…… 618

21.6 Simulering af foderværdi…… 627
21.7 Afslutning…… 630
21.8 Referencer…… 630

22 Indeks……. 635

Introduktion til drøvtyggernes ernæring

1

af Peder Nørgaard [1] og Torben Hvelplund [2]

[1] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

1.1 Indledning

Kontakten mellem mennesket og drøvtyggere er afbildet af Cromanon folket for 25.000 år siden på hulemalerierne i Sydfrankrig. Malerier i de ægyptiske gravkamre illustrerer håndfodring af antiloper, hvis kød var den dyreste fødevare i oldtidens Ægypten. Arkæologiske fund har påvist domesticering af får og geder i det sydvestlige Asien for flere tusinde år siden, og i Thailand har vandbøfler været domesticeret i 5000 år. Ved agerdyrkningens indtog blev får og kvæg i starten opfattet som "tyve", når de græssede på kornmarkerne. I den tidlige fase i domesticeringen blev kvæg og får holdt indespærret om natten i folde omkring beboelsen og dermed uden adgang til at fouragere halvdelen af døgnet, som det stadig praktiseres i Østafrika. Det kortere tidsrum med mulighed for græsning betød en ringere ernæring, mindre vækst og dermed mindre dyr end deres vildtlevende slægtninge, der kunne veksle mellem græsning og drøvtygning både nat og dag. Interessant i denne sammenhæng er, at knoglefund i Tyskland fra, under og efter Romertiden viser tegn på særlig god ernæring af kvæget i Romertidens Tyskland, efterfulgt af mindre knogler og ringere ernæring i slutningen af middelalderen på grund af en voldsom øgning i befolkningstallet, der beslaglagde de knappe ressourcer, der var til rådighed for produktion af føde. I de følgende århundreder er knoglerne gradvist blevet større frem til det 20. århundrede i takt med en forbedret ernæring (Drietsh, 1995).

1.2 Kvæg som husdyr

I Nordeuropa, Nordamerika og New Zealand holdes kvæg som husdyr til produktion af mælk, kød og skind. Indiske og afrikanske køer giver typisk mindre mælk og er magre set i forhold til køer i industrialiserede kvæghold i Nordvesteuropa. I Indien er køerne hellige, de må ikke slagtes, men bruges som trækdyr ved markarbejdet og anvendes også i mindre udstrækning til produktion af mælk samt til produktion af gødning, som tørres til husholdningsbrændsel. I Østafrika tapper nomadefolket, Masaierne, regelmæssigt blod fra deres kvæg til humant konsum, og i store områder anvendes kvæget stadig, ud over som mælkeproducent, også for produktion af gødning, som trækdyr ved varetransport og ved markarbejde. Kvæg holdes for socialt status, til brug for medgift i forbindelse med indgåelse af ægteskaber og som bank i flere områder i Østafrika.

At kvæg også har haft betydning for andet end mælke- og kødproduktion i Danmark fremgår tydeligt af nedenstående citat fra Appel & Mørkeberg (1889), hvor der argumenteres for, at det kun er gennem et rationelt kvægbrug, at det bliver muligt at skaffe megen god og billig gødning. En noget anden problemstilling end den, der møder et moderne kvægbrug anno 2003, hvor gødningsmængden og de næringsstoffer, den indeholder, i mange situationer betragtes som en belastning, når harmonikravene skal opfyldes.

"De smaa Fold af Sædarterne og de yderst tarvelige Græsmarker vidne nok som om, at Jorden paa mange Steder er udpint, og at der må indtræde en Forandring, en Grundforbedring, saaledes at Kvægbruget nu maa blive den Hovedaxe, hvorom hele Landbruget drejer sig, idet det kun er ved et rationelt Kvægbrug, at det bliver muligt at skaffe megen god og billig Gjødning og dennes Tilvejebringelse er en nødvendig Forudsætning for, at vor Agerjord kan give os det størst mulige udbytte, og at Driften kan blive lønnende"

A. Appel & P.A. Mørkeberg (1889)

Oprindelige kvægracer, hvor der ikke er gennemført et systematisk avlsarbejde for at øge mælkeproduktionen, producerer typisk kun 3-6 l mælk dagligt i nogle få måneder, hvorimod de højtydende, forædlede mælkekvægsracer som Jersey, RDM, SDM kan producere fra 50 til 75 kg mælk dagligt, når deres ydelse topper 3-4 uger efter kælvning. Kødracekøerne som Charolais, Angus og Hereford producerer fra 8-15 l mælk dagligt.

I Danmark blev avlsarbejdet i retning af at øge køernes mælkeproduktionsegenskaber stærkt intensiveret fra etableringen af de første andelsmejerier i 1880'erne. De højt forædlede mælkeproduktionsracers yver er fremavlet til en høj mælkeproduktion (se kapitel 16), der fordrer en næringsstofforsyning på 4 til 5 gange koens basale energi- og næringsstofbehov til vedligehold. Udnyttelsen af køernes høje mælkeproduktionspotentiale stiller stigende krav til fodringen og til en optimal forsyning med næringsstoffer. Dette blev demonstreret allerede ved rekordforsøgene på Stensbygårds og Wedellsborgs avlsbesætninger i årene 1948-1949 af Larsen & Eskedal (1952). De 110 køer i Stensbygårds avlsbesætning ydede gennemsnitlig 6600 kg 4 % mælk pr. år allerede i 1950 sammenlignet med et gennemsnit for alle kontrollerede køer i Danmark på 3500 kg pr. år. Ydelsen for en gruppe på 10 forsøgskøer på Stensbygård blev forsøgt øget yderligere via hyppig malkning og fodring (4 x dagligt). Køerne opnåede en gennemsnitlig årlig ydelse på 11000 kg 4 % mælk i 2 år i træk og med en beregnet fodereffektivitet på 2,4 kg 4 % mælk pr. produktionsfoderenhed sammenlignet med normen på 2,5 kg 4 % mælk pr. FE i forsøgsåret 1946 og 1947. I 1948 blev der introduceret en forbedret fodring med 4 gange kraftfodertildeling og malkning for 6 køer i Wedellsborgs avlsbesætning. Dette medførte en 250 % stigning i den årlige mælkeydelse til 10400 kg 4 % mælk, sammenlignet med, at den højestydende kontrollerede ko i Danmark samme år ydede 13700 kg 4 % mælk, og den højestydende ko i verden indtil da havde på et år ydet 18307 kg 4 % mælk. Til sammenligning ydede rekordkoen "Muranda" i USA 33 tons mælk, svarende til 1 tons fedt og 1 tons mælkeprotein i kontrolåret 1996. Den biologiske masse i denne mælkemængde svarer til behovet for et dyr, der skal vokse 7 tons årligt (Satter et a1., 1999). Hvis rekordforsøgene fra Stensbygård og Wedellsborg skulle gentages i 2003, ville det svare til, at man ved superoptimal ernæring og malkning kunne opnå en stigning i den årlige mælkeydelse til 20000 kg mælk i gennemsnit for de 10 bedste køer i en dansk besætning på 110 køer, eller svarende til en ydelse pr. årsko på 2,5 gange den årlige gennemsnitsydelse for danske køer på 8000 kg EKM for de 10 % bedste køer i en besætning.

Ovennævnte viser, at koen anno 1950 havde et betydeligt potentiale for produktion af mælk, og for nutidens ko er dette potentiale øget betydeligt. Realisering af potentialet er afhængig af mange faktorer, hvor fodringen er en betydende faktor, da næringsstofforsyningen skal være i orden, for at køer kan præstere ydelser, som er opnået både i højtydende besætninger og på enkeltkoniveau, som det var tilfældet med ovennævnte rekordko i USA. Fremtidens udfordring inden for ernæringen er bl.a. gennem forskning og udvikling at stille den nødvendige viden til rådighed for det praktiske kvægbrug, så dette kan realiseres, uden at dyrenes sundhed og velbefindende kompromitteres.

1.3 Forskning i ernæring af malkekøer

Den fortsatte produktivitets- og effektivitetsudvikling inden for mælkeproduktionen forudsætter en sikker fodervurdering og et klart billede af den kvantitative virkning af forskellige typer og mængder af tilskudsfoder på foderoptagelse, fordøjelse, næringsstof-

omsætning og næringsstoffordeling mellem kropsdepoter og mælk. Det traditionelle danske Normfodringsprincip (Frederiksen et al., 1931) til fodring af malkekøer på stald efter mælkeydelse er blevet erstattet af nye principper i takt med frembringelse af ny viden.

Det har været centralt i forskningen inden for ernæring af malkekøer at identificere principper og metoder for måling og vurdering af fodermidlernes indhold af energi og næringsstoffer. Fodermidlernes ernæringsmæssige egenskaber har dannet grundlag for udvikling af principper for optimal tildeling og sammensætning af tilskudsfoder/kraftfoder med henblik på høj mælkeydelse, høj næringsstofudnyttelse, passende tilvækst samt forebyggelse af ernæringsbetingede sygdomme.

Udvikling og brug af nye metoder har gennem de sidste 50 år gradvist forøget forståelsen af de komplekse fordøjelsesprocesser i drøvtyggernes fordøjelseskanal og omsætningen af næringsstoffer i de forskellige kropsvæv. Studier på heldyrsniveau over foderoptagelse, daglig tilvækst, mælkeproduktion, energibalance, kvælstofbalance samt dyrets fedtbalance ved indirekte metoder er eksempler på nogle forskningsområder, der har bidraget med øget viden om malkekøernes ernæring.

Udvikling af teknikker til studier af foderets fordøjelse og omsætning i fordøjelseskanalen har omfattet vomfistulering, fistulering af tyndtarmen ved duodenum og ved ileum, udvikling af markørteknikker til måling af fordøjelighed af de forskellige næringsstoffraktioner i de enkelte tarmafsnit, markører for bestemmelse af størrelsen af den mikrobielle proteinsyntese i formaverne, isotopteknikker til studier af N-omsætning i fordøjelseskanalen og SCFA-produktion og absorption over vomepitel, estimering af spytproduktion ved brug af øregangsfistulerede dyr, måling af tyggeaktivitet ved registrering af kæbebevægelser samt anvendelse af næringsstof- og hormonniveauer i blod, leverbiopsier, knoglebiopsier og mælk til fastlæggelse af dyrenes næringsstoftilstand.

Forskningen har bl.a. ført til udvikling af strategifodringsprincippet, fyldefaktorsystemet, tyggetidsindekssystemet, AAT-PBV-systemet til forudsigelse af aminosyreabsorptionen i tyndtarmen og kvælstofbalancen i vommen samt simulering af næringsstofomsætningen ved brug af computerbaserede heldyrsmodeller.

Tabel 1.1 giver en oversigt over nogle markante milepæle inden for forskningen vedrørende ernæring af drøvtyggere, hvor både ældre milepæle, der har haft en markant indflydelse på den videre udvikling, samt både danske og udenlandske milepæle af nyere dato, er medtaget og er samtidig angivet med referencer for yderligere studier i originallitteraturen, men er for de flestes vedkommende også yderligere omtalt i de efterfølgende kapitler.

Tabel 1.1 *Udviklingen i forskningsmetoder og erkendelser af biologiske mekanismer inden for ernæring af drøvtyggere med specielt fokus på malkekøer*

Markante milepæle	Referencer
Weende-analyse: kemisk sammensætning af foderet	Hennberg & Stohmann, 1860
Holdforsøg med malkekøer. Sammenligning mellem kraftfoder og roer	Fjord, 1889
Stivelsesværdisystem baseret på fedtaflejring hos stude	Kellner, 1905
Koen har behov for flere forskellige næringsstoffer, og et foders næringsværdi kan derfor ikke beskrives med et enkelt tal	Goldschmidt & Kjeldsen, 1905
Den Skandinaviske Foderenhed (SFE)	Hansson, 1913
Energi- og proteinnormer til malkekøer	Frederiksen et al.,1931
Kromoxid som marker ved fordøjelighedsforsøg med malkekøer i DK	Eskedal, 1934
Rekordforsøg med malkekøer: Hyppig fodring og malkning	Larsen & Eskedal, 1952
Måling af spytsekretion	Bailey, 1961
Foderets indhold af strukturelle fibre: NDF, ADF og lignin	van Soest, 1963
Fordøjelighed målt ved in vitro forgæring med vomsaft	Tilley & Terry, 1963
Mælkeproduktion på proteinfrit foder	Virtanen et al., 1966
Måling af næringsstoffordøjelse i forskellige afsnit af fordøjelseskanalen på køer fistuleret ved duodenum og ileum	van't Klooster et al., 1969
Betydning af grovfoder/kraftfoderforholdet for næringsstoffordeling mellem yver og kropsvæv	Flatt et al., 1969a,b
Måling af N-omsætning i fordøjelseskanalen med isotopteknik	Nolan & Leng, 1974
NIR[a)]: Fysisk metode til forudsigelse af kemisk sammensætning og fordøjelighed af grovfoder	Norris et al., 1976
In sacco teknik til måling af fodermidlers nedbrydning i vom	Ørskov & McDonald, 1979
Strategifodring af malkekøer	Østergård, 1979
Fyldefaktorsystem: Metode til estimering af foderoptagelse; malkekøer	Kristensen, 1983
Fyldefaktorsystem: Metode til estimering af foderoptagelse; ungdyr	Ingvartsen, 1992
Metode til estimering af fodermidlers tyggetid	Nørgaard, 1983
Nyt proteinvurderingssystem, AAT-PBV-systemet	Hvelplund & Madsen, 1990
Simuleringsmodel for malkekoens næringsstofomsætning	Danfær, 1990
Enzymmetode til måling af fordøjelighed af kraftfodermidler	Weisbjerg & Hvelplund, 1993

a) Nær infrarød reflektionsspektroskopi.

1.4 Præsentation af modelko

De følgende kapitler i denne bog beskriver karakteristiske ernæringsmæssige egenskaber ved de typisk anvendte fodermidler til drøvtyggere i Danmark, fordøjelsesprocesserne i de forskellige afsnit af fordøjelseskanalen med fokus på vommen, metaboliseringen af de absorberede næringsstoffer i kropsvævene og den hormonale regulering heraf samt metoder til kvantificering af fodermidlernes ernæringsmæssige egenskaber og til forudsigelse af kvægs foderoptagelse. Disse beskrivelser er forsøgt appliceret på en modelko (Tabel 1.2), der svarer til en typisk dansk malkeko anno 2000. Dette er gjort for at gøre beskrivelserne konkrete og anvendelige i den praktiske fodring af kvæg.

Tabel 1.2 viser foderplanen for en modelko, som anvendes til illustration af næringsstofomsætningen i fordøjelseskanalen og intermediære væv i kapitlerne 5, 6, 14, 15, 17 og 21. Foderplanen er beregnet i november 1999 ved brug af Bedriftsløsningen, Landskontoret for Kvæg, til en gruppe ældre SDM/RDM-malkekøer opstaldet i løsdriftsstald med en ydelse pr. årsko på 8000 kg mælk (EKM). Der anvendes strategifodring (Østergaard, 1979) med 24 uger med konstant kraftfodertildeling. Det er valgt at fodre koen med græsensilage, valset byg samt rapskager, der alle anvendes i både traditionelle og i økologiske kvægbesætninger. Græs er drøvtyggernes naturlige føde, men en høj mælkeydelse i den intensive mælkeproduktion i Nordeuropa kan kun opnås ved at supplere græsmarksafgrøderne med kraftfoder i form af f.eks. korn samt oliekager som eksempelvis rapskager. Tildelingen af korn og oliekager har betydning for koens ensilageoptagelse, den mikrobielle omsætning i formaverne og for miljøet i formaverne. Omsætningen i vommen har betydning for næringsstofforsyningen til mælkesyntesen i koens yver.

Modelkoen har døgnet rundt ubegrænset adgang til græsensilage suppleret med restriktiv tildeling af 3,9 kg kraftfoder 2 gange dagligt kl. 7 og kl. 15. Kraftfoderet består af valset byg og rapskager som vist i Tabel 1.2. Typiske egenskaber ved fodermidlerne og anvendte laboratoriemetoder til analyse af fodermidlerne er beskrevet i henholdsvis kapitel 3 og 4. De ernæringsmæssige egenskaber for de 3 fodermidler, som er anvendt i beregningerne, er hentet fra fodermiddeltabellen (Møller et al., 2000). Rapskagerne indeholder glukosinolater, og ensilagen kan indeholde anaerobe sporer, der kan have en uønsket virkning på henholdsvis mælkens smag og mælkens egnethed til ostefremstilling som beskrevet i kapitel 5.

Tabel 1.2 *Daglig foderplan for modelko af tung race i løsdriftsstald 4-24 uger efter kælvning ved et produktionsniveau på 8000 kg EKM årsko*

Fodermidler	Byg	Rapskage	Kløvergræsensilage	Dagsration
Foderkode [a)]	201	145	521	
Fodermængde, kg	4,6	3,2	Ad libitum ~ 35,3	43,1

a) Fodermiddeltabel: Møller et al. (2000).

Koen forventes dagligt at kunne æde 35 kg græsensilage estimeret ved brug af fyldefaktorsystemet (FF). Reguleringen af foderoptagelsen og metoder til at forudsige foderoptagelsen er beskrevet i henholdsvis kapitel 7 og 18. Energiværdien af den samlede dagli-ge foderoptagelse er beregnet til 18,9 foderenheder (FE) efter principper beskrevet i kapitel 19. Fordøjelsen af foderet forventes at medføre en daglig absorption af 1685 g aminosyrer i tyndtarmen (se kapitel 20). Koen forventes dagligt at anvende 12 timer på at æde og drøvtygge det samlede foder (se kapitel 6 og 17). Den mikrobielle omsætning af kulhydrat og protein i koens formaver er beskrevet i kapitel 8, 9 og 10. Kapitel 10 og 20 indeholder en beskrivelse af metoder til måling af den mikrobielle proteinomsætning i formaverne samt metoder til estimering af mængden af aminosyrer (AAT), der kan forventes at blive absorberet i tyndtarmen. I kapitel 11 beskrives, hvordan foderets indhold af umættede fedtsyrer delvis mættes i vommen og fordøjes i tyndtarmen. Absorptionsprocesserne i fordøjelseskanalen og omsætningen af næringsstofferne i leveren er beskrevet i kapitel 14, ligesom omsætningen af næringsstofferne og den hormonale regulering af optagelse og metabolisering af næringsstofferne i mælkekirtlerne, musklerne og fedtdepoter er beskrevet i kapitel 15. I kapitel 21 er der opstillet en samlet model for absorptionen af energigivende næringsstoffer, deres metabolisering i leveren samt forbruget af næringsstoffer til sekretion af mælk, aflejringen af fedt og protein i kroppen.

Bogens 20 kapitler omtaler således vigtige aspekter vedrørende næringsstofomsætning og fodervurdering og indeholder i kronologisk rækkefølge et kapitel, der omhandler en beskrivelse af drøvtyggernes karakteristika. Derefter tre kapitler med fokus på foder. Foderoptagelsen og dens regulering beskrives i to kapitler. Fordøjelse er behandlet i fire kapitler, hvor foderets energigivende bestanddele omtales efterfulgt af to kapitler, som omhandler omsætning af ikke energigivende næringsstoffer. Næringsstofomsætning er behandlet i tre kapitler, og endelig afsluttes der med fem kapitler, som omhandler fodervurderingssystemer.

1.5 Afslutning

Intentionen med denne bog er at opdatere tilgængelig viden vedrørende fordøjelse, næringsstofomsætning og vurdering af de ernæringsmæssige egenskaber ved foder til kvæg samt at beskrive de traditionelle danske fodervurderingsmetoder. Det er forfatternes håb, at bogen kan finde anvendelse i kvægbruget, foderstofindustrien, rådgivningen, forskningen samt i uddannelsen på landbrugsskoler og på universitetsniveau. Det er ligeledes vort håb, at bogen kan inspirere til fortsat udvikling af nye produktivitetsfremmende fodringsmetoder, samt til udvikling af foderforarbejdnings-, konserverings- og analysemetoder til gavn for både det traditionelle og økologiske kvægbrug.

1.6 Referencer

Appel, A. & Mørkeberg, P.A. 1889. Meddelelser om kvægbrugets udvikling i Danmark i de sidste 25- 35 år og særlig dets udvikling på Fyen og Lolland-Falster. Landboskrifter. Schubothes Boghandel, Kjøben-havn, 245 pp.

Bailey, C.B. 1961. Saliva secretion and its relation to feeding in cattle. 3. The rate of secretion of mixed saliva in the cow during eating, with an estimate of the magnitude of the total daily secretion of mixed saliva. Brit. J. Nutr. 15, 443-451.

Clark, D.A. & Jans, F. 1995. High forage use in sustainable dairy systems. Recent Developments in the Nutrition of Herbivores. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds). Proceedings of the 4th International Symposium, September 11-15, 1995, 497-526.

Danfær, A. 1990. A dynamic model of nutrition digestion and metabolism in lactating dairy cows, Rapport nr. 671. Forskningscenter Foulum, 511 pp.

Driesch, A. von den. 1995. Domestic ruminants: Their incorporation and role in early rural societies. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 1-20.

Eskedal, H.W. 1934. Nogle fodermidlers fordøjelighed bestemt ved forsøg med grupper af malkekøer. In: 155. Beretning fra Forsøgslaboratoriet. Frederiksberg Bogtrykkeri, København. 11-104.

Fjord, N.J. 1889. 2det aars fodringsforsøg med malkekøer: Sammenligning mellem kraftfoder og roer. 17. Beretning fra Forsøgslaboratoriet. København.

Flatt, W.P., Moe, P.W., Moore, L.A., Hooven, N. W., Lehman, R.P., Ørskov, E.R. & Hemken, R.W. 1969a. Energy utilization by high-producing dairy cows. I Experimental design, ration composition, digestibility data and animal performance during energy balance trials. In: Blaxter, K.L., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (eds). Proceeding of the 4. Symp. on energy metabolism of farm animal. EAAP pub., 221-234.

Flatt, W.P., Moe, P.W., Munson, A.W. & Cooper, T. 1969b. Energy utilization by high-producing dairy cows. II Summary of energy balance experiments with lactating cows. In: Blaxter, K.L., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (eds). Proceeding of the 4. Symp. on energy metabolism of farm animal. EAAP pub., 235-251.

Frederiksen, L., Østergaard, P.S., Eskedal, H.W. & Steensberg, V. 1931. Foderenheder og protein til mælkeproduktion. 136. Beretn. Landøkonomisk Forsøgslaboratorium, Frederiksberg, 256 pp.

Hansson, N. 1913. En ny metod för beräkning af fodermedlens produktionsvärde ved utfodring af mjölkkor. In: Meddelande Nr: 85 fra centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet. Ivar Hæggströms Boktryckeri Aktiefolag, Stockholm.

Henneberg, W. & Stohmann, F. 1860. Beitrage zur Begründung einer rationellen Futterung der Wiederkauer. Vol. 1. F.U. Schwetschtke und Sohn. M. Bruhn, Braunschweig, Cf. Flatt, 1988.

Hvelplund, T. & Madsen, J. 1990. A study of the quantitative nitrogen metabolism in the gastro-intestinal tract, and the resultant new protein evaluation system for ruminants. The AAT-PBV system. Thesis, Department of Animal Science, KVL, Copenhagen, 215 pp.

Ingvartsen, K.L. 1992. A system for prediction of voluntary feed intake in growing cattle and use of feed intake to monitor performance. Ph.D. Thesis. The royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, 212 pp.

Kellner, O. 1905. Die Ernährung der Landwirtschaftlichen Nutztiere. 1. Ausg. (1905), 1924, P. Parey, Berlin.

Kristensen, V.F. 1983. Styring af foderoptagelsen ved hjælp af foderrationens sammensætning og valg af fodringsprincip. In: Østergaard, V. & Neimann-Sørensen, A. (eds). Optimale foderrationer til malkekoen. Foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion. 551. Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg, København: Frederiksberg Bogtrykkeri, 7.1-7.35.

Larsen, L.H & Eskedal, H.W. 1952. Fodring af køer med høj mælkeydelse. 260. Beretning fra Forsøgslaboratoriet, København, 100 pp.

Møller, J, Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegård, K., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 2000. Fodermiddeltabel. Sammensætning af fodermidler til kvæg. Rapport 91. Landbrugets Rådgivningscenter, Landskontoret for kvæg, 52 pp.

Nolan, J.V. & Leng, R.R. 1974. Isotop techniques for studying the dynamics of nitrogen metabolism in ruminants. Proc. Nutr. Soc. 44, 295-305.

Norris, K.H., Barnes, R.F., Moore, J.E. and Shenk, J.S. 1976. Predicting forage quality by infrared reflectance spectroscopy. J. Anim. Sci. 43, 889-897.

Nørgaard, P. 1983. Fodermidlernes karakteristika. 3.6 Fysisk struktur. In: Østergaard, V. & Neimann-Sørensen, A. (eds). Optimale foderrationer til malkekoen. Foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion. 551 Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg, Frederiksberg Bogtryk, Frederiksberg, 3.37-3.44.

Satter, L.D., Jung, H.G., van Vuuren, A.M. & Engels, F.M. 1999. Challenges in the nutrition of high-producing ruminants. In: Jung, Jr. H.-J.G. & Fahey, G.C. (eds.). Nutritional ecology of herbivores. Proc. of the Vth. int. symp. on the nutrition of herbivores, American Society of Animal Science, USA, 609-646.

Tilley, J.M.A. & Terry, R.A. 1963. A two-stage technique for the in vitro digestion of forages. Brit. Grassld. Soc. 18, 104-111.

van Soest, P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. J. A.O.A.C. 46, 825-835.

van't Klooster, A.Th. & Rogers, P.A.M. 1969. The rate of flow of digesta and the net absorption of dry matter, organic matter ash nitrogen and water. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen, 69-11.

Virtanen, A.I. 1966. Milk production of cows on protein-free feed. Science 153, 1603-1614.

Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1993. Bestemmelse af nettoenergiindhold (FE_k) i råvarer og kraftfoderblandinger. Forskningsrapport nr. 3, Statens Husdyrbrugsforsøg, 39 pp.

Ørskov, E.R & McDonald, I. 1979. The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage. J. Agr. Sci., Camb. 92, 499-503.

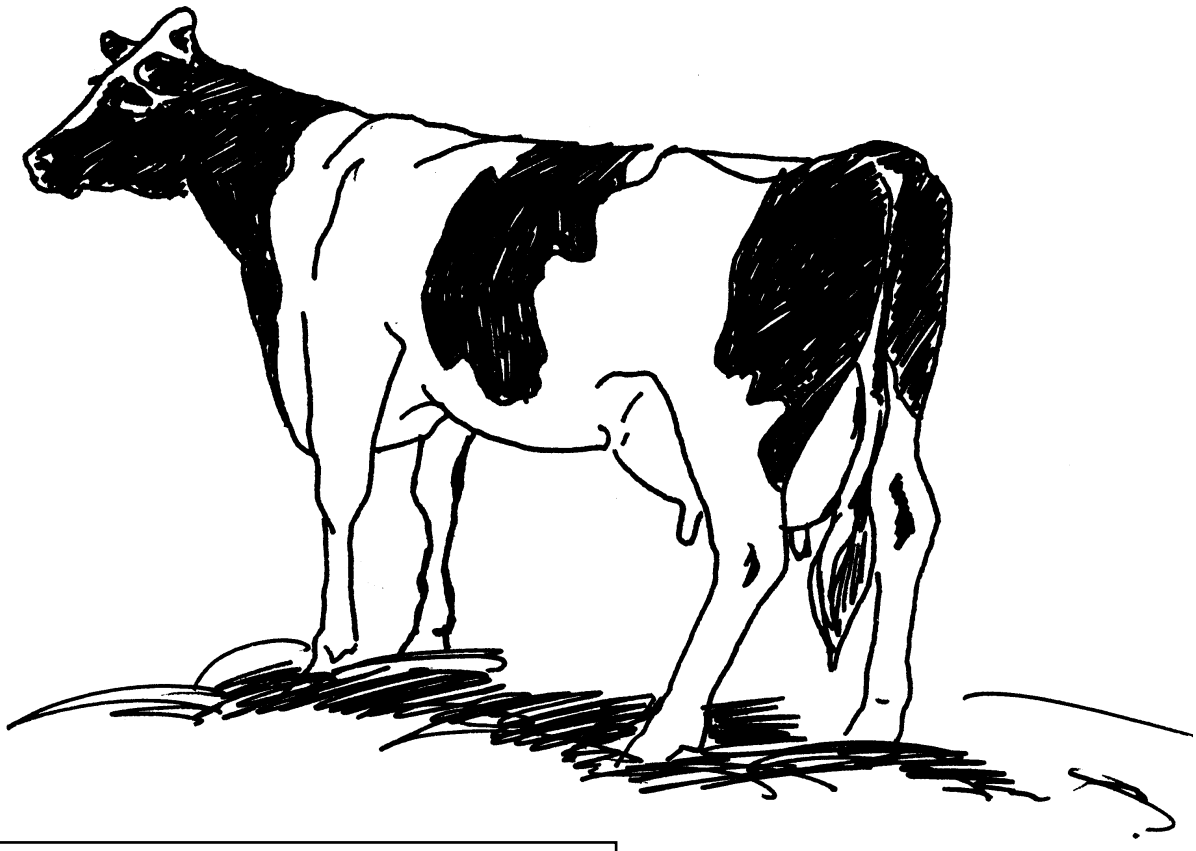
Østergaard, V. 1979. Strategies for concentrate feeding to attain optimum feeding levels in high yielding cows. 482. Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg, Frederiksberg Bogtrykkeri, 144 pp.

Drøvtyggernes karakteristika

2

af Peder Nørgaard [1] og Torben Hvelplund [2]

[1] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

2.1 Indledning

Drøvtyggerne kendes på synet af græssende køer og får på markerne, græssende hjorte i Dyrehaven, giraffer i Zoologisk Have eller fra naturfilm med antiloper græssende på Serengeti-sletten i Østafrika. Men vi ser også græssende heste på markerne, kaniner der tygger på græs eller zebraer og elefanter, der tilsyneladende græsser samme sted som køerne og gnuerne. Hestene græsser tilsyneladende næsten uafbrudt i løbet af dagen, hvorimod køer og får ofte ligger afslappet på marken eller i stalden og tygger drøv. Hvorfor græsser køerne ikke i så lang tid som hestene? Hvorfor tygger køerne drøv? Køerne har 4 maver – er det en fordel eller en ulempe, når græsset skal fordøjes og omsættes til næringsstoffer for yverets daglige syntese af mælk? Med andre ord hvad er karakteristisk for drøvtyggere? Hvordan har evolutionen udviklet de mange forskellige drøvtyggende arter? Har de drøvtyggende husdyr attraktive egenskaber, og er de konkurrencedygtige med hensyn til at omsætte foder til kød og mælk i den moderne husdyrproduktion?

Evolutionen inden for dyreriget har ført til udvikling af drøvtygningslignende funktioner inden for to nulevende zoologiske klasser: drøvtyggere (*Ruminantia*) og kameler (*Tylopoda*). Karakteristisk for disse dyr er, at de sluger plantematerialet kun delvis findelt, de har formaver til mikrobiel forgæring inden tyndtarmen, de gylper formaveindholdet op og tygger på det endnu en gang. Mikrobielt protein bidrager til en væsentlig del af deres aminosyreforsyning, og de er naturens specialister i fordøjelse af plantefibre (van Soest, 1982).

2.2 Zoologisk klassificering og global lokalisering

Underklassen *Ruminantia* tilhører klassen af parrettåede dyr, og er den mest succesfyldte herbivore dyreklasse mht. udnyttelse af jordens store ressourcer af fiberrigt plantemateriale i form af græs, blade, lav og mos. *Ruminantia* udgøres af 4-5 familier: *Bovidae*, *Cervidae*, *Moschidae*, *Giraffidae* og *Tragulidae* (se Tabel 2.1) afhængigt af, om *Tragulidae* medregnes til *Ruminantia*. Kvæg, får og geder tilhører familien *Bovidae*, der i dag er den største og mest udbredte familie med 111 forskellige arter. Hjorte, rensdyr og elge tilhører familien *Cervidae*, der i alt omfatter 37 nulevende arter. Dværghjortene tilhører familien *Tragulidae*. Disse hjorte er de mindste drøvtyggere, og de har en meget simpel formavestruktur sammenlignet med de øvrige arter inden for *Ruminantia* klassen.

Drøvtyggere har været til stede i naturen igennem de sidste 10-20 millioner år. Deres fordøjelseskanal er arkitektonisk og anatomisk designet til fordøjelse af græs. Græs har også vokset på jorden gennem de sidste 10-20 millioner år. Den evolutionære anatomiske udvikling af de forskellige græsarter er sket tidsmæssigt næsten samtidig med den evolutionære anatomiske udvikling og udbredelse af de forskellige arter af drøvtyggere på jordens savanner og græsstepper (van Soest, 1982). Foderoptagelsesadfærd, fordøjelseskanalens anatomiske arkitektur, legemsvægt, morfologisk adaptation af mund og tænder samt spytkirtler er dominerende manifestationer på den evolutionære adaptation. Der er funktionel overlapning i fordøjelseskanalens kapacitet til at fordøje fiberrigt græs mellem drøvtyggende arter, blindtarmsforgærende arter, tyktarmsforgærende arter samt ikke drøvtyggende formaveforgærere, ligesom drøvtyggerne på tværs af arterne er forskellige. Denne variation har givet grundlaget for de enkelte arters specialisering.

Tabel 2.1 *Zoologisk klassificering af drøvtyggende husdyrarter og arter i naturen*

Klasse	Familie og karakteristika	Eksempler på arter	Udvokset størrelse (kg)	Anatomisk karakteristika	Levested	Føde
Ruminantia	*Bovidae*	Geder	20-70	Mager	Husdyr/vilde	Græs, blade
		Får	45-90	Uld	Husdyr	Græs, blade
		Kvæg: Okser *Bos Taurus* (europæisk kvæg) *Bos Indicus* (zebu) *Bos grunniens* (yak)	400-700	 Pukkel over skulder Manke på skulder	Husdyr: Europa & N. Amerika Indien & Afrika Tibet & Kina	Græs
		Bøfler -Vandbøfler -Bison -Afrikansk Bøffel	 400-600 400-600 700-900	Sumpdyr	Husdyr: Sydøstasien Græssteppe Savanne	 Græs, rishalm Græs Græs
		Spring buk	30-50		Savanne, Østafrika	Blade, kviste og græs
		Store Kudu	120-320	Snoede horn	Østafrikas buskstepper	Blade, græs
		Gnuer (koantiloper)	300-400	Høj forkrop manke	Savanne	Græs
	Cervidae	Rådyr Kronhjort Dådyr	25-50	Gevir han	Tempererede skove	Græs, blade og kviste
		Rensdyr	300-400		Tundra	Mos og lav
		Elg	550-700		Nordlige tempererede skove	Græs, blade og kviste
	Moschidae	Moskus hjorte	9-11	Primitive hjorte	Himalayas skove	Blade
	Giraffidae	Giraf	500-2000	Lang hals, lange ben	Savanne	Blade
Ruminantia eller *Tylopoda*?	*Tragulidae* Primitive drøvtyg-gere	Dværghjorte	2-3	4 tæer, ingen horn, simpel 3-4 mave-struktur	Regnskov Sydøstasien, Vestafrika	Blade
Tylopoda	*Camelidae*	Lama	300-400	Ingen pukkel	Andes-bjergene	
		Dromedarer	300-500	1 pukkel, korthåret	Nordafrika, Mellemøsten	Tørre kviste og blade
		Kamel	300-700	2 pukler, lang pels	Kina og Centralasien	

Variationen inden for de forskellige græsarters anatomi og kemiske arkitektur indebærer en variation i de ernæringsmæssige egenskaber. Som eksempler herpå kan nævnes vandbøfler, som er suveræne til at fordøje rishalm. Rådyrene er specialister i selektivt at finde og udvælge de meget let fordøjelige unge bladskud i de tempererede skovområder. Renerne kan leve af den sparsomme bevoksning med lav og mos i de kolde tundraområder i Skandinavien, Sibirien og Canada (van Soest et al., 1995).

Det er karakteristisk, at der kun findes store drøvtyggere som moskusokser og rener i den kolde arktiske natur, hvorimod der lever mange både store og små arter i de tempererede områder samt på den tropiske savanne (Cork et al., 1999). Drøvtyggere kan overleve under ekstrem kulde som i Nordgrønland og under ekstremt høje temperaturer og ringe vandforsyning som i Saharas ørken. Kameler og dromedarer kan overleve med ringe vandforsyning samt af proteinfattige kviste (van Soest et al., 1995).

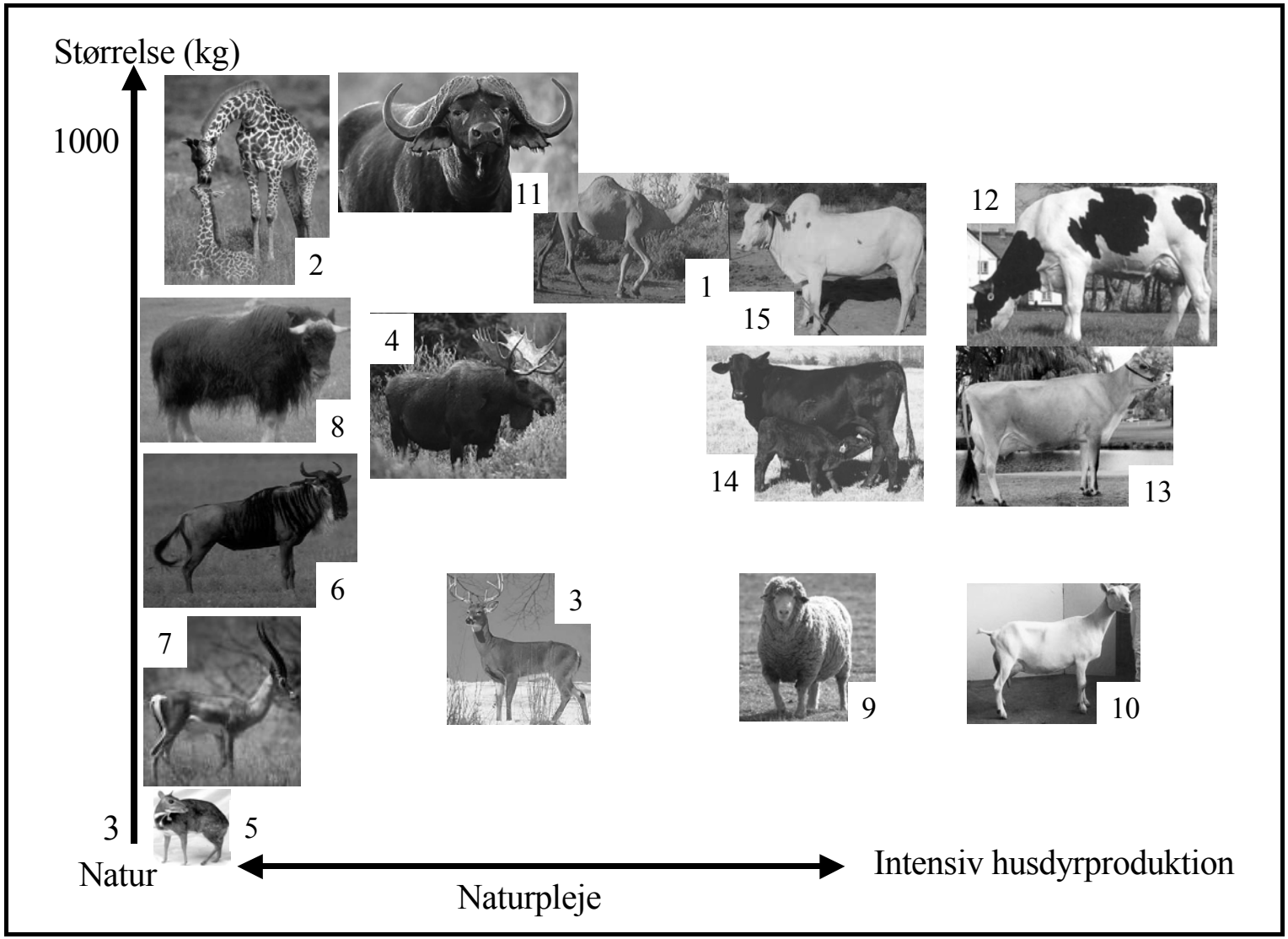
2.3 Anatomiske karakteristika

Drøvtyggerne er generelt temmelig let byggede med 4 lange ben. Drøvtyggerne tilhører klassen af parrettåede dyr med 2 hornbeklædte klove. En del arter har tillige to bagudvendte rudimentære stumper af tæer. Kvægets hud kan være beklædt med sorte, røde, gule, orange eller hvide hår. Fårene har særligt lange, tynde, krusede og isolerende uldhår. Et andet ydre karakteristika er de lakterende moderdyrs yver mellem bagbenene med to eller fire patter. Arterne i familien *Bovidae* som eksempelvis kvæg, får, geder, gnuer og bøfler har 2 lange buede forsvarshorn i panden. Kvægets horn buer opad og bøflernes nedad (se Figur 2.1), hvorimod Kuduens er snoede. Ved en del antilopearter er det kun hannerne, der bærer horn, ligesom kun bukkene blandt hjortene bærer gevir (se Tabel 2.2). I det intensive husdyrhold i Europa og Amerika afhornes kalvene oftest umiddelbart efter fødslen.

Størrelse

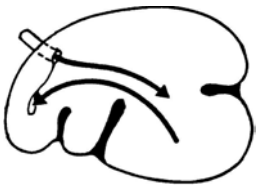
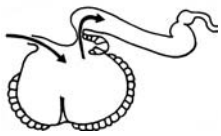
Drøvtyggerne har en varierende udvokset størrelse spændende fra den lille østasiatiske dværghjort med en udvokset vægt på 3 kg til de sydafrikanske bøfler med en vægt på 900 kg (se Tabel 2.1). Der findes både mindre og større planteædende pattedyr i naturen som mus, kaniner, flodheste og elefanter. De største herbivore pattedyr som elefanter og flodheste vejer fra 1 til 3 tons**.** På den afrikanske savanne er næsten alle dyrearter i vægtintervallet mellem 50 og 300 kg drøvtyggere, hvorimod drøvtyggende arter med en legemsvægt lavere end 30 kg eller en legemsvægt større end 600 kg kun udgør en lille andel af de planteædende arter (van Soest, 1982). Den særlige anatomiske struktur af drøvtyggernes fordøjelseskanal giver de største konkurrencemæssige potentialer og fordele til udnyttelse af plantemateriale ved en udvokset legemsvægt fra 60 til 900 kg, som beskrevet i afsnit 2.4, svarende til vægtintervallet for vægten af både de små og de store drøvtyggende husdyr som geder, får og kvæg.

Drøvtyggende husdyr som geder, får og kvæg har en udvokset størrelse på henholdsvis 40-60, 60-75 og 400-700 kg. Jerseykoen har en vægt på 400-450 kg, og de store malkeracer, RDM, SDM og DRH, har en vægt på 600-700 kg afhængig af huld. De specialiserede malkekvægracer og gederacer fremtræder anatomisk som magre og knoglede som eksempelvis Jerseyracen, hvorimod bøfler samt de forædlede kødracer er meget muskuløse og kødfulde (se Figur 2.1).



Figur 2.1 *Drøvtyggende dyr i naturen og i den intensive husdyrproduktion fra forskellige familier og med forskellig størrelse. Camelidae: Dromedar (1), Giraffidae: Giraf (2), Cervidae: Hjort (3), Elg (4), Tragulidae: Dværghjort (5), Bovidae: Gnu (6), Gazelle (7), Moskusokse (8), Får (9), Ged (10), Afrikansk bøffel (11), Kvægracer: Bos Taurus: Holstein-Friesian-ko (12), Jerseyko (13), Angus-ko med kalv (14), Bos Indicus: Zebu-ko (15).*

Tabel 2.2 *Anatomiske karakteristika ved drøvtyggere og kameler*

Zoologisk underklasse	Familie	Arter	Ydre karakteristika	Tandsæt	Antal formaver
Drøvtyggere (*Ruminantia*)	Bovine (*Bovidae*)	Ged Får Kvæg Gnu Antiloper Bøffel	2 spidse buede horn	Bruskplade i stedet for fortænder i overmund. Hjørnetænder i undermund ligner og sidder på linie med de 6 fortænder	3 formaver 
	Cervidae	Dådyr Rener Elge	% har gevir		
	Giraffidae	Giraffer	Skinbelagte horn/gevir		
	Moschidae	Moskus hjorte	Ingen horn	Hjørnetænder [5]	
	Tragulidae [3]	Dværghjorte		Bruskplade i stedet for fortænder i overmund plus 2 store hjørnetænder. Ingen hjørnetænder i undermund	2 formaver [4]
Tylopoda	*Camelidae*	Lama	Ingen pukkel	Tænder i både over- og undermund [2]	2 formaver [1] 
		Dromedar	1 pukkel		
		Kamel	2 pukler		

[1] kameler mangler veludviklet bladmave (Hume & Sakaguchi, 1990)
[2] 6 fortænder plus 2 hjørnetænder i overmunden
[3] meget specielle kindtænder
[4] mangler veludviklet bladmave (Anonymous, 1991)
[5] % har enorme hjørnetænder.

Næringsstofdepoter

Den sparsomme fødeforsyning i lange vintre eller tørre varme perioder i subtroperne og troperne uden grønt græs har ført til selektion af dyr med evne til at danne fedtdepoter. I kolde og tempererede egne er fedtdepoterne fordelt over hele kroppen, hvorimod flere drøvtyggende husdyrarter fra de varme tropiske egne har udviklet særlige fedtdepoter som eksempelvis fedthalede får i mellemøsten, afrikansk og indisk zebu-kvæg med en fedtpukkel på ryggen over forkroppen. Dromedarer og kameler har henholdsvis en og to pukler på ryggen. Fedtdepoterne har været vigtige for overlevelse i de lange kolde og tempererede vintre eller i de tørre sommerperioder i subtroperne og troperne med en begrænset mængde græs. Herefordkvæget er karakteristisk ved, at det opbygger store fedtdepoter til brug om vinteren, når fødemængden er sparsom. Herved sikres ernæringen af de drægtige eller diegivende

moderdyr indtil den nye græsningssæson, og forbedret næringsstofoptagelse kan etableres 2-6 uger efter kælvning. I malkekvægholdet har mobilisering af kropsdepoter stor betydning for mælkeydelsens størrelse i starten af laktationen, og mobiliseret fedt kan energetisk bidrage med op til en 1/3 af den producerede mængde mælk i løbet af en laktation, hvilket dog ikke er enestående blandt pattedyr som eksempelvis hvalrosser, der i de første fire uger af laktationen ligger på land uden fødeindtagelse.

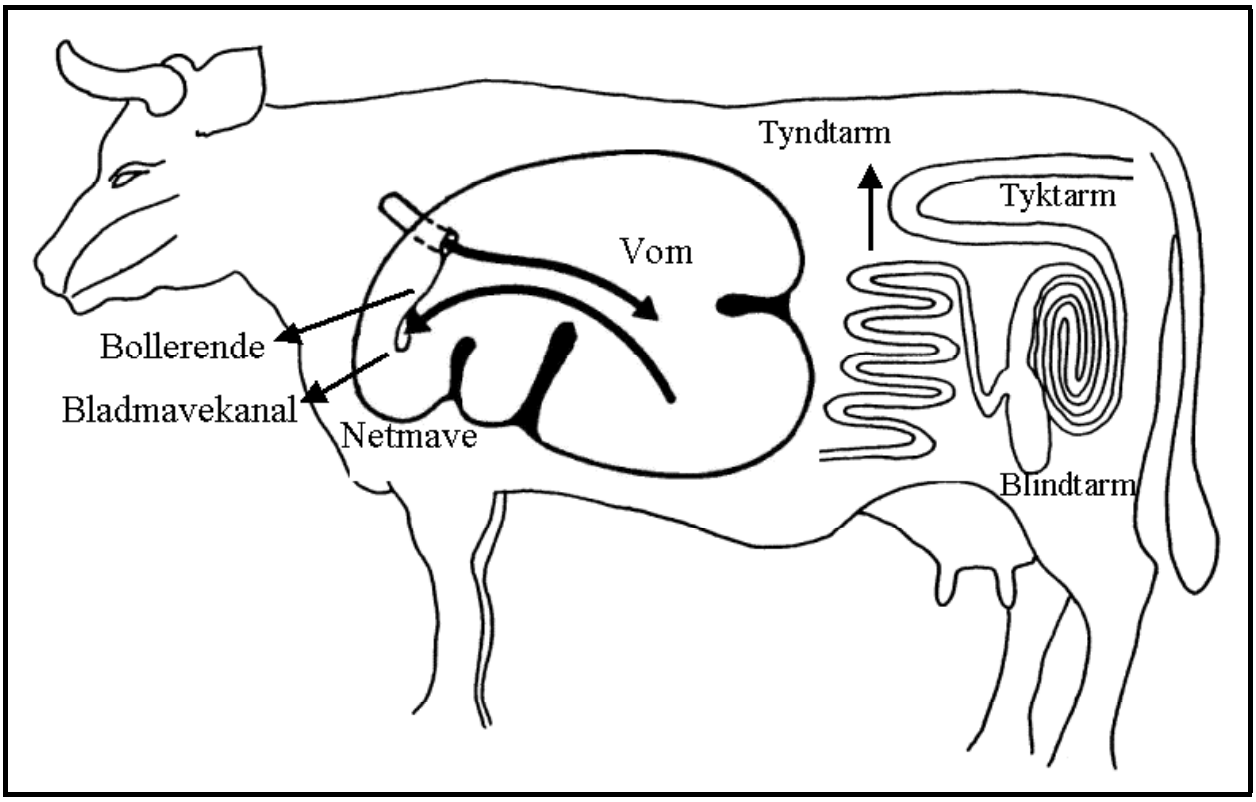
Mund

Drøvtyggerne har en hornbelagt tandplade i overmunden i stedet for tænder. Hjørnetænderne i undermunden har samme fysiske form og sidder i forlængelse af de seks skarpe fortænder. De 8 stribede og fugede kindtænder i hver side af over- og undermunden sidder langt tilbage i munden i forhold til fortænderne. Den lange tunge er et bevægeligt gribeorgan med en ru overflade. Den kan slynge sig om græsset og andre foderemner og trække disse ind i munden, så det kan rives eller bides over, når tandpladen i overmunden og de skarpe fortænder i undermunden lukker sig om det.

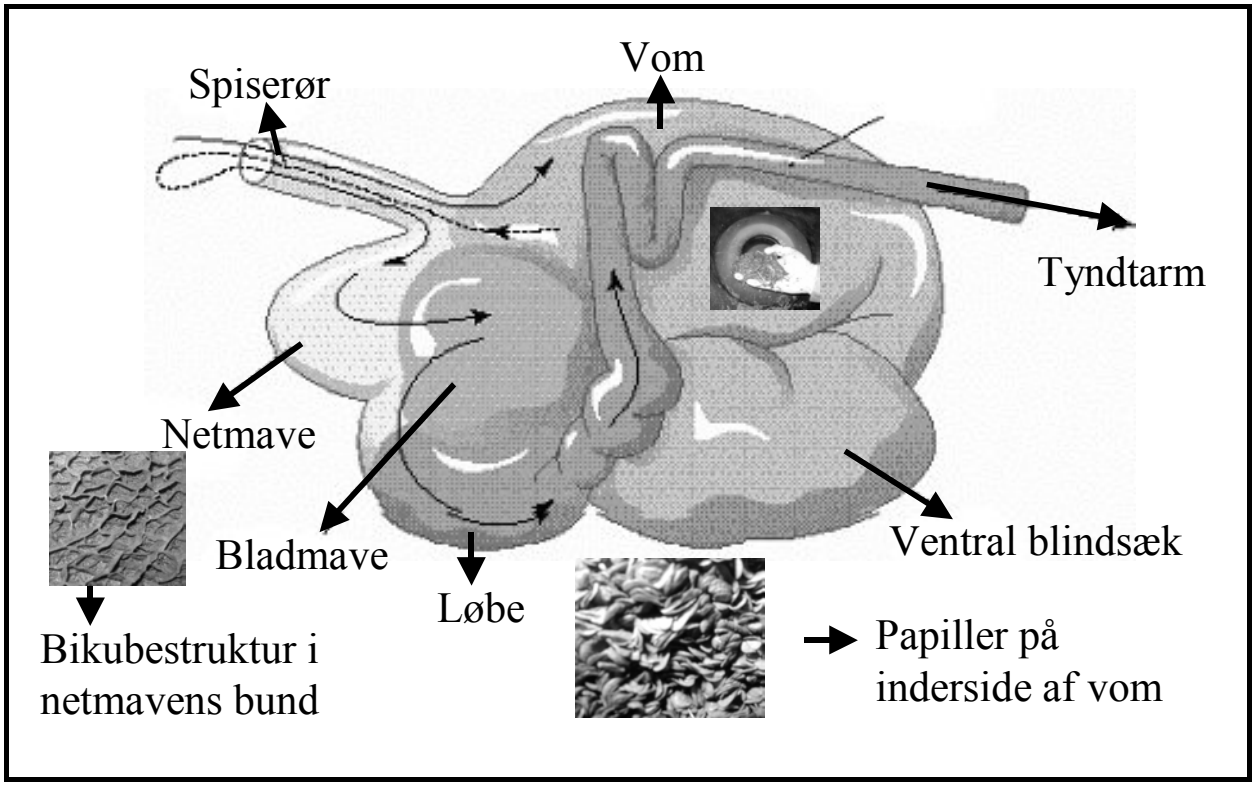
Drøvtyggerne har fire store anatomisk adskilte par af spytkirtler, hvoraf ørespytkirtlerne er de største. Derudover har de en lang række mindre spytkirtler (Nørgaard, 1995). De to ørespytkirtler udgør til sammen 1-2 ‰ af dyrets vægt og bidrager med ca. 40-50 % af den samlede spytsekretion. Små drøvtyggere som antiloper og hjorte har generelt relativt større spytkirtler pr. kg legemsvægt set i forhold til store drøvtyggere som kvæg og bøfler. Drøvtyggere med relativt store spytkirtler er i litteraturen (Kay, 1989) blevet betegnet som ”concentrate selectors” (selekterer foder med høj fordøjelighed) i modsætning til drøvtyggere som kvæg og bøfler, der betegnes som ”roughage eaters” (grovfoderædere) (Hofmann, 1988). ”Concentrate selectors” er typisk små drøvtyggere, som eksempelvis får, geder, hjorte og rådyr, der med deres aflange, lille spidse mund selektivt æder de små, unge, bløde, proteinrige, sukkerholdige og letfordøjelige topskud med et højt indhold af forgærbart kulhydrat pr. kg strukturgivende fibre (NDF) (van Soest et al., 1995), hvorimod kvæg og bøfler næsten uselektivt æder selv stive halmstrå.

Vom

Figur 2.2 og 2.3 viser, hvorledes drøvtyggernes fordøjelseskanal er udvidet fra spiserøret med tre ekstra formaver: vom, netmave og bladmave, inden mavesækken (løben) og tyndtarmen, hvilket er markant forskellig fra enmavede dyr som heste og grise. Drøvtyggernes vom udgøres af tre blindsække: den dorsale, ventrale og craniale blindsæk, der er delvis adskilte med muskelfolder. Netmaven ligger forrest under spiserørets udmunding, og den udgør en yderligere blindsæk, men overfladen har en særlig netstruktur (se Figur 2.3). Passagen fra netmaven til bladmaven sker via bladmavekanalen, der strækker sig vandret fra bunden af netmaven og ind i bladmaven. Åbningen har en maksimal diameter på 1-2 cm ved får og 1-6 cm ved kvæg. Bladmavekanalen er på køer placeret ca. 16 cm under spiserørets udmunding i vommen. Bladmavekanalen åbnes og lukkes i takt med de regelmæssige rytmiske kontraktioner af både netmave og vom (Mathison et al., 1995). Kontraktionerne omfatter en sekventiel sammentrækning af henholdsvis netmaven og de forskellige blindsække med en karakteristisk rækkefølge i forbindelse med drøvtygning, fødeindtagelse eller ved opræbning af vomgas gennem spiserøret.



Figur 2.2 *Dele af koens fordøjelseskanal.*



Figur 2.3 *Koens fire maver med illustration af vompapiller, bikubestruktur i netmavens bund og udtagning af vomindhold via vomfistel. (Organernes placering er ikke anatomisk korrekt på tegningen).*

Vomvæggen er indvendigt beklædt med en slimhinde og med 1-3 mm lange vompapiller, der bidrager til transport af forgæringsprodukter, Na, K og Mg samt væske fra vommen til blodet. Den aktuelle ernæring og produktion af smørsyre har en stor betydning for epitelcellernes vækst og recession (Gálfi et al., 1990). Den hornagtige overflade på vompapillerne er med til at skabe et lukket forgæringskammer uden iltforsyning fra kroppen.

Formavernes volumen udgør 75 % af den samlede fordøjelseskanals, og 20 % af drøvtyggernes samlede volumen udgøres af fordøjelseskanalen. Tabel 2.3 viser, at indholdet i vommen og netmaven udgør 9-13 % af legemsvægten og 70 % af det samlede indhold i fordøjelseskanalen ved kvæg og får, hvilket er lidt lavere end ved kameler, der ikke har en bladmave. Den relative størrelse af bladmaven er 10 gange større ved kvæg end ved får. Ved kvæg udgør bladmaveindholdet typisk 10-14 % af det samlede indhold i fordøjelseskanalen og kun 2 % ved får. Løbens indhold udgør henholdsvis 3-5 % og 5-10 % af det samlede indhold i fordøjelseskanalen på kvæg og får (Mathison et al., 1995). Afsnit i fordøjelseskanalen med forgæringsaktivitet (vom, netmave, blindtarm og tyktarm) udgør hos drøvtyggere 75-80 % af det samlede tarmindhold, omkring 70 % ved heste og omkring 50 % ved grise (van Soest, 1982).

Formavernes indhold består af væske, ufordøjet føde samt af den mikrobielle biomasse. Væskeindholdet i formaverne udgør 10-20 % af dyrets vægt. Procentvis er det generelt større ved får end ved kvæg (Lechner-Doll et al., 1990). Det samlede indhold og indholdet af tørstof i vommen øges med stigende vægt, (0,01 x vægten^{1,16}), svarende til at større drøvtyggere har et forholdsvist større tørstofindhold i vommen pr. kg legemsvægt end små drøvtyggere (Illius & Gordon, 1999).

Forskelle i mave-tarmkanalens opbygning ved henholdsvis "concentrate selectors" og "roughage eaters"

"Concentrate selectors", som eksempelvis får, æder selektivt byghalmens bløde blade og undgår de hårde halmstængler. Køer æder med deres store brede mund både halmblade og halmstrå. "Roughage eaters", som eksempelvis Indiens vandbøfler, kan endda overleve på store mængder visne græsstrå eller gullig rishalm med et lavt proteinindhold og et højt indhold af lignificerede fiberrige cellevægge med lav fordøjelighed.

Tabel 2.3 *Indhold i de forskellige afsnit af fordøjelseskanalen (% af legemsvægt) ved kvæg, får, kameler, heste og grise (mod. efter van Soest, 1982)*

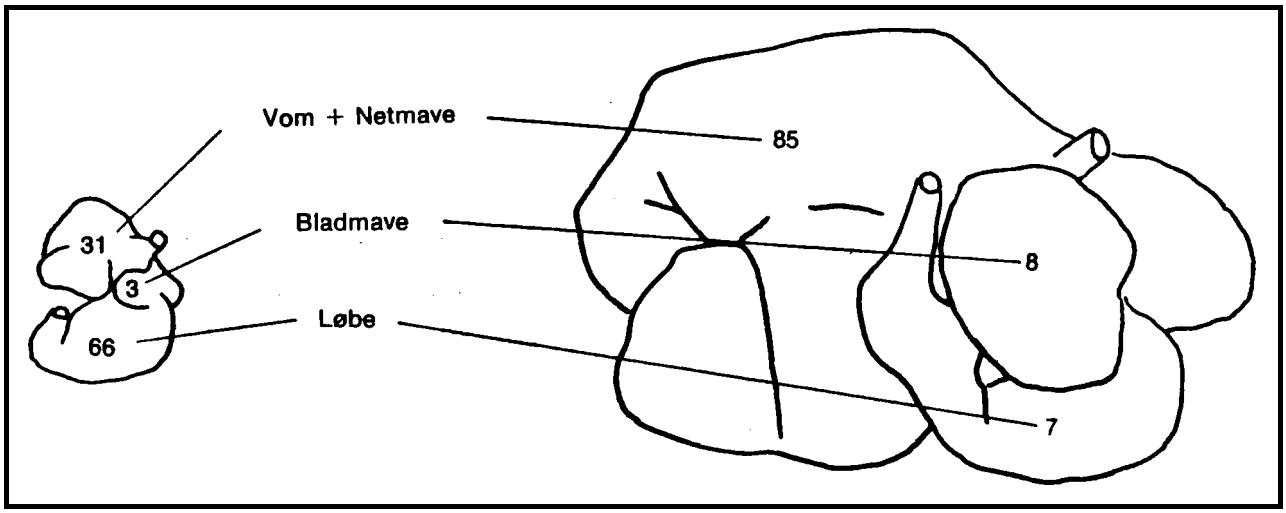
Dyreart	Total	Vom + netmave	Bladmave	Løbe (mave)	Tynd-tarm	Blindtarm	Tyktarm + endetarm
Kvæg	13-18	9-13	1-3	0,5	1-2,3	0,8	0,8-1,5
Får	12-19	9-13	0,1-0,3	0,7-1,6	1-1,6	1-1,6	0,5-0,7
Kameler	-	10-17		-	-	0,2	1-2,2
Heste	16			1,3	1,9	2,4	8,8
Grise	10			3,6	1,9	1,6	3,4

"Roughage eaters" har en relativt kortere og mere bevægelig tungespids, mindre spytkirtler (0,05-0,07 % af vægten), større tyggeflade og tyggemuskler, mindre netmave, et tyndere lag af små vompapiller, en større bladmave, længere tyndtarm på 25-30 gange dyrets længde, en mindre blind- og tyktarm samt et samlet større forgæringskammer på 10-30 % af legemsvægten og en relativt mindre lever set i forhold til "concentrate selectors", hvor størrelsen af forgæringskamrene i formave, blind- og tyktarm kun udgør 5-10 % af kropsmassen (Hofmann, 1988; Kay, 1989). Såvel størrelsen af de spytsecernerende kirtler, mængden af vomindhold, vompapillernes størrelse og tæthed samt leverens størrelse kan variere inden for den enkelte art og det enkelte dyr som funktion af både fødens kvalitet og mængde (Kay, 1989). Slimhindens og vompapillernes tykkelse og størrelse er kraftigere ved "concentrate selectors" end ved "roughage eaters" (Hofmann, 1988). Illius & Gordon (1999) anfører med udgangspunkt i en regressionsanalyse på tværs af publicerede værdier for egenskaber ved "concentrate selectors" og "roughage eaters", at hovedparten af de af Hofmanns (1988) beskrevne forskelle mellem de to grupper kan beskrives alene ud fra størrelsen af de forskellige arter.

Udvikling af drøvtyggerfunktion

Kalven og lammet har ved fødslen kun forstadier til formaver (Figur 2.4). Formaverne er først udviklet, når lammet/kalven er 3-9 uger gammel og har nået 10-15 % af den udvoksede størrelse afhængig af mælkeforsyningen. Ved kalvens fødsel udgør formaverne og løben hver 10 % af den samlede fordøjelseskanal. De nyfødte kalve og lam ernæres af mælk som andre pattedyr. Mælken passerer uden om formaverne via bollerenden og bladmavekanalen til løben, hvor der dannes et koagel af kasein. Fra tyndtarmen absorberes glukose, galaktose, aminosyrer og fedtsyrer.

Dette medfører, at kalven i mælkeperioden har et højt og varierende blodsukker ligesom enmavede pattedyr (Shirazi-Beecheym et al., 1995) (se kapitel 2, bind 2).



Figur 2.4 *Vommens, netmavens, bladmavens og løbens procentvise andel af det totale maveindhold hos en spædkalv (1 l) og hos en udvokset ko (150 l) (Aplets, 1965).*

Kalven begynder gradvist at æde kraftfoder og stråfoder. Stråfoderet stimulerer udviklingen af muskulaturen i formaverne. Kraftfoderet stimulerer etableringen af en mikrobiel biomasse af bakterier, protozoer og svampe, der hydrolyserer og forgærer foderets kulhydrat- og proteinbestanddele til eddikesyre, propionsyre, smørsyre, mikrobielle celler og ammoniak. De kortkædede fedtsyrer, og specielt smørsyren, stimulerer væksten af vomslimhinden og vompapillerne. Udviklingen og etableringen af den mikrobielle biomasse i formaverne fremmes af det kraftfoder og stråfoder, kalven æder. Ved 3 måneders alderen er kalvens formavefunktion fuldt udviklet, så kalven udelukkende kan ernæres af fast foder, som omsættes i vommen. Parallelt med udviklingen af formaverne udvikles spytkirtlerne samt deres evne til en høj spytsekretion.

2.4 Fordøjelse og næringsstofforsyning

Fødenicher

Græs, blade, mos og lav udgør naturlige fødenicher for arterne i henholdsvis familierne af *Bovidae* og *Giraffidae* samt visse hjortearter som eksempelvis renerne (se Tabel 2.1). De enkelte arter er typisk specialiseret til enten at græsse eller æde blade fra træer (browser). Renerne lever af lav og mos i Skandinavien og på Ruslands arktiske tundraområder. Girafferne kan med deres 2-3 m lange hals, deres gribelæber og deres 50 cm lange tunge plukke de tanninholdige blade mellem tornene på akacietræernes høje kroner. Bøfler, gnuer og antiloper græsser på den tropiske savanne i Østafrika. De enkelte arter er typisk specialiserede til at udnytte de forskellige fødenicher. Kuduen browser blade i savannens kratbevoksninger suppleret med græsning, hvorimod de store bøfler kun æder græs (van Soest et al., 1995). Ifølge van Soest et al. (1995) synes specialiseringen af drøvtyggernes fordøjelseskanal at sikre en høj fordøjelseskapacitet af fiberrigt foder. Drøvtyggerne er naturens specialister til at fordøje og omsætte fiberrigt plantemateriale som græs, blade og kviste, som ikke kan udnyttes af grise og høns.

Der er stor variation i drøvtyggernes levevilkår med hensyn til klima, plantebælte, temperatur, tilgængelighed af vand og føde. Tapiren lever i Congos regnskove, og dværghjorten græsser i regnskovene i Sydøstasien. Hjortene græsser og browser blade fra træerne i Nordeuropas tempererede skove. Moskusokserne græsser på Peary Land i Nordgrønland. Lamaerne græsser på Andesbjergenes skråninger, og kameler og dromedarer kan overleve i ugevis uden vand og af den sparsomme plantebevoksning i Saharas, Mellemøstens og Sydruslands buskstepper. Gederne kan overleve på tørt græs og visne kviste i Sydeuropas tørre og varme somre. De store fåreflokke kan overleve i Pakistans bagende sol og i Skotlands kolde, regnfulde og forblæste højland. På savannen, på Australiens græsstepper og på Nordeuropas græsmarker er protein-, fiber- og ligninindholdet i græsset meget varierende i løbet af året. I forsommeren og i regntiden er der rigeligt græs med høj fordøjelighed. Dette udnyttes til de unge dyrs vækst, opbygning af kropsdepoter samt til ernæring af afkommet, der typisk fødes lige inden græssets vækstsæson starter i regntiden eller forsommeren. I tørkeperioden og i kolde tempererede vintre må gnuerne, fårene og kødkvæget overleve på de sparsomme tørre og visne fiberrige og tungtfordøjelige græsstrå.

Drøvtyggernes fordøjelseskanal er tilpasset til, at dyret kan overleve på fiberholdigt plantemateriale med et lavt indhold af protein, sukker og natrium, ligesom de har en ekstrem evne til at kunne økonomisere med vand, kvælstof og mineraler (Robertshaw & Zine-Fialali, 1995). Fårene kan overleve på Australiens tropiske tørre stepper i måneds-

vis eller nøjsomt klare sig udendørs om vinteren af det sparsomme græs på de marginale landbrugsområder på de britiske øer.

Tørstoffet i græs, blade, lav og mos indeholder typisk 1-3 % kalium, 0-20 % sukker, 10-20 % protein samt 50-80 % fibre. Fibrene består af cellulose, hemicellulose og lignin. Ligninindholdet øges med stigende planteh øjde, vækststade og alder. Øget lignificering gør plantebestanddelene hårde og nedsætter tilgængeligheden af cellulosen og hemicellulosen. Cellulosen og hemicellulosen kan kun fordøjes i pattedyrenes fordøjelseskanal i symbiose med mikroorganismer: bakterier, protozoer og svampe, der enten findes i formaverne (formaveforgærer) på drøvtyggere, flodheste og kænguruer eller i blind- og tyktarmen (bagtarmsforgærer) som kaniner, heste, zebraer og elefanter, der har en særlig stor forgæringskapacitet i bagtarmen, og som derfor kan fordøje fiberrige plantematerialer næsten lige så godt som drøvtyggere og konkurrerer i naturen om mange af de samme fødenicher (van Soest, 1982). Drøvtyggerne er imidlertid naturens mest effektive dyr til at fordøje og opnå en højest mulig fordøjelse og udnyttelse af plantefibre, som ofte har en relativ lav alternativ værdi for mange ikke drøvtyggende planteædere.

Foderoptagelse, græsning og tygning

Drøvtyggerne bider og river græsstråene af i totter ved brug af tungen. Græsset næsten sluges, idet der kun sker en begrænset tygning og neddeling af foderpartikler i forbindelse med foderoptagelsen. Efter et måltid lægger drøvtyggerne sig ned og begynder at drøvtygge i fred og ro. Det vil sige, at de gylper foderboller op fra toppen af vommens flydelag og tygger på de grove partikler i et lille minuts tid, inden bollen synkes, og en ny bolle opgylpes. Dette foregår i 12-16 perioder af ½-1 times varighed jævnt fordelt over døgnets 24 timer. Drøvtyggerne bruger således mindst halvdelen af døgnet på enten at æde eller tygge drøv (Nørgaard, 1989). Drøvtygningen bidrager til den væsentligste fysiske neddeling af partikler i vommens indhold (Kennedy & Doyle, 1993). I modsætning hertil må hesten foretage hele findelingen af plantemateriale til små partikler i forbindelse med foderoptagelsen.

Spytsekretion

I munden tilføres spyt fra de forskellige spytkirtler, der producerer store mængder basisk spyt. Hovedbestanddelene i spyttet er natrium, bikarbonat, fosfat, kalium, klorid, urea, kalcium og magnesium samt muccoproteiner (Nørgaard, 1995). Spytsekretionen stimuleres reflektorisk i forbindelse med tyggeaktiviteten, og spyttet bidrager til recirkulering af næringsstoffer fra blod til fordøjelseskanalen. Giraffernes spyt indeholder tillige nogle specifikke muccoproteiner, som delvis eliminerer den hæmmende virkning af tanniner i føden, som eksempelvis findes i akacieblade (van Soest et al., 1995). Kameler og dromedarer har en særlig stor evne til at recirkulere vand, natrium og kvælstof fra blod til formaverne via spyttet, hvorfor de kan økonomisere med både vand, kvælstof og mineraler.

Mikrobiel forgæring i vom

Drøvtyggerne fordøjer den fiberholdige føde via mikrobielle forgæringsprocesser i formaverne (formaveforgærer) i modsætning til heste, elefanter og kaniner, der fordøjer den fiberholdige føde ved mikrobiel forgæring i blind- og tyktarmen (bagtarmsforgærere) (van Soest, 1982).

Sukker, stivelse og pektin forgæres hurtigst, og lignificerede cellevægskulhydrater som eksempelvis hemicellulose og cellulose forgæres langsomst (van Soest et al., 1988). Dette betyder, at en højtydende malkeko ikke kan få en tilstrækkelig næringsstofforsy-

ning fra en ration bestående af overvejende halm og hø. Fodermidler af denne type indeholder en høj andel af meget lignificerede fibre, der forgæres langsomt, og vomvolumenet udgør derfor et for lille forgæringskammer til at sikre en tilstrækkelig ernæring af den højtydende ko på 3-5 gange vedligeholdelsesbehovet.

Ved de mikrobielle forgæringsprocesser nedbrydes protein og kulhydrater til eddike-, propion- og smørsyre (SCFA), metan samt kuldioxid. De dannede kortkædede syrer bidrager med 50-70 % af den samlede mængde af absorberede næringsstoffer fra fordøjelseskanalen. Den anaerobe mikrobielle forgæring af fødens kulhydrater medfører et metantab på 10-20 % af energien i det forgærede organiske stof. Malkekøer udskiller således dagligt 200-600 l metan. Kirchgessner et al. (1995) har målt, at metanproduktionen øges med 120 l pr. kg øget træstofindtagelse, hvorimod metanudskillelsen marginalt aftager 320 l pr. kg ekstra råfedt i foderet til lakterende køer. Drøvtyggerne bidrager med omkring 1/5 til den samlede udskillelse af metan til atmosfæren og bidrager dermed til drivhuseffekten, der påvirker ozonlaget i atmosfæren (Crutzen, 1995), se endvidere kapitel 14, bind 2.

Syntese af mikrobiel biomasse

Ved forgæringen i vommen frigøres ATP, som udgør energikilden for den mikrobielle vækst. Bakterierne kan bruge den frigjorte ammoniak fra proteinnedbrydningen til syntese af mikrobielt protein. Mikrobiel biomasse skylles ud af vommen til tyndtarmen, hvor bakterier og protozoer fordøjes og typisk bidrager med ca. 75 % af drøvtyggernes forsyning med aminosyrer absorberet i tyndtarmen. Den store syntese af bakterielle nukleinsyrer i vommen og den efterfølgende absorption i tyndtarmen har medført, at drøvtyggernes lever har en særlig evne til at nedbryde de kvælstofholdige aromatiske puriner. Allantoin er et af disse nedbrydningsprodukter, og da det både findes i urin, mælk og spyt, kan det bruges som en markør for omfanget af den mikrobielle proteinsyntese i vommen (Stangaissinger et al., 1995).

Passage ud af vommen

Vommens væskefase udskiftes to gange i døgnet. Foderpartiklerne derimod opholder sig i 1-2 døgn i vommen, inden de er biokemisk nedbrudt og forgæret eller er skyllet ud af vommen. De store partikler i vommen ligger typisk øverst i flydelaget, og der sker en selektiv tilbageholdelse af de store fiberholdige og ufordøjede partikler med lav massefylde via flydelaget. Hos får passerer der således kun få partikler ud af vom og netmave med en længde på 1-2 mm. Hele bygkerner tilbageholdes også i vommen. Hos kvæg kan de hele kerner passere ud af vommen. Ved forgæringen frigøres små gasbobler, der hæfter sig til partiklerne og dermed sænker deres massefylde, hvilket bevirker, at de i større udstrækning tilbageholdes i vommen (Sutherland, 1988).

Foderpartiklerne opholder sig i 3-5 gange så lang tid i forgæringskamrene ved drøvtyggere i forhold til bagtarmsforgærerne heste og kaniner ved samme fodertype. En øget opholdstid giver mulighed for en større fordøjelse af de langsomt forgærbare fiberfraktioner i græs og grovfoder, men da indholdet i forgæringskammeret er næsten ens, medfører den længere opholdstid også en lavere foderoptagelse ved specielt tungt fordøjeligt fiberholddigt græs (Lechner-Doll et al., 1990). Betydningen heraf kan ses på Serengeti-sletten i Østafrika, hvor de drøvtyggende gnuer ofte er meget udmagrede i tørketiden, når græsset er fiberrigt og tungt fordøjeligt. Bagtarmsforgærende zebraer klarer sig tilsyneladende bedre, blandt andet fordi de kan kompensere for den lave næringsstoftilgængelighed i græsset i tørketiden ved blot at kunne æde mere og øge passageha-

stigheden gennem fordøjelseskanalen. Hos gnuerne tilbageholdes de hårde og tungt fordøjelige græsstrå selektivt i formaverne. Tabel 2.4 viser, at opholdstiden øges med stigende kropsstørrelse, og ifølge van Soest (1982) betyder det, at den selektive tilbageholdelse i formaverne sætter den øvre grænse for den komparative fordel ved et fordøjelsessystem som drøvtyggernes ved en størrelse på et ton, hvilket svarer til størrelsen af de største arter: giraffer og de afrikanske bøfler.

Den selektive tilbageholdelse af fibre i formaverne på drøvtyggerne vil medføre en nedsat passagehastighed og lavere foderoptagelse. Dette kan medføre ekstrem underernæring, afmagring, sult og død eksempelvis for de drøvtyggende gnuer på den afrikanske savanne i den sidste del af tørketiden, hvor der kun er tørt og fiberrigt græs tilbage. Den lille asiatiske dværghjort er den mindste drøvtyggende art. Foderpartiklerne i dens fordøjelseskanal har en høj passagehastighed, og derfor er fordøjeligheden af fibre lav sammenlignet med store drøvtyggere som kvæg og vandbøfler (van Soest et al., 1995).

Større drøvtyggere kan fordøje lavt fordøjeligt halm bedre end små drøvtyggere. Det kan forklares ved, at opholdstiden i fordøjelseskanalen øges med stigende størrelse på tværs af drøvtyggende arter (se Tabel 2.4). Som konsekvens heraf ser vi, at små drøvtyggere selektivt indtager plantemateriale med en høj fordøjelighed via indtagelse af unge bløde græsskud og blade med et højt indhold af hurtigt forgærbare fibre. Små drøvtyggere fylder tilsyneladende deres vom med letfordøjelige fibre, der hurtigt kan omsættes og fylder mindre i fordøjelseskanalen pr. kg produceret SCFA.

Tabel 2.4 *Foderpartiklers opholdstid i fordøjelseskanalen ved forskellige planteædende arter fodret med timote hø med et indhold af strukturgivende fibre (NDF) i tørstoffet på 68 % (mod. efter van Soest, 1982)*

Art	Størrelse, kg	Gennemsnitlig opholdstid (MRT) (timer)		Fordøjelighed af NDF (%)	Partikelstørrelse i fæces [a] (mm)
		Forgæringskammere	Hele fordøjelseskanalen		
Drøvtyggere:					
- ældre kvier	555	47	79	52	0,89
- unge kvier	243	38	62	51	0,64
- får	70	35	35	44	0,46
- geder	52	28	28	44	0,46
Bagtarmsforgærere:					
- heste	388	10	29	33	1,6
- ponyer	132	10	34	35	1,6
- kaniner	3	4	9	7	0,52

[a] geometrisk gennemsnit målt ved vådsigtning (se kapitel 17).

Afgiftning af sekundære plantemetabolitter og toksiner

Drøvtyggere med fuldt udviklet formavefunktion er typisk mindre følsomme over for føde, som indeholder uønskede stoffer sammenlignet med ikke drøvtyggere (van Soest et al., 1995). Den mikrobielle foderomsætning i formaverne kan delvis afgifte den skadelige virkning af mikrobielt producerede toksiner i foderet som eksempelvis aflatoksin i oliekager (Cheeke & Palo, 1995). Den mikrobielle foderomsætning i formaverne fungerer også som en afgifter af sekundære plantemetabolitter som eksempelvis gyssypol i bomuldsfrøprodukter, antitrypsin i sojaskrå, mimosine i leucaenablade, giftige alkaloider fra eksempelvis engbrandbæger, nitrat i kraftigt gødet forårsgræs, oxalsyre i roetop samt glukosinolater i rapsprodukter. Den mikrobielle omsætning fraspalter fosfat fra fytinsyre og gør derved fosfatet i kraftfoder til et tilgængeligt næringsstof. Den mikrobielle omsætning medfører også delvis afgiftning af svampetoksiner. Der kan være en vis tilvænningstid på nogle uger, inden den mikrobielle population har tilpasset sig til en effektiv nedbrydning af eksempelvis glykolalkaloider fra kartofler (Craig, 1995; Foley et al., 1999). Som eksempel på en speciel tilpasning til en fødeniche kan nævnes, at tannin i tropiske bælgplanteblade som eksempelvis akacieblade stimulerer giraffens spytsekretion under fødeindtagelsen og tilfører dermed muccoproteiner med spyttet, som kan eliminere tanninens uønskede effekt på fordøjelsen.

Nedbrydning af sekundære plantemetabolitter er dog ikke altid forbundet med ren afgiftning, da nedbrydningsprodukterne i nogle tilfælde kan være mere skadelige end de oprindelige kemiske forbindelser. Nedbrydningsprodukterne fra nedbrydning af fytoøstrogener i kløver og lucerne har således større østrogenvirkning end de oprindelige kemiske forbindelser. Nedbrydningsprodukterne herfra har en negativ indvirkning på reproduktionsorganer og kan forstyrre den naturlige reproduktionscyklus (Seested et al., 2000).

2.5 Unikke aspekter ved ernæring af drøvtyggere

Drøvtyggerne har en stor kapacitet til at fordøje, føde afkom, producere mælk og kød på fiberholdigt foder med et lavt indhold af protein som eksempelvis organiske biprodukter, som typisk har en lav potentiel ernæringsværdi til humant konsum eller til ernæring af enmavede husdyr som svin og fjerkræ.

Men fælles for de drøvtyggende husdyr som geder, får, kvæg og bøfler er, at de har et essentielt behov for indtagelse af en vis mængde groft foder for at sikre et godt miljø for den mikrobielle fordøjelse af foderet i formaverne. Funktionen af formaverne, deres motorik og miljø forudsætter en daglig optagelse af grovfoder til sikring af tygning i mindst 1/3 af døgnet (se kapitel 6 og 8). I det intensive husdyrhold kan drøvtyggerne ikke få dækket deres næringsstofbehov ved udelukkende fodring med grovfoder, og der er derfor behov for tildeling af kraftfoder.

Som konsekvens af forgæringen af foderets kulhydrater i vommen fordøjes der kun meget begrænsede mængder sukker og stivelse i tyndtarmen og dermed er absorption af glukose fra tyndtarmen typisk ubetydelig. Kun ved fodring med store mængder stivelsesholdigt majs er der en betydende stivelsestilførsel til tyndtarmen.

Hos drøvtyggere udgør SCFA fra 50 til 80 % af energien i de absorberede næringsstoffer fra drøvtyggernes fordøjelseskanal (van Soest et al., 1995). Den manglende glukoseabsorption fra tyndtarmen indebærer, at drøvtyggernes glukoseforsyning sker ved

omdannelse af propionsyre og aminosyrer til glukose i leveren (glukoneogenesen). Drøvtyggernes glukoseomsætning bestemmes hovedsageligt af glukosebehovet til vækst og laktation. I enmavede dyr, som grise, afhænger glukoseomsætningen af glukoseabsorptionen i tyndtarmen. Blodsukkeret i drøvtyggere er væsentligt lavere og ligger på et meget konstant niveau på kun 3-4 mM, hvilket kun er det halve af glukosekoncentrationen i blodet hos enmavede husdyr i tiden efter et måltid (Reynolds, 1995).

Protein

Som følge af forgæringen i vommen ernæres drøvtyggerne i al væsentlighed af eddikesyre, propionsyre og smørsyre samt af mikrobielt stof, som skylles ud af vommen og fordøjes i tyndtarmen og bl.a. forsyner drøvtyggeren med aminosyrer. Som konsekvens heraf er det vanskeligt både at forudsige og øge forsyningen med aminosyrer ved blot at øge foderets indhold af protein, da foderproteinet undergår en betydelig nedbrydning i vommen. Hvis det nedbrudte protein ikke genanvendes i den mikrobielle proteinsyntese, er dette forbundet med et tab, da overskuddet absorberes som ammoniak fra vommen og udskilles som urea i urinen. Det mikrobielle protein bidrager typisk med ca. 75 % af den samlede absorption af aminosyrer fra tarmkanalen. Den mikrobielle forgæring af foderet i formaverne medfører, at der er et næsten konstant forhold mellem energi- og aminosyreforsyningen. Underforsyning med vomnedbrydeligt protein medfører nedsat mikrobiel aktivitet og nedsat fiberfordøjelse. Recirkulering af kvælstof i form af urea til vommen via spyt eller vomepitel fra blodet bidrager til forsyningen af den mikrobielle biomasse med kvælstof.

Det er således vanskeligt at forudsige den aktuelle mængde og de relative andele af de enkelte aminosyrer, der absorberes fra tyndtarmen ved en given foderration. I mange fodringssituationer vil en øget tildeling af stivelse medføre en øget mikrobiel proteinsyntese og dermed medføre både en større energiforsyning, men også en større aminosyreforsyning til koen. Omvendt vil udskiftning af en del af foderets kulhydrater med mere fedt sænke metantabet, sænke SCFA-dannelsen, øge andelen af propionsyre og sænke den mikrobielle proteinsyntese og dermed aminosyreforsyningen (Hvelplund & Madsen, 1990). Omsætningen af de enkelte næringsstoffer i fordøjelseskanalen er udførligt omtalt i kapitlerne 9, 10 og 11.

Behov for essentielle organiske næringsstoffer

Drøvtyggernes behov for B-vitaminer og umættede fedtsyrer kan dækkes via den mikrobielle syntese i formaverne og den efterfølgende transport til og absorption i tyndtarmen. Drøvtyggernes reproduktionscyklus medfører et essentielt behov for betakarotin, hvorimod forstadiet til vitamin D dannes i huden ved sollys. En vis forsyning med vitamin E er vigtig under drægtighed. Græsning af grønt græs i sollys eller staldfodring med soltørret hø kan udgøre det eneste foder til drægtige og lakterende drøvtyggere.

Mineralstofforsyning

Den mikrobielle forgæring af foderet gør drøvtyggerne bedre i stand til at udnytte størstedelen af det fytinsyrebundne fosfat end grise, heste og andre enmavede dyr. Den store recirkulering af fosfat fra blodet via spyttet til formaverne medfører, at drøvtyggerne kun udskiller relativt lidt fosfat via urinen. Urinen fra drøvtyggere er typisk basisk med et pH over 8, når de ernæres med overvejende græsmarksafgrøder. Drøvtyggerne recirkulerer i modsætning til andre pattedyr store mængder fosfat fra blodet til vommen via spyttet, hvorved de bliver i stand til at sikre ernæringen af vommens

biomasse med fosfat og ernære sig på kun græs, der har et meget højt Ca/P i forhold til korn og oliekager (Scott, 1988).

Vommen som væskereservoir

Vommen fungerer som et foder-, mineral- og væskereservoir, som gør det muligt for drøvtyggerne på kort tid at optage store mængder groft foder sammenlignet med andre græssende dyr som eksempelvis heste. Natrium i vommen udgør således en pulje, der svarer til en uges tilførsel af natrium via føden. Recirkuleringen af urea via spyt og via vomepitelet medfører, at drøvtyggerne kan overleve på et foder med et lavt proteinindhold.

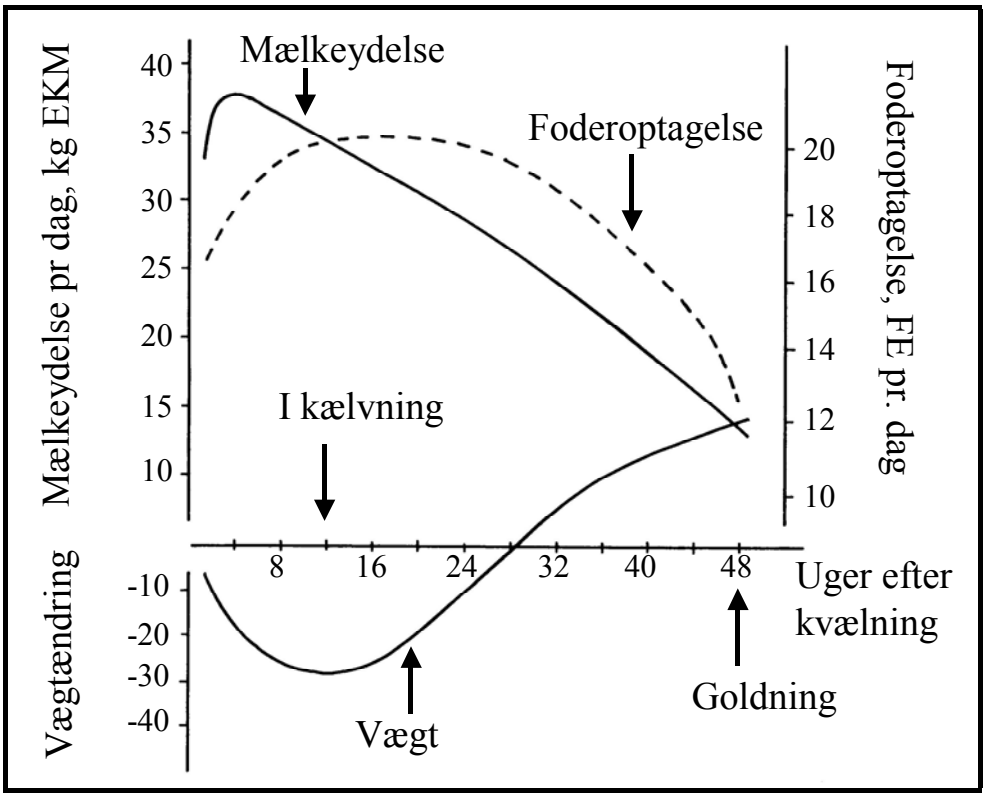
2.6 Laktation

En diegivningsperiode eller en laktationsperiode sker i forlængelse af en drægtighed og fødsel. Køer, får og geder i det intensive husdyrhold føder årligt henholdsvis en kalv, 1-3 lam og 1-2 kid. Ved fødsel vejer afkommet 4-8 % af racens udvoksede vægt. Kalve, lam og kid ernæres af mælk frem til en alder på 1-3 måneder. Kvierne bliver til køer, når de i en alder af 2-3 år har født deres første kalv, hvorimod en god ernæring gør kid og gimmerlam i stand til at føde deres første afkom allerede ved 1 års alderen. Koen er typisk helt udvokset ved en alder på 3-4 år. Køerne i intensive malkekvægsbesætninger føder typisk 1-4 kalve og gennemfører 1-4 drægtigheds- og laktationscykluser, inden de slagtes. I hver drægtigheds- og laktationscyklus producerer køer af Jersey og de store malkekvægracer 5000-15000 l mælk fra kælvning og frem til goldning 10-12 måneder senere. I malkekvægsbesætninger er køerne typisk golde i 5 til 7 uger, inden næste laktationscyklus indledes med fødsel af en kalv efter 9 måneders drægtighed.

Laktations- og reproduktionscyklus

Særkendet ved drøvtyggere er blandt andet deres evne til mælkesekretion under drægtigheds- og laktationscyklus, der typisk varer et år (se Figur 2.5). Laktationsperioden varer typisk fra få måneder ved kødrace-får til 1 år ved malkekvæg. Den naturlige laktationscyklus er i naturen og i tidligere tid synkroniseret ved udbuddet af føde, således at køerne taber sig og forbruger en del af kropsdepoterne i løbet af vinteren eller i tørtiden, og koen føder kalven på det tidspunkt af året, hvor der er rigeligt føde, der kan sikre en tilstrækkelig forsyning af næringsstoffer til at understøtte en høj mælkeproduktion, samt at koen kan opbygge fedtdepoter i løbet af sommeren eller regntiden med rigelig føde. En varighed af drægtigheden på 9 måneder efterfulgt af en laktationsperiode er næsten som synkroniseret med udbuddet af græs. Fårene har en kort drægtighed på kun fem måneder, men fårene kommer kun i brunst ved specielle fotoperioder af året, og synkroniseringen mellem fødeudbud og drægtigheds- og laktationscyklus sikrer på denne måde en tilstrækkelig næringsstofforsyning til det lakterende moderfår og hendes lam (Roche & Diskin, 1995).

Ikke-drægtige kvier større end 35-40 % af deres udvoksede vægt og ikke-drægtige køer mindst en måned efter kælvning er ved god ernæring i regelmæssig brunst hver tredje uge. Vandbøflen har en 10 måneder lang drægtighedsperiode, der kombineret med en ofte sub-optimal ernæring medfører, at de kun føder en kalv hvert andet år.



Figur 2.5 *Mælkeydelse, vægtændring og foderoptagelse hos malkekøer (9000 kg EKM pr. årsko) i løbet af laktationen. Skematisk.*

Mælkens sammensætning

Mælkesekretionen starter med produktion af råmælk i de sidste uger af drægtighedsperioden og stiger til et dagligt maksimum på 0,2 til 0,4 kg pr. kg legemsvægt^{0,75} et par uger efter kælvning/læmning, hvorefter ydelsen aftager frem til goldning afhængig af art, race, laktationsnummer, næringsstofforsyning og udmalkning. Drøvtyggernes mælk har typisk et tørstofindhold på mellem 13-18 %, et laktoseindhold på 4,7-5,2 %, et proteinindhold på 3-6 % og et fedtindhold på 2-10 %. Sammensætning af mælk fra forskellige husdyr og kvægracer er vist i Tabel 2.5. Mælk har et konstant og relativt højt indhold af kalcium, fosfor, magnesium og natrium samt et højt vitaminindhold. Der er dog karakteristiske forskelle mellem arter, racer og laktationsstadier inden for art og race, ligesom dyrets næringsstofforsyning, næringsstofbalance og huld er af stor betydning for både mælkemængde, fedtindhold og i mindre udstrækning proteinindholdet. Mælken fra Jerseykøer har typisk et højt fedtindhold og et højt indhold af betakarotin, der farver fløden og smørret gulligt. Tidligere varierede smørrets gule farve med årstiden. Smørret og fløden var typisk bleggul i det tidlige forår for herefter at blive stærkt gullig i maj i forbindelse med, at køerne kom på græs og derved fik en stor forsyning med betakarotin via forårsgræsset. Koens vitaminforsyning og vitaminindholdet i blodet har betydning for mælkens vitaminindhold. Urenheder og forureninger af køernes foder (uønskede stoffer, se kapitel 5), som eksempelvis svampetoksiner og tungmetaller, kan også blive overført til mælken.

Tabel 2.5 *Sammensætning af mælk (%) fra forskellige husdyr og kvægracer*

Art	Race	Tørstof	Laktose	Protein		Fedt	EKM[a)] (kg/kg)
				Totalt	Kasein[d)] (% af totalt protein)		
Kvæg[c)]	*Jersey*	15,5	5,0	4,0		5,9	1,28
	Dansk Holstein Friesian						
	hele laktationen	13,1	4,8	3,1	82	3,5	0,92
	Ældre[b)],1-3. laktationsuge	13,5	4,9	3,2		4,4	1,03
	Ældre, 12.-40. laktationsuge	13,5	4,7	3,2		3,9	0,97
Får		17,5	4,8	5,5	84	6,5	1,47
Geder		13	4,8	3,5	86	3,5	0,95
Heste		11,0	6,1	2,7	52	1,6	0,65
Svin		18,7	5,3	5,5	58	7,6	1,6

a) Energikorrigeret mælk: (0,383*fedt %+0,242*protein %+0,7832)/3,140
b) 2. eller højere laktationsnummer, dvs. køer, der har kælvet to eller flere gange
c) Landskontoret for Kvæg, 2003, person medd.
d) Fox & McSweeney (1998).

Mælkesyntese

Mælkens indhold af protein, fedt og sukker er syntetiseret ud fra aminosyrer, fedtsyrer og glukose. Mælkesukkeret (laktose) syntetiseres i yveret ud fra glukose, og laktosedannelsen er bestemmende for mælkemængden, da mælkens indhold af laktose er næsten konstant (se Tabel 2.5). Mælkeproteinerne består af kasein og valleprotein, der begge syntetiseres i yveret ud fra aminosyrer. Andelen af kasein er 82-86 % for de fleste drøvtyggere, hvilket er væsentlig højere end i mælkeproteinet fra en lang række andre pattedyr (se Tabel 2.5) og gør dermed mælken fra drøvtyggere velegnet til ostefremstilling, idet løbeenzymet i kalvens mave (løbe) kan få kaseinet til at koagulere og danne en ost, hvilket udnyttes ved ostefremstillingen på mejerierne. Omkring halvdelen af fedtsyrerne tilføres mælkekirtlen via lipoproteiner, og resten er dannet ved de novo fedtsyntese i yveret ud fra smørsyre og eddikesyre. Fede køer i tidlig laktation har typisk en stor mobilisering af fedtsyrer fra kroppens fedtdepoter, hvilket medfører et højere fedtindhold i mælken og en relativt lavere de novo fedtsyntese i yveret blandt andet pga. en relativ lav foderoptagelse og dermed en lav forsyning af yveret med eddikesyre og smørsyre (Fox & McSweeney, 1998).

Grovfoder/kraftfoderforhold

Forholdet mellem grovfoder og kraftfoder i rationen har betydning for både mælkens fedtindhold, foderoptagelsen og for prioriteringen af næringsstoffordelingen mellem kropsvæv og yvervæv. Tabel 2.6 viser resultaterne fra en undersøgelse af Flatt et al. (1969a,b) over virkningen af varierende forhold mellem lucernehø og kraftfoder ved samme foderoptagelse (ME) på syrefordeling og pH i vommen, mælkeydelse og fedtindhold samt energi aflejret i mælk og køernes energibalance. Ved stigende optagelse af fiberrigt grovfoder stiger vommens pH, eddikesyre/propionsyreforholdet, mælkeydelse og fedtprocent på bekostning af næringsstofforsyning til muskler og fedtvæv i kroppen.

Tabel 2.6 *Betydning af grovfoder/kraftfoderforholdet på fordelingen af energi mellem mælk og kropsvæv. (Flatt et al., 1969a,b)*

	Foderets grovfoder/kraftfoderforhold % lucernehø: % kraftfoder		
	60 : 40	40 : 60	20 : 80
Syrefordeling i vom: Eddikesyre/Propionsyre	3,3	2,6	2,0
pH i vom	6,0	5,9	5,7
Fedtprocent i mælk	3,5	3,0	2,7
Foderoptagelse, MJ ME[a)]/dag	151	153	147
Energi i mælk, MJ/dag	59	55	44
Energibalance i kropsvæv, MJ/dag	-9	-2	7

a) omsættelig energi.

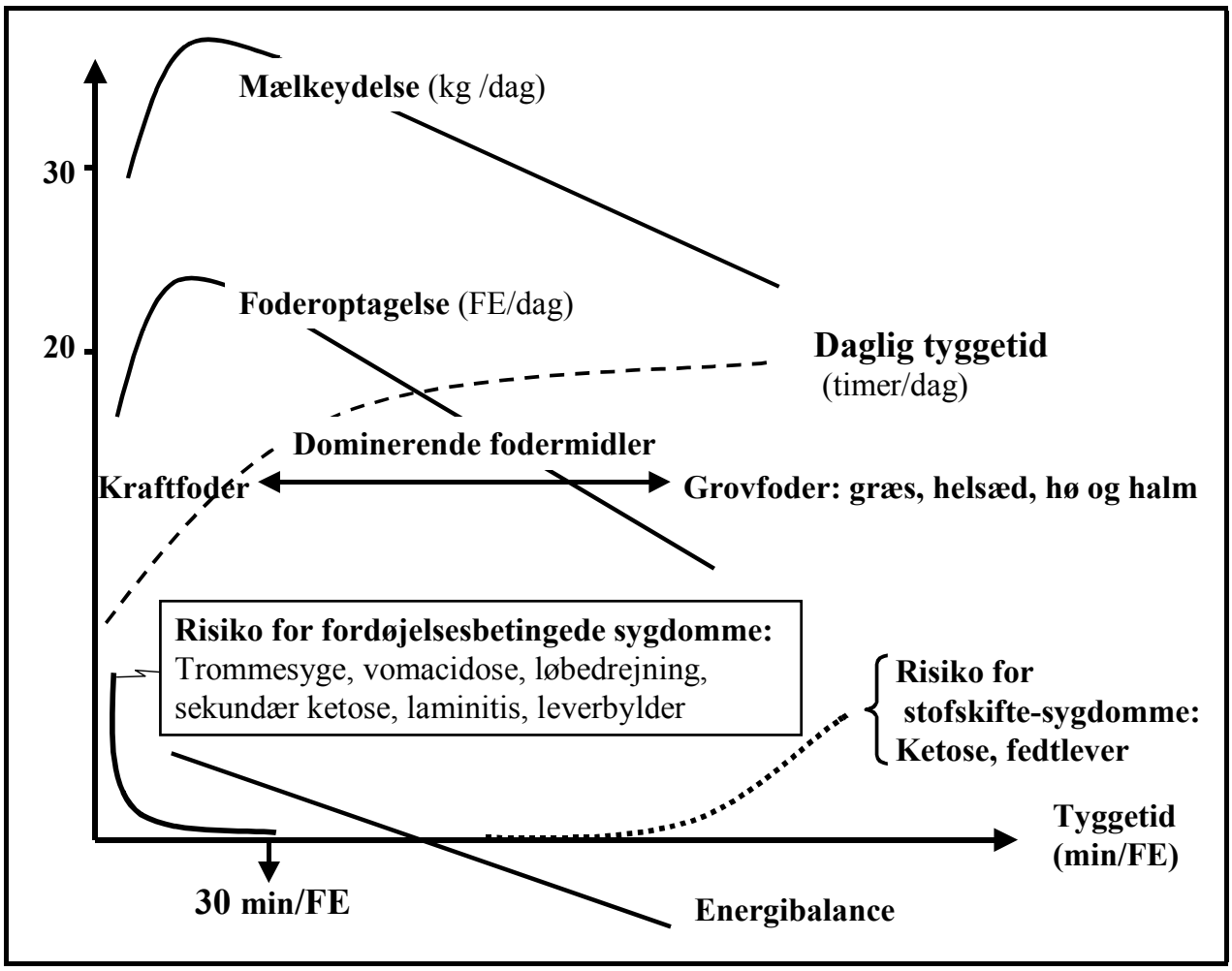
Den ændrede næringsstoffordeling mellem mælkekirtel og kropsvæv er et resultat af et komplekst samspil mellem foderets påvirkning af den mikrobielle forgæringsaktivitet og en ændret næringsstofforsyning til dyret som konsekvens heraf samt dyrets hormonelle respons på den ændrede næringsstofforsyning. Forsyningen af dyret med glukogene næringsstoffer, den hormonale regulering af glukoseomsætningen samt hormonernes forskellige påvirkning af næringsstofoptagelsen i yver, muskler og fedtdepoter er centrale elementer i den lakterende kos respons på ændringer i mængde, typer og sammensætning af foderet (Danfær, 1983). Nyere undersøgelser (Bauman, 2000) har tillige påvist, hvorledes naturligt forekomne umættede fedtsyrer i f.eks. græs kan blive omdannet i vommen ved lavt pH og resultere i en specifik hæmning af mælkefedtsyntesen i koens yver.

Den højtydende kos dilemma

Malkekøernes store daglige mælkeproduktion på 40-60 kg fordrer en energi- og næringsstofforsyning på 4-6 gange behovet til vedligehold. Den voldsomme omstilling fra drægtighed til en daglig ydelse på 30-35 l mælk medfører en voldsom udfordring af knoglevævet og af leverens metabolisering af næringsstoffer med hensyn til at kunne opretholde normale fysiologiske koncentrationer af næringsstoffer i blodet som f.eks. kalcium, magnesium, glukose, frie fedtsyrer (NEFA) og ketonstoffer. Den voldsomme stigning i næringsstofforbruget kan typisk ikke tilgodeses ved blot at øge foderoptagelsen, da fordøjelseskanalen ikke umiddelbart kan omstilles til en voldsom stigning i forgæringen og produktionen af syrer. En forøget stigning i tyndtarmens kapacitet til aktiv absorption af kalcium tager mindst et par døgn, udvikling af vomslimhinden med papiller tager typisk flere uger. Det store pludselige forbrug af kalcium medfører hypocalciami, der igangsætter en mobilisering af kalcium fra knoglerne. Det store forbrug af glukose til mælkesukker dræner blodet for glukose og medfører et fald i insulinkoncentrationen (Weekes, 1990), der igangsætter mobilisering af aminosyrer og fedtsyrer fra henholdsvis muskler og fedtvæv (NRC, 2001). Yveret kan i denne periode sammenlignes med en kæmpe ”parasit”, der dræner blodet for næringsstoffer.

Alternativet til næringsstofforsyning via absorption af næringsstoffer fra tarmkanalen er mobilisering af kropsdepoter af kalcium i knoglerne, aminosyrer fra musklerne og

fedtsyre fra fedtvævet. Mobilisering af fedtsyrer og aminosyrer igangsættes af et lavt blodsukker, der generer et lavt insulinniveau og et højt niveau af væksthormon og glukagon, der henholdsvis nedsætter optagelsen af næringsstoffer i fedt og muskler og samtidig fremmer frigørelsen af fedtsyrer og aminosyrer fra kropsvævene (se kapitel 15). Et stort forbrug af glukose til mælkesukker i yveret kan via lavt blodsukker, lav insulinkoncentration og høj glukagonkoncentration fremkalde en voldsom mobilisering af fedtsyrer fra kroppens fedtdepoter, ophobning af ketonstofferne β-hydroxysmørsyre og acetone i blodet og nedsat appetit, som medfører ketose. I modsætning hertil optræder ketosetilstanden – drægtighedssyge – ved drægtige får med flere fostre kort før læmning. Den højtydende ko i tidlig laktation befinder sig ofte i en snæver fase mellem optimal produktion og en patologisk tilstand med ophobning af fedt i leveren (se Figur 2.6) (NRC, 2001).



Figur 2.6 *Mælkeydelse, daglig tyggetid, energibalance, dominerende fodermidler i foderrationen og foderoptagelse samt risiko for fordøjelsesbetingede- og stofskiftesygdomme ved malkekøer i starten af laktationen skematisk illustreret som funktion af foderrationens tyggetidsindeks.*

For drøvtyggerne som for andre pattedyr er absorptionen fra tarmkanalen til blodet af en vis mængde oxiderbare organiske næringsstoffer en forudsætning for overlevelse, bevægelse, vækst, laktation, reproduktion og fosterudvikling. Ernæringen, dvs. den daglige forsyning af kroppen med energi (FE), aminosyrer, mineraler og vitaminer, har betydning for tilvækstens størrelse, mælkeydelsen og under normale forhold ingen erkendt væsentlig betydning for fosterudviklingen under drægtighed, da underernæring typisk vil kompenseres via en lavere daglig tilvækst, en lavere mælkeproduktion og en øget risiko for stofskiftesygdomme i den tidlige laktation. Overfodring, dvs. en forsyning med flere energigivende næringsstoffer, end der er behov for, vil typisk resultere i en øget fedtaflejring.

Forsøges energi- og næringsstofforsyningen forceret via stor daglig tildeling af kraftfoder, ses ofte fodervægring, diarre, løbedrejning, vomacidose med ophobning af mælkesyre, nedsat motilitet i løben – løbedrejning (se Tabel 2.7 og Figur 2.6).

Tabel 2.7 *Ernæringsbetingede sygdomme, deres forekomst og risikofaktorer ved foderet (mod. efter NRC, 2001)*

Patologisk tilstand	Mælkefeber	Ketose Fedtlever	Løbedrejning Vomacidose Laminitis Leverbylder	Trommesyge	Græstetani
Tilstand	Koen kan ikke rejse sig, lav Ca i blod	Apatisk Lugter af ketonstoffer Højt fedtindhold i mælken	Æder ikke grovfoder Ingen vommotorik Lavt fedtindhold i mælken	Ophobning af gas i vom Koen kvæles	Kramper, fråde om munden Lav Mg indhold i blodet
Tidspunkt (antal uger efter kælvning)	-0,3 til 0,3	1-4	0-4	0-24	0-4
Egenskaber ved foderet	Højt CAB[a)], høj Ca	Stor andel roer eller sukker Underforsyning med energi, lav andel kraftfoder	Lav tyggetid Stor mængde kraftfoder Høj andel stivelse+sukker	Lav tyggetid Stor mængde kraftfoder Fodring med bælgplanter	Lav Na/K og lavt Mg indhold Højt PBV Højt fedtindhold

a) kation-anionbalance (Na + K- S-Cl) (mol ækvivalenter/kg tørstof).

2.7 Foderforsyning i det industrialiserede kvæghold

Den industrialiserede mælkeproduktion i begyndelsen af det 21. århundrede foregår i besætninger fra 100 til 1000 køer med automatiseret fodring og malkning, 2-3 ansatte og kun meget begrænset tid til at observere, fodre og iagttage den enkelte ko. Derfor er der et stadigt stigende krav til forståelse af det komplekse samspil mellem næringsstoffernes omsætning i formaverne, leveren, yveret og i kropsvævene for at kunne foretage en optimal fodring og optimal ernæring.

Afgræsning er stadig af stor betydning i ernæringen af malkekøer, og i lande som New Zealand og Irland ernæres malkekøer i stor udstrækning af græs hele året, hvorimod køer i Danmark, Nordvesteuropa og Nordamerika kun er på græs i kort tid om sommeren. Korn- og biprodukter udgør her en stigende andel af foderforsyningen (Clark & Jans, 1995).

Ved overgang fra græsning af ungt frisk græs til staldfodring med formalede kornprodukter, fintsnittede helsædafgrøder, biprodukter fra bryggerier og sukkerindustrien er der opstået en lang række nye udfordringer i fodringen. Køerne kan ikke bare have fri adgang til ubegrænset indtag af kornprodukter uden store risici for fordøjelsesproblemer. Den optimale mængde kraftfoder er et komplekst samspil mellem koens behov for energigivende næringsstoffer og kvaliteten af grovfoderet, mht. fiberindhold og disses hårdhed og fordøjelighed med henblik på at opretholde et optimalt vommiljø, der sikrer en høj næringsstofudnyttelse.

I husdyrholdet udmærker drøvtyggerne sig ved at kunne overleve nøjsomt på et fiberholdigt og proteinfattigt foder. Kvæget i Nordamerikas og Nordeuropas feedlots og intensive store malkekvægsbesætninger ernæres af velkonserverede græsmarks- og helsædafgrøder, biprodukter fra fødevareindustrien samt med store mængder korn og proteintilskudsfoder (kraftfoder). Disse er ofte industriforædlede og tilsat supplerende mængder af mineraler og vitaminer. Kornprodukterne og oliekagerne har typisk et lavt indhold af fibre og et højt indhold af protein, sukker og stivelse, som både kan fordøjes af biomassen i formaverne, men også i grisenes, hønsenes og kyllingernes tyndtarm. Disse fødeemners ernæringsmæssige egenskaber ligger milevidt fra græs, der er drøvtyggernes naturlige føde. Men brugen af disse fødeemner sikrer en stabil høj daglig energi- og næringsstofforsyning, der tilgodeser en høj mælkeydelse, en høj tilvækst blandt slagtedyrene, et lavt forbrug af foder pr. kg mælk eller pr. kg kød, og dermed en effektiv produktion af billige fødevarer.

I det industrialiserede, intensive og effektive malkekvæghold udgør fedme, stofskifte- og fordøjelsesbetingede sygdomme et væsentligt problem i de industrialiserede lande, hvorimod der stadig i begyndelsen af det 21. århundrede er millioner af udmagrede, utrivelige og lavt producerende køer i 3. verdenslandene.

2.8 Afslutning

Et af koens karakteristika er dens evne til at producere betydelige mængder mælk på grundlag af de næringsstoffer, der tilføres organismen fra fordøjelsesprocesserne i mave-tarmkanalen. Rekordforsøgene, som kombinerede hyppig malkning med hyppig kraftfodertildeling til potentielt højtydende malkekøer anno 1952, påviste, at det var muligt at opnå en betydelig ydelsesstigning i forhold til normalydelsen for den tids køer (Larsen & Eskedal, 1952).

Ydelsespotentialet hos malkekøerne er stadigt stigende, og der må forventes et øget fokus på en bedre forståelse af fordøjelsesprocesserne, reguleringen af foderoptagel-

sen, fordelingen af næringsstoffer mellem yver og krop, forebyggelse af fedme, ernæringsbetingede sygdomme og optimering af næringsstofforsyningen ud fra mælkeydelsen, dens sammensætning og indhold af indikatorer for koens ernæringsstatus for at udnytte de nuværende køers ydelsespotentiale optimalt. Større fokus på styring af mælkens sammensætning og forarbejdningsegenskaber via ernæringen er ligeledes et område af stor betydning for mejeriprodukternes kvalitet.

Et større fokus på en mindre miljøbelastning i form af mindre udskillelse af N og P til miljøet og en mindre metanproduktion er vigtige parametre for kvægbrugets påvirkning af det omgivende miljø.

Forbedring af køernes velfærd via en optimeret ernæring og vilje til at tilgodese køernes funktion som drøvtyggere er ligeledes et af fremtidens krav til moderne mælkeproduktion. Brug af biologiske indikatorer for malkekøers stofskifte og ernæringstilstand og identificering af begrænsende næringsstoffer for koens produktion og sundhed vil i stigende grad komme i fokus.

Der vil blive sat fokus på mælkekvalitet med hensyn til at opnå et højt protein/fedtforhold, lavt indhold af uønskede stoffer som eksempelvis tungmetaller, svampetoksiner, anaerobe sporer og et lavt antal celler i mælken.

Fremtiden vil ligeledes byde på en videreudvikling af ekspertmodeller, der automatisk kan optimere malkekoens næringsstofforsyning ud fra daglig mælkeydelse, mælkens sammensætning og indhold af biologiske indikatorer for ernæringsstilstand, sundhedstilstand og miljøbelastning ved individuel tildeling af en specifik mængde kraftfoder med specifikke ernæringsmæssige egenskaber.

2.9 Referencer

Anonymous 1991. Mouse deer. Kap. 26 In. Microlivestock: Little-Known Small Animals with a Promising Economic Future. National Academies Press, 291-298.

Apelt, W. 1965. Der Einfluss der Ernährung auf der Entwicklung der Verdauungsorgane und auf die quantitativen Schlachtergebnisse von männlichen Kälbern. Kühen Arch. 79, 239-296.

Bauman, D.E. 2000. Regulation of nutrient partitioning during lactation: In: Cronjé, P.B. (ed.). Homeostasis and homoeorhesis revisited. Ruminant physiology. In: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the 8th International Symposium on Ruminant Physiology, Pretoria, South Africa, 1999. CABI pub., New York, USA, 311-328.

Cheeke, P.R & Palo, R.T. 1995. Plant toxins and mammalian herbivores: co-evolutionary relationships and anti-nutritional effects. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds.). Recent developments in the nutrition of herbivores. Proceedings of the 4th International Symposium September 11-15, 1995, 437-456.

Clark, D.A. & Jans, F. 1995. High forage use in sustainable dairy systems. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds.). Recent Developments in the Nutrition of Herbivores: Proceedings of the 4th International Symposium, September 11-15, 1995, 497-526.

Cork, S.J., Hume, I.D. & Faichney, G.J. 1999. Digestive strategies of nonruminant herbivores: In: Jung, Jr. H.-J.G. & Fahey, G.C. (eds.). The role of the hindgut. Nutritional ecology of herbivores. Proc. of the Vth. int. symp. on the nutrition of herbivores, USA, American Society of Animal Science, 210-260.

Craig, A. M. 1995. Detoxification of plan and fungal toxins by ruminant microbiota. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W. v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 271-288.

Crutzen, P.J. 1995. The role of methane in atmospheric chemistry and climate. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W. v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 291-315.

Danfær, A. 1983. Næringsstoffernes intermediære omsætning. Kap. 12. In: Østergaard, E.V. & Neimann-Sørensen, A. (eds.). Optimale foderrationer til malkekoen. Foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion. 551. Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg. Frederiksberg Bogtryk, 12.1-12.61.

Flatt, W.P., Moe, P.W., Moore, l.A., Hooven, N. W., Lehman, R.P., Ørskov, E.R. & Hemken, R.W. 1969a. Energy utilization by high-producing dairy cows. I Experimental design, ration composition, digestibility data and anima performance during energy balance trials. In: Blaxter, K.l., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (eds.). Proceeding of the 4. Symp. on energy metabolism of farm animal. EAAP pub., 221-234.

Flatt, W.P., Moe, P.W., Munson, A.W. & Cooper, T. 1969b. Energy utilization by high-producing dairy cows. II Summary of energy balance experiments with lactating cows. In: Blaxter, K.l., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (eds.). Proceeding of the 4. Symp. on energy metabolism of farm animal. EAAP pub., 235-51.

Foley, W.J., Iason, G.R. & McArthur, C. 1999. Role of plant secondary metabolites in the nutritional ecology of mammalian herbivores: How far have come in 25 years. Nutritional ecology of herbivores. In: Jung, Jr. H.-J.G. & Fahey, G.C. (eds.). Proc. of the Vth. int. symp. on the nutrition of herbivores. USA, American Society of Animal Science, 130-209.

Fox, P.F. & McSweeney, P.l.H. 1998. Dairy Chemistry and biochemistry. Blackie academic & professional, London, 478 pp.

Gálfi, P., Neogrády, S. & Sakara, T. 1990. Effects of volatile fatty acids on the epithelial cell proliferation of the digestive tract and its hormonal mediation. In: Sasaki, Y., Kawashima, R. & Taauda, T. (eds.). Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. Proceedings of the Seventh International Symposium on Ruminant Physiology, Sendai, Japan, 1989, 49-59.

Hofmann, R.R. 1988. Morphophysiological evolutionary adaptations of the ruminant digestive system. In: Dobson, A. & Dobson, M.J. (eds.). Proceeding of a satelite symposium to the 30th congress of the international Union of physiological sciences. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, 1-20.

Hvelplund, T. & Madsen, J. 1990. A study of the quantitative nitrogen metabolism in the gastrointestinal tract, and the resultant new protein evaluation system for ruminants. The AAT-PBV system. Doktorafhandling, Department of Animal Science, KVL, Copenhagen, 215 pp.

Hume, I.D. & Sakaguci, E. 1990. Patterns of digestive flow and digestion in foregut and hindgut fermenters. Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. In: Sasaki, Y., Kawashima, R. & Taauda, T. (eds.). Proceedings of the Seventh International Symposium on Ruminant Physiology, Sendai, Japan, 1989, 427-51.

Illius, A.W. & Gordon, I.J. 1999. The physiological ecology of mammalian herbivore. Nutritional ecology of herbivores. In: H.-J., Jr., Jung, G. & Fahey, G.C. (eds.). Proc. of the Vth. int. symp. on the nutrition of herbivores. American Society of Animal Science, USA, 71-96.

Kay, R.N.B. 1989. Adaptation of the ruminant digestive tract to diet. Acta Vet. Scand. Suppl 86, 196-203.

Kennedy, P.M. & Doyle, P.T. 1993. Particle-size reduction by ruminants-Effects of cell wall composition and structure. In: Buxton, D.R., Hatfield, R.D., Ralph, J. & Jung, H.G. (eds.). Forage Cell Wall Structure and Digestibility. American Soc. of Agronomy, USA, 499-534.

Kirchgessner, M., Windisch, W. & Müller, H.l. 1995. Nutritional factors for the quantification of methane production. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W. v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 333-348.

Larsen, L.H & Eskedal, H.W. 1952. Fodring af køer med høj mælkeydelse. 260. Beretning fra Forsøgslaboratoriet, København, 100 pp.

Lechner-Doll, M., Kaske, M. & Engelhardt, von W. 1990. Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. In: Sasaki, Y., Kawashima, R. & Taauda, T. (eds.). Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. Proceedings of the Seventh International Symposium on Ruminant Physiology, Sendai, Japan, 1989, 455-482.

Mathison, G.W., Okine, E.K., Vaage, A.S., Kaske, M. & Milligan, L.P. 1995. Current understanding of the contribution of the propulsive activities in the forestomach to the flow of digesta. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, 23-41.

NRC 2001. Nutrient requirements of dairy cattle. Nutrient requirements of domestic animals. 7. ed., National Research Council, USA, 381 pp.

Nørgaard, P. 1989. The influence of the physical form of the diet on chewing activity and reticulorumen motility in cows. Acta Vet. Scand. Suppl 86, 46- 52

Nørgaard, P. 1995. Effect of short-chain fatty acids on salivary flow in ruminants. In: Rombeau, J.H., Sakata, J.l. & Cummings, T. (eds.). Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids. Cambridge University Press, 233-241.

Reynolds, C.K. 1995. Quantitative aspects of liver metabolism in ruminants. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, 351-71.

Robertshaw, D. & Zine-Filali, R. 1995. Thermoregulation and water balance in the camel: A comparison with other ruminant species. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 563-78.

Roche, J.F. & Diskin, M.G. 1995. Hormonal regulation of reproduction and interactions with nutrition in female ruminants. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 409-428.

Scott, D. 1988. Control of phosphorus balance in ruminants. In: Dobson, A. & Dobson, M.J. (eds.). Proceeding of a satelite symposium to the 30th congress of the international Union of physiological sciences. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, 156-174.

Seested, S., Nørgaard, P. & Ranvig, H. 2000. Faktorer med indflydelse på indholdet af fytoøstrogener i kløver og lucerne og dets påvirkning af den hunlige frugtbarhed hos drøvtyggere. Dansk Veterinærtidsskr. 83, 6-12.

Shirazi-Beecheym, S. P., Wood, I.S., Dyer, J., Scott, D. & King, T.P. 1995. Intestinal sugar transport in ruminants. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 117-133.

Stangaissinger, M., Chen, X.B., Lindberg, J.E. & Giesecke, D. 1995. Metabolism of purines in relation to microbial production . In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 387-406.

Sutherland, T.M. 1988. Particle separation in the forestomachs of sheep. In: Dobson, A. & Dobson, M.J. (eds.). Proceeding of a satelite symposium to the 30th congress of the international Union of physiological sciences. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, 43-73.

van Soest, P.J. 1982. Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books, Inc. Corvallis, OR, 374 pp.

van Soest, P.J., Dierenfeld, E.S. & Conklin, N.L. 1995. Digestive strategies and limitations of ruminants. In: Leonhard-Marck, S., Breves, G., Giesecke, D. & Engelhardt, W.v. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Proceedings of the Eight International Symposium on Ruminant Physiology, 1994, Willingen, Germany, 581-600.

van Soest, P.J., Sniffen, C.J. & Alen, M.S. 1988. Rumen dynamics. In: Dobson, A. & Dobson, M.J. (eds.). Proceeding of a satelite symposium to the 30th congress of the international Union of physiological sciences. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, 21-42.

Weekes, T.E.C. 1990. Hormonal control of glukose metabolism. In: Sasaki, Y., Kawashima, R. & Taauda, T. (eds.). Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. Proceedings of the Seventh International Symposium on Ruminant Physiology, Sendai, Japan, 1989, 183-200.

Fodermidlernes karakteristika

3

af Karen Søegaard [1], Hanne Hansen [2] og Martin Riis Weisbjerg [3]

[1] Afd. for Jordbrugsproduktion og Miljø,
Danmarks JordbrugsForskning,
[2] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole og
[3] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

3.1 Indledning

Fodermidlerne deles traditionelt op i grovfoder og kraftfoder. Grovfoder er et strukturrigt foder, mens kraftfoder er et foder med en høj energiværdi. Grænsen mellem de to grupper er imidlertid ikke skarp. En afgrøde, som ligger mellem de to typer, er foderroer. Den betragtes normalt som grovfoder, men er meget energirig og har et lavt indhold af fibre. Det ses af Tabel 3.1, hvor der er vist nogle typetal for afgrødekvaliteten for de væsentligste afgrøder, som dyrkes i Danmark. Afgrødekvaliteten bliver i dette kapitel anvendt for afgrødens kemiske sammensætning og fordøjelighed af organisk stof. Afgrødekvaliteten varierer imidlertid meget inden for den enkelte afgrøde, hvilket tabellen ikke viser. Tabellen viser derimod nogle karakteristiske forskelle. Det kan f.eks. ses, hvordan energien oplagres i forskellige former ved, at roer indeholder meget sukker, korn indeholder meget stivelse, og rapsfrø indeholder meget fedt. Det kan også ses, hvordan råproteinindholdet varierer fra et lille indhold i roer og korn til et stort indhold i kløvergræs og rapsfrø. I tabellen er afgrødekvaliteten vist for den friske afgrøde. Bortset fra sukker ændres den kemiske sammensætning ikke væsentlig under ensilering. I dette afsnit vil det blive omtalt, hvad der er karakteristisk for afgrøderne, og hvordan den kemiske sammensætning bliver påvirket dels gennem væksten og dels ved konservering, opbevaring og behandling. For yderligere detaljer vedrørende planternes morfologi kan henvises til lærebog i planternes morfologi (Mikkelsen, 1981).

Tabel 3.1 *Typetal for afgrødekvalitet af forskellige afgrøder vist som andel af tørstof (TS) med undtagelse af fordøjelighed af organisk stof (FOS)*

	Tørstof %	Råprotein % af TS	Træstof % af TS	Fedt % af TS	Stivelse % af TS	Sukker % af TS	FOS % af org. stof
Græs	18	19	23	4	0	12	77
Kløvergræs	17	22	21	4	2	10	77
Grønbyg	18	14	24	2	6	12	73
Kornhelsæd	35	11	21	2	24	8	72
Ærtehelsæd	23	17	20	3	15	12	76
Majshelsæd	23	10	23	2	17	8	72
Roer	20	7	5	<1	0	68	90
Roetop	12	16	12	5	0	12	82
Korn (byg)	85	11	5	3	61	2	85
Rapsfrø	92	22	9	48	2	6	85
Halm (byg)	85	4	45	2	0	0	45

Efter Møller et al. (2000) samt forfatternes egne undersøgelser.

3.2 Planternes opbygning og karakteristika

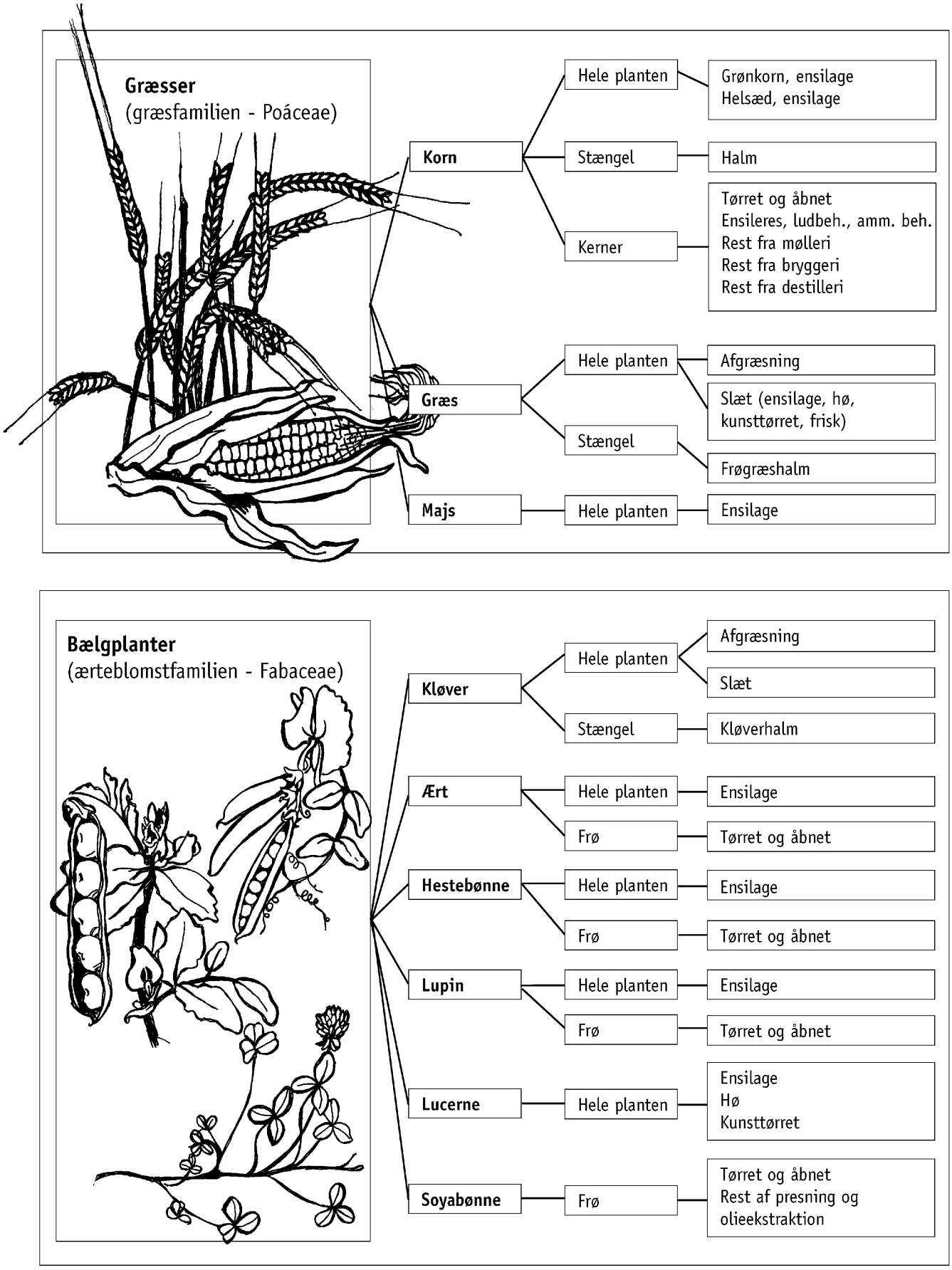
Foderplanterne omfatter mange arter, som groft kan inddeles i tre grupper, som er græsser, bælgplanter og en restgruppe primært bestående af rodfrugter og oliefrøplanter. Det kan også ses af Figur 3.1, hvor de væsentligste foderplanter, som anvendes til kraftfoder og grovfoder i Danmark, er vist. I figuren er også vist, hvilken del af planten der udnyttes og på hvilken måde. Sojabønne og solsikke er de vigtigste arter, som importeres, mens de øvrige dyrkes i Danmark.

De to mest betydende familier er således græsserne og bælgplanterne, og de principielle forskelle mellem disse beskrives herefter. Græsserne er enkimbladede og er morfologisk karakteriseret ved en oprejst trind stængel, som er hul undtagen ved de opsvulmede bladfæster også kaldet knæ. Bladstillingen er toradet, og bladet består af bladplade, bladskede og skedehinde. Blomsterstanden består af småaks, og for de fleste foregår bestøvningen ved hjælp af vinden. Nogle få græsser som rød svingel og engrapgræs har udløbere og kan på denne måde invadere nyt land. De øvrige anvendte græsser (korn, majs og de fleste græsarter) har ikke udløbere, og deres muligheder for at brede sig af ukønnet vej begrænser sig til at sætte sideskud dvs. buske sig.

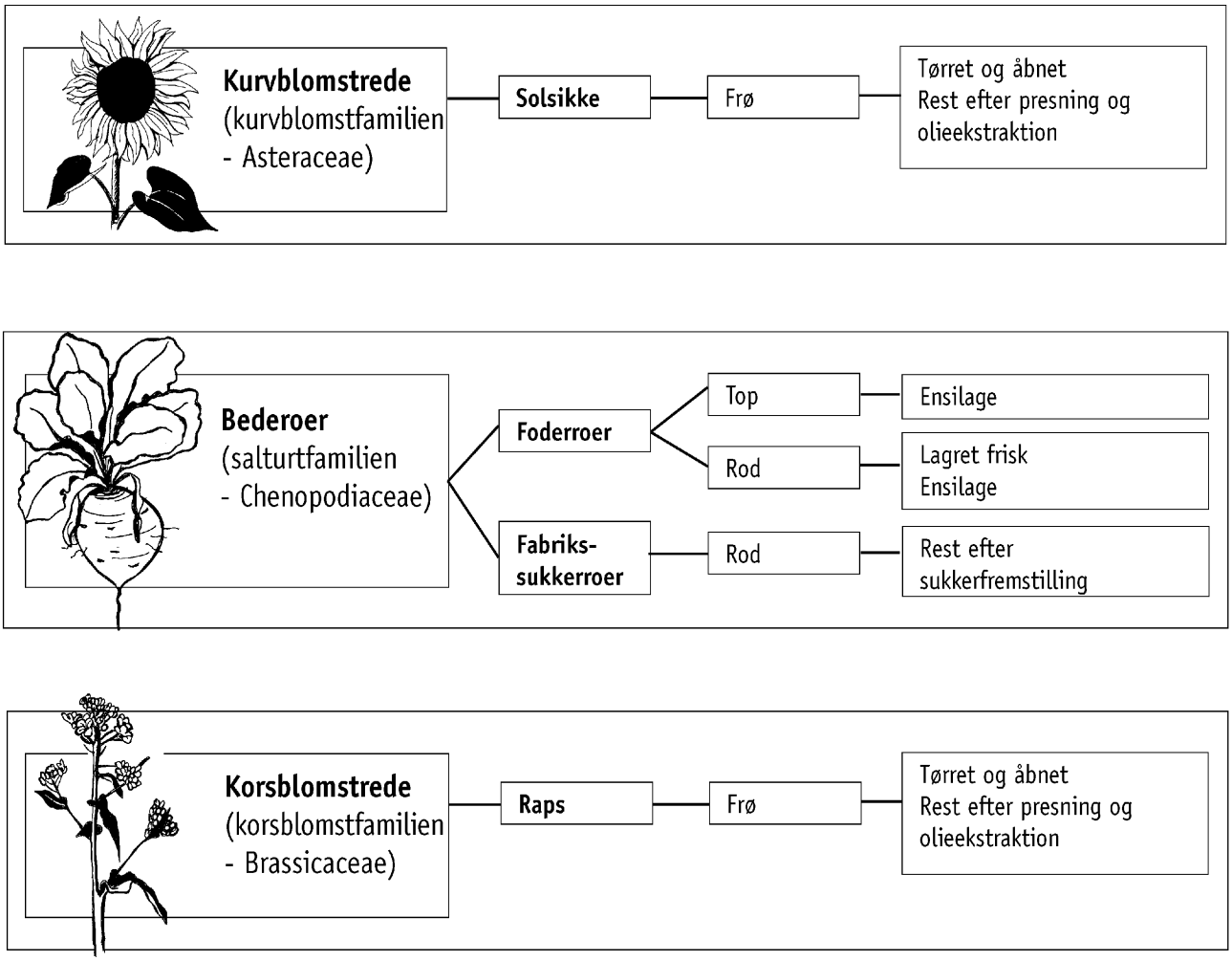
Bælgplanterne er tokimbladede og har en meget variabel stængel, der kan være nedliggende som hos hvidkløver eller opret. Der kan være mange stængler pr. plante. Bladene består af småblade, er hæftet til stænglen med en bladstilk og er placeret afvekslende. Store akselblade er karakteristisk for bælgplanter. Blomsten består af de typiske ærteblomster, som er samlet i et hoved som ved kløver, klase som i lucerne eller enlige-få som i ært. Bestøvningen foregår ved hjælp af insekter, og bælgfrugter udvikles derefter.

Græsserne har et meget grenet rodsystem, hvorimod bælgplanterne har pælerod, hvorfra siderødder udgår. Bælgplanternes rodsystem gør, at de generelt ikke er så gode til at gennemvæve jorden og konkurrerer derfor ikke så godt om vand og næringsstoffer, når de vokser sammen med græsser (Dunlop & Hart, 1987). Modsat græsarterne bidrager bælgplanterne selv til N-husholdningen ved at have symbiose med Rizobium bakterier i rodknolde, hvor der fikseres luftformigt N.

Ved fotosyntese fikseres kulstof fra luften, og dette kulstof opbevares midlertidigt i bladene i form af sukrose eller stivelse og transporteres senere til andre planteorganer. Denne transport er ikke direkte afhængig af sollys og foregår især om natten. Sukkerkoncentrationen er af den grund normalt størst sidst på eftermiddagen. Sukker dannet ved fotosyntese bruges til intermediær metabolisme samt til transport og lagring af energi. Energilagringen foregår primært i udløbere, stængelbasis samt i frø og kerner. Stivelse er det dominerende lagringskulhydrat hos bælgplanter. Græsserne oplagrer derimod energi i to forskellige former, dels som fruktan i de vegetative dele og dels som stivelse i frø/kerner (Tabel 3.2). Variationen i sukkerindhold i tabellen er noget mindre, end det vi typisk ser under danske forhold, hvor alm. rajgræs kan have op til 30 % sukker af tørstof. Sukker er reelt det samme som vandopløselige kulhydrater og indbefatter mono-, di- og oligosakkarider samt fruktaner. Stivelse består af amylose og amylopektin, og forholdet mellem disse er især genetisk bestemt, men forhold som modningsgrad har også betydning (Van Soest, 1982).



Figur 3.1 fortsættes



Figur 3.1 *De væsentligste foderplanter som udnyttes til grov- og kraftfoder. Desuden er vist den del af planten, som udnyttes, ligesom den anvendte form eller proces.*

De strukturelle kulhydrater er karakteriseret ved, at forholdet mellem hemicellulose og cellulose er mindre i bælgplanter end i græsser. Det skyldes især, at der i bælgplanter er forholdsvis lille mængde hemicellulose (Tabel 3.2). Omvendt er indholdet af lignin større i bælgplanter (Van Soest, 1982). Søegaard (1994) fandt f.eks. en gennemsnitlig stigning i ligninindholdet på næsten 25 %, når hvidkløvergræs indeholdt 30-40 % kløver i forhold til ren græs. Lignin er ikke et kulhydrat, men i stedet fenoliske forbindelser, som via deres binding til de strukturelle kulhydrater nedsætter fordøjeligheden af disse. Pektin er polysakkarider, som sidder i midtlameller samt i membraner og virker lidt som lim. Der er betydelig mere pektin i bælgplanter end græsser (Tabel 3.2).

Bælgplanter samt nogle græsser indeholder forskellige antinutritionelle stoffer (både primære og sekundære metabolitter), hvis funktion er beskyttelse mod infektion og udvikling af resistens mod stress i planten (se kapitel 5). Både lignin og tannin, som begge er polymere af aromatiske alkoholer, har disse funktioner (Buxton & Casler, 1993). Tanninindholdet er imidlertid meget artsafhængigt, f.eks. har kællingetand et højt indhold, op mod 5 % af tørstof, mens hvidkløver næsten ingen tannin indeholder (D'Mello & MacDonald, 1996).

Tabel 3.2 *Typiske intervaller for koncentration i tørstof (TS) af kulhydrater i bælgplanter og græs, dyrket som græsmarksafgrøde (Moore & Hatfield, 1994)(Lignin fra: Søegaard, 1994)*

	Bælgplanter	Græs
	% af TS	
Ikke strukturelle kulhydrater		
Mono- og disakkarider	2-5	3-6
Stivelse	1-11	0-2
Fruktaner	-	3-10
Strukturelle kulhydrater		
Cellulose	20-35	15-45
Hemicellulose	4-17	12-27
Pektin	4-12	1-2
Lignin[*)]	*1-8*	*1-4*

*) Lignin er ikke et kulhydrat, men bliver ofte analyseret sammen med de strukturelle kulhydrater.

Uønskede stoffer, som ofte omtales, er blåsyre i hvidkløver, fyto-østrogen i rødkløver og saponin i lucerne. Endelig er mineralindholdet højere i bælgplanter end i græsser, og der er forholdsvis mere vand, dvs. tørstofandelen er lavere.

I det efterfølgende vil de enkelte afgrødetyper, som dyrkes i Danmark, blive omtalt; græsmarksplanter, helsæd, rodfrugter, korn og oliefrøplanter. Information om andre fodermidler kan f.eks. hentes i Stensig et al. (1993).

Græsmarksplanter: Græs og kløver

Den mest anvendte græsart i dansk landbrug er alm. rajgræs (*Lolium perenne*). Dens store anvendelse skyldes en stor produktion kombineret med en høj fordøjelighed. Dens væsentligste ulempe er en forholdsvis lav persistens, hvilket primært er varighed. Alm. rajgræs består af flere typer mht. ploididet og tidlighed. Tetraploid (4N) alm. rajgræs sammenlignet med diploid (2N) har en lavere tørstofprocent og har en bedre smagbarhed, primært pga. et større indhold af sukker. Tetraploide sorter bruges især i forbindelse med afgræsning. Alm. rajgræs opdeles i tidlige, middeltidlige og sildige sorter. Forskellene på disse er især tidspunktet for skridning og tilbøjelighed til at sætte stængel. Sildige græsser bruges især til afgræsning for at begrænse stængelsætningen og optimere vækstprofilen (Søegaard et al., 2001a). Der findes en del andre græsarter med hver sin dyrkningsmæssige karakteristika. Når der skal være mere varige marker foretrækkes arter som engsvingel (*Festuca pratensis*), timothe (*Phleum pratense*), rød svingel (*Festuca rubra*) og engrapgræs (*Poa pratensis*) sammen med alm. rajgræs (Søegaard et al., 2001a). Hvidkløver (*Trifolium repens*) er den mest anvendte kløverart. Hvidkløver har en høj fordøjelighed, bl.a. fordi stænglen ikke udnyttes, da denne ligger langs jorden som udløber. Hvidkløveren har på den måde en god evne til at brede sig og lappe huller i græsmarken. Rødkløver (*Trifolium pratense*), som anvendes meget mindre, har en lidt lavere fordøjelighed end hvidkløver, hvilket primært skyldes den opretstående stængel, som gør, at den kan fylde mere i afgrøden.

Græsmarksplanter: Lucerne (Medicago sativa) og stregbælg (Galega orientalis)
Begge arter er N-fikserende og bruges primært til slæt. Som andre bælgplanter har de to arter et højt indhold af mineraler. Sammenlignet med rødkløver ved fire årlige slæt gav både lucerne og stregbælg et lavere udbytte, og kvaliteten var ikke bedre (Skovborg, 1991a). Stregbælg har i flere forsøg givet både et lille udbytte og en forholdsvis lav fordøjelighed (Skovbo, 1991a; Hostrup & Møller, 1996).

Helsæd af kornafgrøder
Vårbyg (*Hordeum vulgare*) og vinterhvede (*Triticum aestivum*) er de mest benyttede typer, når det gælder helsæd. Havre (*Avena sativa*) og vinterrug (*Secale cereale*) har for lav fordøjelighed, hvilket for rugens vedkommende skyldes det lange strå, der kommer til at udgøre en meget stor del af afgrøden, mens det for havren især skyldes den høje skalandel i kernerne. Disse to arter egner sig derfor bedst til grønkorn, som er helsæd, der høstes omkring skridning.

Efter skridning indlejres tørstof i kernerne, og stråmassen bliver samtidig lidt mindre. Fordøjeligheden af stråret falder stærkt allerede fra begyndende skridning, mens kernerne har en høj og ret stabil fordøjelighed. Det samlede resultat af dette er, at afgrødens fordøjelighed falder stærkt i perioden omkring skridning. Derefter følger en stabilisering og ofte endda en mindre stigning som følge af den stadigt stigende kerneandel. Når kerneindlejringen er næsten til ende, og stråets fordøjelighed stadigt aftager, falder afgrødens fordøjelighed igen svagt (Hostrup, 1983). I kerneindlejringsperioden ændres sukker/stivelsesforholdet kraftigt. I vårbyg er der 4 og 6 uger efter begyndende skridning fundet, at sukkerkoncentrationen faldt fra 13 til 4 % af tørstof, mens stivelseskoncentrationen steg fra 22 til 34 % af tørstof (Nielsen & Mikkelsen, 1999). Høsttidspunktet har derfor stor betydning for kvaliteten. Næsten alt stivelse findes i kernerne, hvilket bl.a. er vist af Skovborg (1991b), som i hvedehelsæd fandt 54 % stivelse i kernetørstof og 4 % stivelse af stråtørstof. Råproteinkoncentrationen aftager stærkt indtil 3-4 uger efter skridning og stabiliserer sig derefter. Råproteinkoncentrationen er derfor ikke så påvirkelig af høsttidspunkt (Hostrup, 1983). Kvaliteten af stråret varierer meget horisontalt. I den øverste tredjedel under akset fandt Skovborg (1991) i hvedehelsæd en fordøjelighed på 53 % af organisk stof og en råproteinkoncentration på 5,1 % af tørstof og i den nederste tredjedel hhv. 43 % fordøjelighed og 3,5 % råprotein. Kernefraktionen havde en fordøjelighed af organisk stof på 83 % og en råproteinkoncentration på 9,2 %. Stubhøjden har således stor betydning for afgrødekvaliteten af den samlede afgrøde, da aks/stråforholdet kan påvirkes ved at ændre stubhøjden. Den højeste fordøjelighed af afgrøden kan opnås ved at sætte en høj stub. Strålængden varierer en del mellem sorterne, hvilket er en væsentlig årsag til kvalitetsvariationen mellem sorterne. I 1999 varierede foderenhedskoncentrationen af vårbygsorterne mellem 0,76 og 0,70 FE/kg tørstof, mens vinterhvede varierede mellem 0,78 og 0,76 FE/kg tørstof (Nielsen & Mikkelsen, 1999).

Helsæd af bælgplanter
De vigtigste bælgplantearter til helsæd er markært (*Pisum sativum*), som især dyrkes i blanding med vårbyg, og hestebønne (*Vicia faba*), som især dyrkes i renkultur. Udviklingen i afgrødekvaliteten følger i princippet samme udvikling som ved korn efter blomstring med omlejring af energi fra de vegetative dele til frøene, hvilket ender op i en lavtfordøjelig stængel og højtfordøjelige frø. Ligesom ved korn har frøandelen derfor stor betydning for helsædskvaliteten. I hestebønne blev der ved høst f.eks. fundet ca. 40 % fordøjelighed af organisk stof og ca. 5 %

råprotein i stængel, mens frøene havde en meget højere fordøjelighed på 80-90 % og en højere råproteinkoncentration på 25-30 % (Hostrup & Koefoed, 1993). Ved høst er der i både ært og hestebønne fundet, at bælge med frø har udgjort 50-60 % af tørstof (Skovborg, 1990; Hostrup & Koefoed, 1993). Tørke under blomstring påvirker afgrødekvaliteten på grund af blomstertab og dermed følgende mindre frøsætning. Forholdet mellem frø og stængel varierer ligesom for korn mellem sorterne, og foderenhedskoncentrationen varierede i 1999 mellem 0,94 og 0,80 FE/kg tørstof for ærtehelsæd (Nielsen & Nikkelsen, 1999). Ært dyrkes oftest i blanding med vårbyg, og kvaliteten af hele helsædsafgrøden vil ud over kerne- og frøandelen af den enkelte art i høj grad afhænge af ært/bygforholdet.

Helsæd af majs (Zea mays)

Majs er en tropisk græsart, en C4-plante, med en anden form for fotosyntese end de tempererede C3-græsarter, som normalt dyrkes i Danmark. Det indebærer bl.a., at majs har et højere temperatur- og lysoptimum for fotosyntese og vækst. Efter blomstringen i begyndelsen af august foregår kolbetilvæksten forholdsvis hurtigt, og tørstofmængden i de øvrige plantedele falder. Stivelse indlejres i kernerne, og samtidig falder sukkerkoncentrationen i alle plantedele kraftigt (Møller et al., 1980). Træstofindholdet i majsafgrøden ændres tilsyneladende ikke så kraftigt gennem kerneindlejringsperioden, men indholdet er meget forskelligt i de enkelte plantedele. Kolben har et forholdsvis lavt træstofindhold, 6-8 %, fordelt med et minimalt indhold i kerne og et betydeligt indhold i spindlen (Tabel 3.3). Ud over et lavt træstofindhold og højt stivelsesindhold er kolben i forhold til resten af majsplanten karakteriseret ved et højt P-indhold og et meget lille Ca-indhold (Møller et al., 1980).

Afgrødekvaliteten af majs er meget variabel. Den væsentligste årsag hertil er, at Danmark ligger i den nordlige grænse for majsvækst, og det variable danske klima gør, at majsens udvikling bliver meget forskellig fra år til år. Da afgrødekvaliteten er meget forskellig i de forskellige plantedele (Tabel 3.3), betyder påvirkninger af forholdet mellem plantedelene derfor meget for afgrødekvaliteten af hele afgrøden, dvs. det får betydning, hvor meget kolben når at udvikle sig inden høst. Ud over lave temperaturer (få majsvarmeenheder) har kraftig tørke især efter blomstring vist sig at forringe kolbeudviklingen (Gregersen, 1982).

Tabel 3.3 *Afgrødekvalitet af forskellige dele af majsplanten. Gennemsnit af 3 sorter, 2 udsædsmængder, 12 høsttider, 3 år og 2 N-strategier. Efter Augusinussen & Christensen (1989)*

	Aske	Råprotein	Træstof	%	Andel af tørstofudbytte
		% af tørstof		IVOS[1)]	%
Stængel + blade	7	8	35	60	43
Stilk	6	5	25		2
Svøb	3	3	35	69	6
Spindel	2	3	32	59	9
Kerne	2	10	3	81	40

[1)] in vitro fordøjeligt organisk stof.

Under danske forhold høstes majsen normalt ved et tørstofindhold på 30-32 %, hvilket dog ikke altid kan nås i de nordlige enge af landet, inden nattefrosten starter. Omkring dette tidspunkt ændres afgrødekvaliteten tilsyneladende ikke så meget, idet fordøjeligheden kun var svagt faldende i alle plantedele fra 1. september og frem til 1. november (Møller et al., 1980).

Sortsvariationen er forholdsvis stor. I 1999, hvor 40 sorter blev afprøvet, varierede koncentrationen af stivelse således mellem 27 og 40 % af tørstof, og koncentrationen af sukker varierede mellem 3 og 10 % af TS (Nielsen & Mikkelsen, 1999). Majssorter, som anvendes i Danmark, er via forædlingen sammensat af ca. 1/3 dentmajs og 2/3 flintmajs. Stivelsen i dentmajs indeholder betydelig mere amylose i forhold til amylopektin end stivelsen i flintmajs (Van Soest, 1982).

Rodfrugter

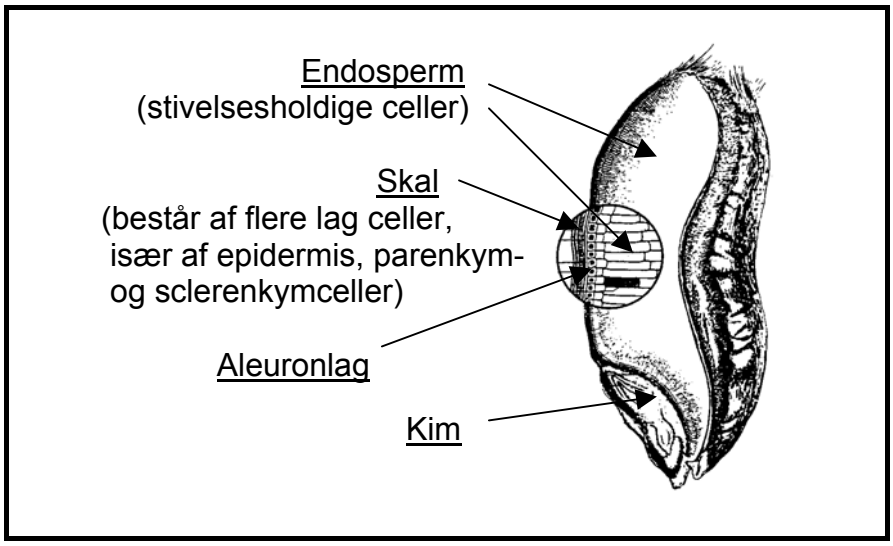
Foderbeder (*Beta vulgaris*) er den mest anvendte art. Foderbeden er to-årig og danner det første år en bladroset og en roe. I roen oplagres næring, og bederoen ville sætte blomster og frø det andet år, hvis den ikke blev taget op inden. Oplagsnæringen består af sukker, primært sakkarose, og 65-70 % af rodtørstof består af sukker (Møller & Søegaard, 1999). Roen har derfor en meget høj fordøjelighed omkring 90 % af organisk stof, mens toppen har en fordøjelighed på omkring 75 % (Møller & Søegaard, 1999). Aspekter vedr. afgrødekvalitet er kun meget lidt undersøgt, men forsøg tyder på, at kvaliteten er meget robust, idet kvaliteten næsten ikke blev påvirket af forskellig optagningsmetode og -tid, hvilket sandsynligvis skyldes den store sukkerkoncentration (Møller & Søegaard, 1999). Den største forskel mellem sorter findes i tørstofindhold, som varierer mellem 15 og 20 % (Nielsen & Mikkelsen, 1999). Toppen er karakteriseret ved en lav tørstofprocent, og sammenlignet med græs og helsæd har toppen et meget mindre indhold af fibre, mens råprotein er på niveau med græs (Møller & Søegaard, 1999).

Kålroer (*Brassica napus napobrassica*) og turnips (*B. rapa*) er to meget lidt anvendte korsblomstrede arter. Kålroen har en kraftig pælerod og turnips en lidt mindre rod. I forhold til bederoer er sukkerkoncentrationen mindre, og fiberkoncentrationen større.

Korn til modenhed

Kernerne består af kim, endosperm, aleuronlag og skal (Figur 3.2). Kimen udgør kun 2-3 % af kernen. Endospermen eller frøhviden består af store stivelsesfyldte celler og udgør over 80 % af kernen. Stivelsen består normalt af omkring 25 % amylose og 75 % amylopektin. Rundt om endospermen findes et lag aleuronceller, som ligesom kimen er meget protein- og fedtrig men uden stivelse. Yderst er skallen, som består af flere lag celler (Figur 3.2). Derudover findes der inderavner i havre og byg. Inderavnerne er hos byg delvis vokset sammen med kernen og udgør ca. 9 % af tørstof. Hos havre er inderavnerne frie og udgør betydeligt mere, ca. 25 % af tørstof. Træstofkoncentrationen er derfor størst i havre, når den er uafskallet, mindre i byg og mindst i hvede. Fordøjeligheden af organisk stof følger den omvendte rækkefølge. Hvede og rug er således nøgenkernede, hvilket vil sige, at avnerne frigøres fra kernerne ved tærskning. Der er nu også forædlet nøgenkernede sorter af havre og byg.

I forbindelse med melfremstilling fremkommer nogle biprodukter, som sælges til foder. Hvedeklid består primært af skaldele, men der vil også være lidt af endospermen og kimen tilbage. Hvedekim består primært af kimen, men her vil der også være lidt af skallen og lidt af endospermen tilbage. Havre- og bygskalmel består ud over klid også af inderavner.



Figur 3.2 *Kornkernens opbygning (efter Andersen, 1989).*

Proteinkoncentrationen er størst i aleuronlaget og i kimen, ca. 30 %. Den største mængde protein findes imidlertid i endospermen, da denne udgør den største andel af kernen. Aminosyresammensætningen varierer lidt mellem arterne, f.eks. har proteinet i havre det største indhold af lysin og arginin (Sylvester-Bradley & Folkes, 1976). Fedtsyrerne er for størstedelen umættede. I havre er indholdet af fedtsyrer noget større end i de øvrige kornarter, og det er især fedtsyrerne C18:1 og C18:2, som dominerer (Givens, 1993). Ligesom for majskolber adskiller mineralsammensætningen i kernerne sig fra øvrige grovfoderafgrøder primært ved at have en meget lav Ca-koncentration og en højere P-koncentration.

Oliefrøplanter

Den korsblomstrede raps (*Brassica napus oleifera*) er den mest dyrkede art af oliefrøplanterne, jf. Figur 3.1. Der dyrkes kun dobbeltlave sorter, dvs. med lavt indhold af erucasyre og glukosinolat. Raps har en kraftig pælerod, en enkelt opret stængel med oprette blågrønne og næsten glatte blade. Skulpene rummer 10-30 kuglerunde og sorte frø. Udbyttet af vinterraps er noget større end af vårraps. Både protein- og fedtindholdet er meget højt i frøene, og disse to komponenter er omvendt relateret. F.eks. øges proteinindholdet med stigende N-tilførsel, mens olieindholdet mindskes (Augustinussen et al., 1995). Mellem sorterne varierer indholdet af olie forholdsvis lidt, mellem 45 og 50 % af tørstof (Haldrup, 1999). Den kemiske sammensætning, herunder fedtsyresammensætningen, er imidlertid hovedsagelig genetisk bestemt, men dyrkningsfaktorer kan også påvirke afgrødekvaliteten. Således øges f.eks. glukosinulatindholdet (se kapitel 5) oftest ved stigende N- og S-tilførsel (Augustinussen et al., 1995). I forhold til andre afgrøder er raps mere S-krævende, især under strækningsvækst og blomstring.

3.3 Faktorer der påvirker afgrødekvaliteten

Afgrødekvaliteten kan påvirkes af en række faktorer, som klima, morfologisk udvikling og benyttelse. I det følgende er dette omtalt for de forskellige kvalitetsparametre i græsmarksafgrøderne. Disse afgrøder er generelt mere påvirkelige end andre afgrøder, da benyttelsen er så forskelligartet og foregår over så lang tid.

Fibre

Fibre kaldes også cellevægskulhydrater og er detaljeret beskrevet i kapitlerne 4 og 9. Koncentrationen af de forskellige fiberfraktioner bliver især påvirket af afgrødemængde og tidspunkt i vækstsæsonen (Figur 3.3, Figur 3.4 og Tabel 3.4). De viste kurver i Figur 3.3 og 3.4 bygger på forsøg med god plantevækst, og kurverne vil ikke være gældende for misvækst eller meget store afgrødemængder. Koncentrationen af fibre stiger med afgrødemængden og dermed en ældre afgrøde. Efterhånden som græsafgrøden vokser til, stiger stængelandelen (Figur 3.3). Tørke bevirker, at vækstraten nedsættes, og koncentrationen af fibre bliver mindre end i en vandet græsafgrøde med en større afgrødemængde (Søegaard, 1984; Thomsen, 1989). Denne effekt af tørke findes under slætforhold, men under afgræsning kommer andre forhold til, bl.a. stængelvragning, hvilket gør, at der ikke nødvendigvis kan konkluderes det samme under afgræsning.

Igennem vækstsæsonen har koncentrationen af fibrene et karakteristisk forløb, når der sammenlignes under sammenlignelige forhold (Figur 3.4). Koncentrationen er lavest i foråret/forsommeren og højest i sensommeren, når der sammenlignes ved samme afgrødemængde. En væsentlig årsag til dette er det faktum, at der er varmest i sensommeren. Varme forøger koncentrationen af alle fiberfraktioner, forøger lignifiseringen og mindsker indholdet af sukker (Deinum, 1984; Nelson & Moser, 1994; Wilson et al., 1991). Varme betragtes som en af de væsentligste faktorer, som påvirker kvalitet. Lysintensiteten, som topper i forsommeren, har derimod større betydning for vækstraten.

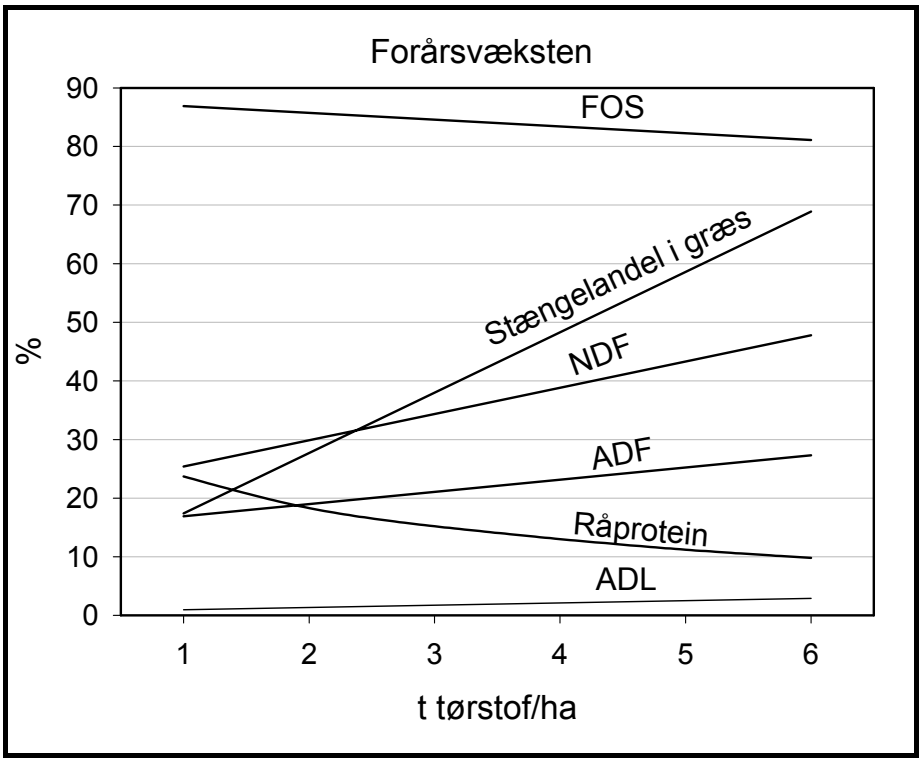
Kvælstofgødskning har i danske forsøg ikke haft effekt på koncentration af fibre, når variationen af N-tilførsel er indenfor "normalområdet", hvilket bl.a. bekræftes af Buxton & Fales (1994). Hvidkløver i græsmarken bevirker en ændret fibersammensætning pga. de karakteristiske bælgplante-græsforskelle (jf. afsnit 3.2). Øget andel af hvidkløver bevirker således, at koncentrationen af NDF falder, koncentrationen af ADF er uændret, mens koncentrationen af lignin (ADL) stiger (Tabel 3.4 og Figur 3.4).

Tabel 3.4 *Virkning af forskellige faktorer på forskellige parametre af afgrødekvalitet. Stigning (+), fald (÷) og upåvirket (0). Danske undersøgelser af alm. rajgræs og hvidkløver (Søegaard, 1994)*

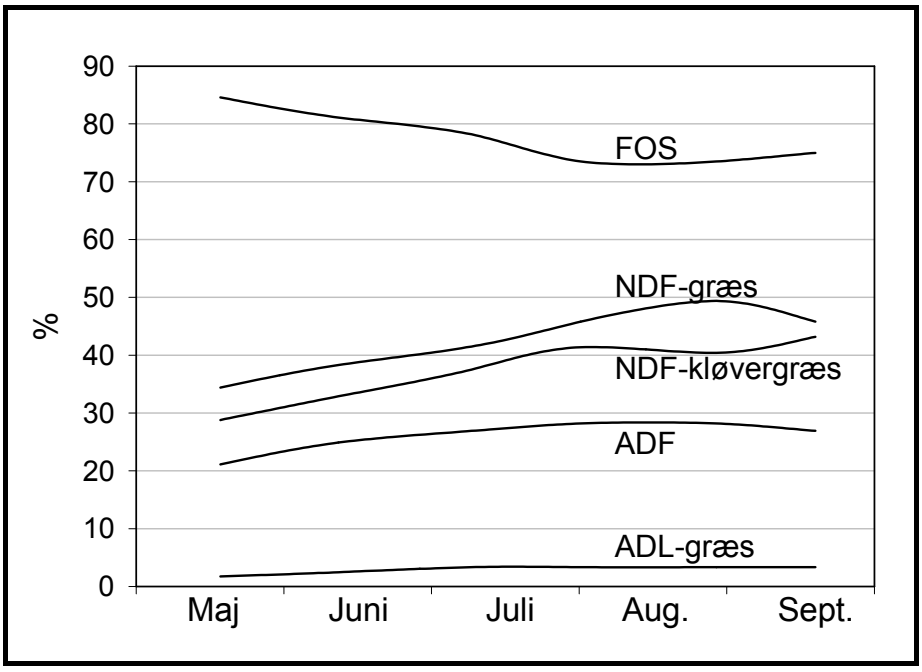
	Stigende afgrøde-mængde	Stigende N-tilførsel	Hvidkløver-iblanding	Højere indstråling	Højere temperatur
Fordøjelighed af organisk stof	÷	0	0	0	÷
NDF[1)]	+	0	÷	0	+
ADF[1)]	+	0	0	0	+
ADL[1)]	+	0	+	0	+
Råprotein	÷	+	+	0	0[2)]
Sukker	0	÷	÷	0	÷
Græssets stængel-sætning	+	0	+	0	0

[1)] markører for strukturgivende fibre

[2)] gælder dog ikke om foråret, hvor højere temperatur giver højere råproteinindhold.



Figur 3.3 *Afgrødekvalitet gennem forårsvæksten af alm. rajgræs tilført 100 kg N/ha. Efter Søegaard (1994). FOS er fordøjelighed af organisk stof, mens de øvrige parametre er vist i procent af tørstof. ADL er lignin.*



Figur 3.4 *Afgrødekvalitet gennem vækstsæsonen ved en afgrødemængde på 3 t tørstof/ha. Kurverne bygger på undersøgelser af Søegaard (1994). FOS er fordøjelighed af organisk stof, og de øvrige parametre er vist i procent af tørstof. FOS og ADF gælder både for græs (alm. rajgræs) og kløvergræs (hvidkløver og alm. rajgræs). ADL er lignin.*

Sukker

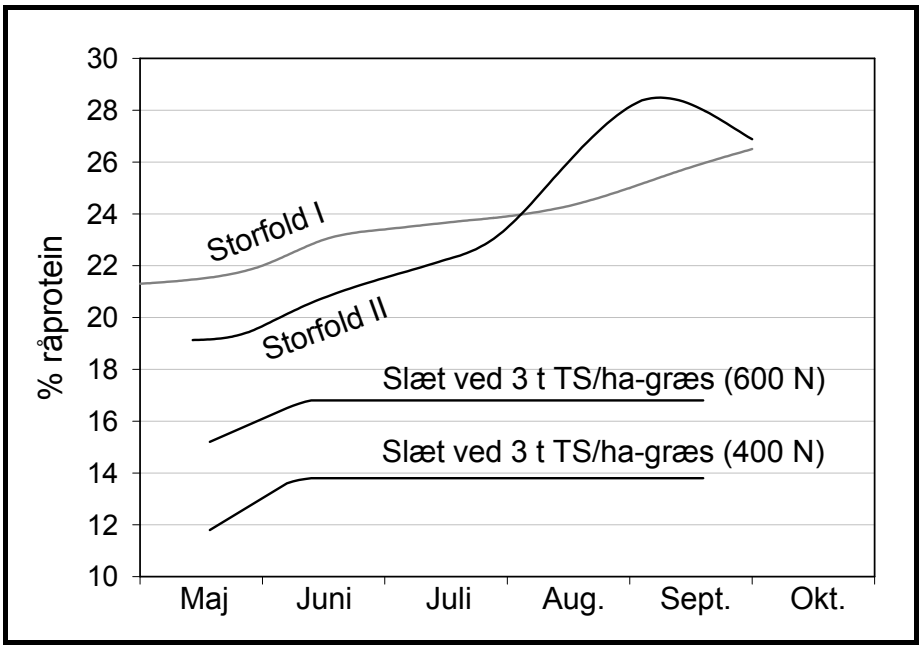
Sukker er en betegnelse for de vandopløselige kulhydrater og består af mono-, di- og oligosakkarider samt af fruktaner (Søegaard et al., 2003). Monosakkariderne er primært glukose og fruktose, og disakkariderne er primært sukrose. Oligosakkariderne har en lidt længere kædelængde, op til 10 individuelle monosakkarider, og fruktan er de længste, normalt 10-100 enheder. Fruktan består af en fruktosepolymer med en endestillet sukrose.

Temperaturen er den væsentligste faktor, som påvirker sukkerkoncentrationen, idet koncentrationen falder med stigende temperatur (Nelson & Moser, 1994). Under danske forhold blev der fundet et fald på 0,7 procentenheder sukker for hver grads (C^o) stigning i nattemperaturen (Søegaard, 1994). Derfor er koncentrationen af sukker størst om foråret og forsommeren, hvor vækstsæsonen er koldest, og mindst i sensommeren, hvor det er varmest. Den store effekt af temperatur overskygger andre mindre effekter af udviklingstrin, N-tilførsel, tørke og genetiske forskelle. Stigende N-tilførsel, tørke og iblanding af kløver bevirker hver især et lille fald i koncentration af sukker. Desuden er koncentration af sukker større i tetraploide græsser end i diploide.

Koncentrationen varierer meget gennem døgnet. Den stiger gennem dagen, fordi der dannes sukker ved fotosyntese. Den er størst sidst på eftermiddag og falder derefter igen, fordi sukkeret bruges til vækst og respiration. Sukkeret transporteres desuden til stub og rødder og dermed væk fra den del af planten, som anvendes. Desuden dannes der ikke nyt sukker ved fotosyntese i de mørke timer. Svingninger er størst i de yngste blade, som er de mest fotosyntese-aktive. Svingningerne er desuden mindre på overskyede dage end på solskinsdage, hvor der er målt op til 4 %-enheders stigning gennem dagen i 3. slætperiode (Witt, 1967).

Råprotein

Råprotein er en meget påvirkelig ernæringsmæssig egenskab. Råproteinkoncentrationen bliver især påvirket af N-tilførsel og afgrødemængde. Råproteinkoncentrationen falder forholdsvis meget med stigende afgrødemængde sammenlignet med andre kvalitetsparametre (Figur 3.3), hvilket bevirker, at råprotein/energiforhold ændres kraftigt gennem tilvæksten. Tørke bevirker, at vækstraten mindskes, og afgrødemængden bliver mindre. Tørkestresset græs har derfor ofte en større koncentration af råprotein end vandet græs (Søegaard, 1984; Thomsen, 1989). Råproteinkoncentrationen ændrer sig ikke væsentligt over sæsonen, når der sammenlignes ved sammenlignelige forhold, dvs. ved samme afgrødemængde og samme N-gødskning (jf. slætresultater i Figur 3.5). N-gødskning har afgørende betydning for niveauet, idet råproteinkoncentrationen altid vil stige med stigende N-tilførsel, når der ikke er bælgplanter i afgrøden (Figur 3.5). Ved afgræsning tilbageføres N via dyrenes gødning og urin til græsmarken. Hvordan dette påvirker koncentrationen af råprotein afhænger af mange forhold. I Figur 3.5 er vist to eksempler. I det ene tilfælde er resultaterne fra områder, der er afgræsset hele sæsonen, og tilbageførslen af N er derfor maksimal (storfold-II). Koncentrationen af råprotein er steget meget kraftigt gennem afgræsningssæsonen. I det andet tilfælde (storfold-I) er resultaterne fra afgræsningsmarker med varieret afgræsningsandel, og tilbageførslen er derfor lavere. Stigningen i koncentrationen af råprotein under afgræsning vil således bl.a. afhænge af tilbageførslen af N og dermed af dyrenes proteinudnyttelse.



Figur 3.5 *Koncentrationen af råprotein gennem sæsonen ved slæt og storfoldsafgræsning under danske forhold. Slætresultater fra Søegaard (1994), storfold-I fra Nielsen og Mikkelsen (1999) og storfold-II fra Søegaard et al. (2001b).*

Råproteinkoncentrationen stiger, når der er kløver i blandingen, hvis alt andet er konstant. Det skyldes, at koncentrationen er større i kløverblade end i græsblade (Søegaard, 1993). Når der sammenlignes mellem N-gødet græs og ugødet kløvergræs, vil koncentrationen af råprotein afhænge af gødningsniveau i græsset og af kløverindhold. Der kan derfor ikke på forhånd forudsiges, hvor indholdet af råprotein vil være størst.

Temperatur og lysindstråling har under danske forhold ringe betydning for koncentrationen af råprotein gennem sæsonen (jf. Tabel 3.4). Om foråret kan N-optagelsen dog blive hæmmet, hvis det er koldt.

Fordøjelighed af organisk stof

Fordøjeligheden af organisk stof følger i høj grad indholdet af fibre. Det skyldes bl.a., at celleindholdet er fuldt fordøjeligt. Fordøjeligheden af organisk stof er størst om foråret, når indholdet af fibre er lavest, og omvendt er fordøjeligheden lavest i sensommeren, når fiberindholdet er størst (Figur 3.4). Fordøjeligheden falder således med stigende temperatur (Tabel 3.4). Tilsvarende med stigende afgrødemængde, hvor fiberindholdet stiger, og fordøjeligheden falder (Figur 3.3). Unge stængler kan have en højere fordøjelighed end bladene især pga. sukkeroplagring, men gennem tilvæksten falder fordøjeligheden meget mere i stænglerne end i bladene (Nelson & Moser, 1994; Søegaard, 1993). Det skyldes bl.a., at der hele tiden dannes nye blade, mens de ældre dør, henfalder og omsættes.

Kløver i græsmarken ændrer ikke fordøjeligheden af organisk stof, når der sammenlignes ved samme afgrødemængde (Tabel 3.4). Der er flere grunde til dette. For det første sætter græsset forholdsvis mere stængel, når det vokser sammen med kløver (Søegaard, 1994), og for det andet har hvidkløverblomster en lav fordøjelighed (Søegaard, 1993). Blomsterne udgør om sommeren en væsentlig del af kløvertørstof. I flere uden-

landske undersøgelser er fordøjeligheden af kløvergræs fundet større end af ren græs. Dette kan skyldes, at ugødet kløvergræs med et lavere udbytte er sammenlignet med godt gødet rent græs med et højt udbytte, hvilket dog ikke er korrekt sammenligneligt grundlag. Når kløveriblanding nedsætter NDF-koncentrationen og ikke påvirker fordøjeligheden, er det ensbetydende med, at fordøjeligheden af NDF er lavere i kløver end i græs. Dette bekræftes af Lund (2002), som i fire afgrødeprøver fandt, at den ufordøjelige del af NDF varierede fra 11 % for græsensilage høstet tidligt og til 22 % for græsensilage høstet 3 uger senere. For bælgplanteafgrøderne lucernehø og ærtehelsæd var den ufordøjelige andel af NDF henholdsvis 40 og 48 %.

Ved afgræsning udgør andelen af dødt plantemateriale en noget større del af afgrøden end ved slæt, og ved afgræsning har det vist sig, at fordøjeligheden af organisk stof er meget afhængig af andelen af dødt plantemateriale i afgræsningsgræsset. Registreringer i praksis har vist et fald i fordøjelighed på 2,5 %-enheder ved en stigning i dødt plantemateriale på 10 %-enheder (Søegaard, 2002). Andelen af dødt plantemateriale varierede fra 0 til 41 % af tørstof.

Mineraler

Mineralsammensætningen varierer meget bl.a. afhængigt af jordens indhold. Det er velkendt, at græsmarksplanter optager meget K, hvis det er muligt, og at en luksusoptagelse mindsker optagelsen af andre kationer som Mg, Ca og Na, hvorimod P-optagelsen ikke påvirkes. Under danske forhold er dette bl.a. vist af Klausen & Larsen (1977). K-gødskning, det være sig både mængde og tildelingstidspunkt, har således stor betydning for afgrødens mineralsammensætning, både den absolutte mængde og sammensætningen gennem vækstsæsonen. Tørke ændrer også optagelsen af mineraler. Tørke mindsker normalt koncentrationen af P og K (Søegaard, 1984; Thomsen, 1989). Gennem tilvæksten og dermed ældre afgrøde mindskes koncentrationen af de fleste mineraler inklusive P. Ca-koncentrationen er dog en undtagelse, idet den påvirkes meget lidt (McDowell & Valle, 2000; Søegaard, 1990).

Iblanding af hvidkløver i en græsafgrøde påvirker som regel mineralsammensætningen. I danske forsøg er koncentrationen af Ca altid steget betydeligt, Mg-koncentrationen er steget i flere forsøg mens K, Na og P ikke er påvirket entydigt (Askegaard et al., 1999; Søegaard, 1990; Søegaard, 1993).

3.4 Betydningen af konservering og lagring for grovfoderet

I Danmark, hvor afgrødevæksten ikke foregår hele året, er konservering og lagring nødvendig for at gøre grovfoderet tilgængeligt hele året. De processer, der foregår under konservering og lagring, er ikke så velkontrollerede som ved en industriel proces. Processerne kan imidlertid påvirkes og styres gennem management for at opnå det mindst mulige tab og den mindst mulige nedgang i afgrødekvalitet. Der er mange faktorer, som har betydning for det endelige produkt. I det forrige afsnit er de vigtigste påvirkninger af afgrødekvaliteten, som foregår under plantevæksten, gennemgået. I dette afsnit omtales faktorer ved høst og efterfølgende processer.

Ensilage

Ensilering er den mest almindelige konserveringsteknik. Ensilering foregår ved, at afgrødens sukkerindhold bliver omdannet til mælkesyre og eddikesyre under anaerobe (iltfrie) forhold. Ensilering af græs og helsæd foregår i markstak, plansilo eller gastæt tårnsilo. Gastætte tårnsiloer kræver dog sto-

re investeringer og er ikke udbredt i Danmark. Der kan yderligere ensileres i bigballer og rundballer, der efter presning wrappes med plastic. Denne metode er især egnet til mindre portioner af f.eks. fortørret græs. Endelig kan der også ensileres i pølser, hvilket er en ret udbredt metode i nogle lande. I Danmark er det især hårdtpresset roeaffald, der ensileres i pølser.

Høst af afgrøden
Det optimale høsttidspunkt er en balance mellem ønsket om et stort udbytte, en god afgrødekvalitet og klimatiske forhold, der kan give et tilfredsstillende tørstofindhold. Kvaliteten kan på høsttidspunktet forbedres ved at sætte en højere stub både i helsæd (jf. afsnit 3.2) og i græs. Det er desuden lettere at "lufte" den afskårne afgrøde, når stubben er høj. I græs forbedres genvæksten ved at sætte en højere stub, men kløverens vækstbetingelser bliver derimod dårligere. Høj stub i græs vil dog efterlade meget mere gammelt plantemateriale med dårligere afgrødekvalitet for den efterfølgende benyttelse, hvis f.eks. græsset skal anvendes til afgræsning.

Tidspunktet på dagen, hvor der høstes, spiller en rolle for foderværdien af det endelige produkt. Overfladisk vand fordamper bedst fra stående planter, og derfor bør skårlægning først ske, efter at morgenduggen og evt. regn er væk, og når planterne ellers er så tørre som muligt. Samtidig har sukkerkoncentrationen i planterne en døgnrytme, som gør, at indholdet af sukker er størst sidst på eftermiddagen (jf. afsnit 3.3). Dette betyder, at høst om eftermiddagen kan øge sukkerindholdet i afgrøden.

Fortørring
Den væsentligste grund til at fortørre afgrøden på marken er at undgå saftafløb under ensilering og det deraf følgende tab. Yderligere grunde til fortørring er opkoncentrering af sukker samt et højere osmotisk tryk. En hurtig fortørring er vigtig for at bevare afgrødekvaliteten. Lagtykkelsen samt sol, vind, luft- og jordbundsfugtighed er vigtige faktorer i tørringsprocessen. Så snart planten er skårlagt, afbrydes plantens transport af næringsstoffer. Først fordamper vandet ved respiration gennem planternes læbeceller. Når tørstofandelen når ca. 30 %, sker der en fordampning ved diffusion fra stængler og blade. Det er vigtigt at minimere den tid, afgrøden ligger på skår for at begrænse marktabet, og især minimere tiden med respiration.

Skårlægning i tykke og smalle skår medfører langsommere tørring, og de efterfølgende arbejdsgange med vending af skåret kan blive besværligere. Danske forsøg med skårlægning og spredning af græs og kløvergræs i én arbejdsgang har vist sig at være lige så effektiv som efterfølgende spredning (Høj & Nielsen, 2001). Skårbehandling med stængelbrydning og snitning af afgrøden fremskynder tørringsprocessen. Stængelbrydning kan forgå ved, at stængelen opskæres eller knuses ved rulning. Forsøg har kun vist små forskelle i fortørringshastighed med forskellige typer skiveslåmaskiner, men skårbehandling havde stor indvirkning på fortørring især under vejrforhold med ringe vandfordampning. Skårbehandling med knusning reducerede i bedste fald tab af plantetørstof i marken fra 10 % til 6 % sammenlignet med fortørring uden skårbehandling (Møller, 1987). Luftning af skåret lettes, og forurening med jord reduceres, når der er en passende stubhøjde. En forøgelse af overfladefordampning ved vending, spredning eller sammenlægning af skår bør tilpasses afgrødens blad/stængelforhold. Tab af blade og dermed næringsstoffer i kløvergræs og specielt lucerne kan mindskes ved forsigtig håndtering.

Da tørring af planterne er afhængig af vejret, kan regn blive en vigtig faktor for ensilagens kvalitet. Regn kan nedsætte foderværdien på flere måder:

1. Udvaskning af de højt fordøjelige og opløselige stoffer i cellerne. Sukkerstofferne oxideres, proteinerne nedbrydes og cellevæggene opblødes, hvorved næringsstofferne siver ud. Udefra kommende mikroorganismer kan angribe cellerne og medføre yderlige nedbrydning af cellerne
2. Regn forlænger perioden for plantens respiration. Det kan medføre 2-5 % tab af tørstof
3. Fysiske skader som f.eks. at regnen river bladene fra stænglerne
4. Regn kan forårsage, at det bliver nødvendigt med yderligere håndtering
5. Jordforurening øges ved sprøjt eller ved, at skåret "bankes" tættere på jorden.

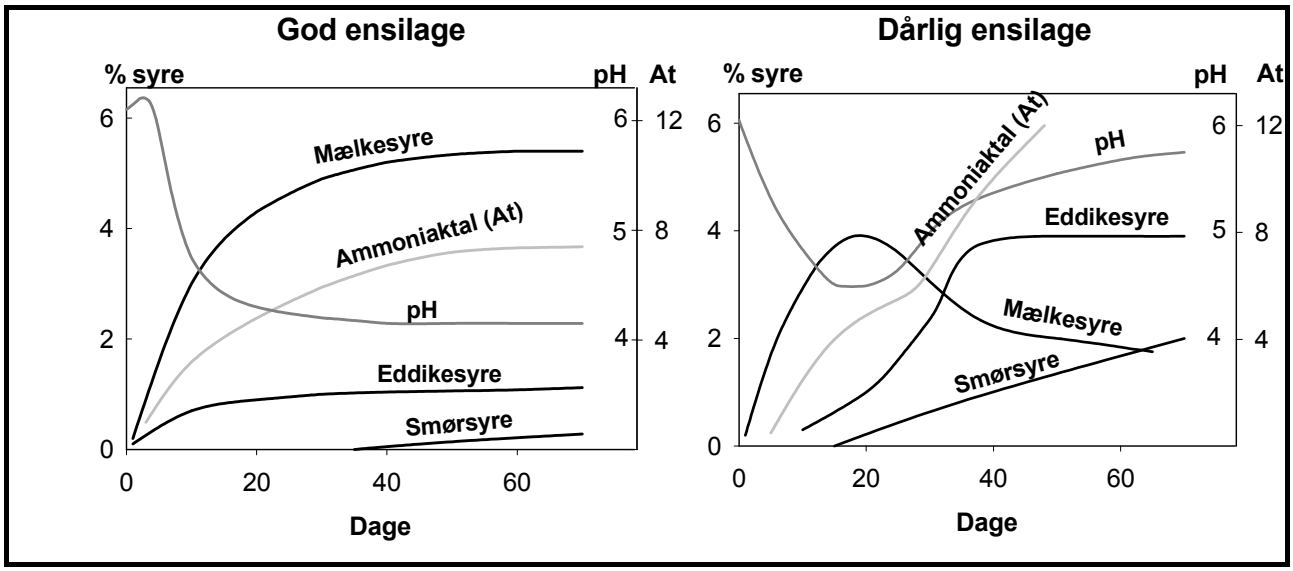
Mængden, intensiteten og varigheden af regnfald har imidlertid betydning. Regn lige efter skårlægning forventes at skade mindre end senere i fortørringsperioden, da det kutikulære lag af planteceller forventes at være mere beskyttende, når det ikke er udtørret. Et kort og kraftigt regnfald forventes at resultere i mindre skade end langvarig regn (Rankin & Undersander, 2000).

Ensileringsprocessen

Ensilering er en proces, hvorved bakterier, som i forvejen er på planten, omdanner afgrødens sukkerindhold til primært mælkesyre. Denne proces sænker afgrødens pH og øger det osmotiske tryk. Processen foregår under anaerobe forhold, og dette opnås ved lufttæt afdækning af afgrøden. Samtidig er planternes egne enzymer stadigvæk aktive, og ilten bliver brugt ved deres aktivitet.

Mælkesyrebakterierne omdanner mono- og disakkarider til mælkesyre. Plantens egne enzymer hydrolyserer næsten fuldstændigt fruktanerne, og hele plantens sukkerindhold bliver derved tilgængeligt for bakterierne. Mælkesyrebakterierne vokser fra 10^5 til 10^9 pr. gram afgrøde i løbet af få dage, hvis ellers ensileringen er vellykket. Igennem ensileringsperioden ændres sammensætningen af arterne af mælkesyrebakterier. I starten dominerer de homofermentatative mælkesyrebakterier, hvor slutproduktet er mælkesyre. I slutningen af ensileringsperioden dominerer de heterofermentative mælkesyrebakterier, som vokser bedre ved lavt pH, og hvor slutproduktet ud over mælkesyre også kan være eddikesyre, mannitol og kuldioxid. Ved den førstnævnte fermentering er der kun et lille tørstof- og energitab, mens tørstoftabet ved sidstnævnte kan være stort. Ud over mælkesyrebakterier vil der være en varierende aktivitet af smørsyrebakterier, enterobakterier og gærsvampe, som alle er uønskede både pga. ensileringstab og negativ indvirkning på ensilagekvaliteten.

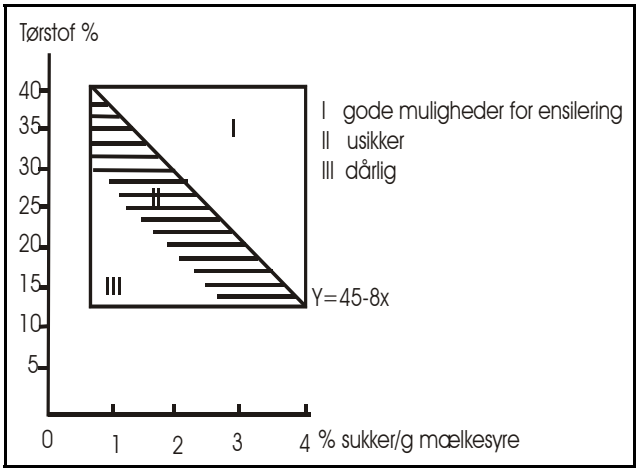
pH-værdien reduceres fra lidt over 6 i den friske afgrøde til 4,2-3,8 i helsæd og græs og til 5,5-4,4 i bælgplanter. En vellykket ensilering er selvregulerende og skaber et lagerfast produkt på grund af det lave pH og det høje osmotiske tryk, hvor mikroorganismerne ikke kan overleve. Forløbet af både en god og en dårlig gæring med fordeling af mælkesyre, eddikesyre og smørsyre ses i Figur 3.6. Jo fugtigere den friske afgrøde er, jo større skal syreproduktionen være for at opnå et tilstrækkeligt lavt pH og højt osmotisk tryk, så gæringsforløbet stopper. Derfor ønskes en passende høj tørstofandel ved ensilering. Det anbefalede tørstofindhold ved ensilering er generelt 30-35 % tørstof.



Figur 3.6 *Forløbet af en god og en dårlig græsensilering (efter Nielsen et al., 2003).*

Afgrødens tørstofandel er ikke i sig selv tilstrækkelig for en god ensilagekvalitet, da bufferkapaciteten og sukkerindholdet også udtrykker, hvor egnet en afgrøde er til ensilering. Bufferkapaciteten er et udtryk for den mængde syre, der skal til for at sænke pH fra 6 til 4 i den friske afgrøde. En lav bufferkapacitet (<250meq pr. kg tørstof) betyder, at mælkesyrebakterierne hurtigt kan sænke pH og forhindre vækst af uønskede bakterier. Et indhold på over 8 % sukker af tørstof giver god næring til mælkesyrebakterierne og derfor gode muligheder for succesfuld ensilering. En model, som viser relationen mellem tørstofindhold, bufferkapacitet og sukkerindhold, er vist i Figur 3.7. Tabel 3.5 viser typiske tal for bufferkapacitet og indhold af sukker i byg, hvede og majs helsædsensilage sammenlignet med italiensk rajgræs og hvidkløver. Hvede, byg og majs har et højt sukkerindhold samt en lav bufferkapacitet, hvilket gør, at det er muligt at sænke pH hurtig ved ensilering.

Et højt indhold af protein og mineraler er generelt med til at give en høj bufferkapacitet, hvilket er kendetegnende for bælgplanter (jf. afsnit 3.2).



Figur 3.7 *Forholdet mellem tørstof, sukker og bufferkapacitet og dette forholds betydning for ensilagekvalitet. Bufferkapaciteten er her bestemt som g mælkesyre/100 g TS, der skal til for at sænke pH ned til pH 4. (mod. e. Weissbach et al., 1974).*

Modsat har korn og majs et lavere indhold af protein og mineraler, og helsæd af disse afgrøder har derfor en lav bufferkapacitet. Ved en høj bufferkapacitet kræves der væsentlig mere syre til at reducere pH end ved lav bufferkapacitet. Derfor kan mælkesyrebakterierne overleve længere ved høj buf-

ferkapacitet, da pH-værdien er højere. Det betyder, at der normalt dannes en betydelig større mængde mælkesyre i ensilage med bælgplanter end uden.

Tabel 3.5 *Typiske tal for bufferkapacitet og sukkerindhold (vandopløselige kulhydrater)*

Afgrøde	Bufferkapacitet meq/kg TS	Sukker % af TS
Hvedehelsæd	166 [1)]	11,5 [1)]
Byghelsæd	208 [1)]	12,5 [1)]
Majshelsæd	180 [2)]	13 [2)]
Italiensk rajgræs	366 [2)]	13 [3)]
Hvidkløver	512 [2)]	12 [3)]

[1)] Bergen et al. (1991)
[2)] McDonald et al. (1991)
[3)] Møller et al. (2000).

Under ensileringen er der en konkurrence mellem forskellige bakteriearter og svampe. Mælkesyrebakterierne findes på planterne i forvejen. De er fakultativt anaerobe, dvs. de kan vokse både med og uden ilt. Iblanding af jord og lufttilgang kan forskyde konkurrencen væk fra mælkesyrebakterierne og over til ikke ønskede bakterier. Smørsyrebakterier er strengt anaerobe, dvs. de kan ikke vokse, når der er ilt til stede. De findes derfor som sporer især i jord, på henfaldent plantemateriale og i fæces. Forurening af den friske afgrøde vil således hæve antallet af smørsyrebakterier. Den vigtigste gruppe smørsyrebakterier nedbryder mælkesyre til smørsyre, og da smørsyre er en svagere syre end mælkesyre, hæves pH i ensilagen. Smørsyrebakterier vokser bedst under fugtige forhold. Enterobakterier er ligesom mælkesyrebakterierne fakultativt anaerobe. De findes både på planten, i jord og i fæces, og en forurening øger derfor også indholdet af disse bakterier. De omdanner sukker til primært eddikesyre og alkohol, og konkurrerer således med mælkesyrebakterierne om sukkeret. De har imidlertid et pH-optimum på ca. 7 og er derfor mest aktive i starten af ensileringsprocessen. De kan desuden nedbryde protein til primært ammoniak. Svampe findes både på planten og i jorden. De fleste svampe er strengt aerobe, og de vokser derfor bedst på overfladen af ensilagen, hvis der er lufttilgang. De nedbryder bl.a. mælkesyre og sukker til alkohol, hvorved der kan dannes varme af den energi, der frigøres ved processen. De har desuden den ulempe, at de kan producere mykotoksiner. Der er to hovedgrupper af svampe; gær og skimmelsvampe. Skimmelsvampene kræver højere pH og vokser især på de dele af ensilagen, som er direkte eksponeret for luft. Ud over at nedbryde sukker og mælkesyrer kan skimmelsvampene også nedbryde dele af cellevæggene.

En vellykket ensilage er resultatet af en hurtig opformering af mælkesyrebakterier og dermed en hurtig sænkning af pH for at hindre en opformering af enterobakterier, smørsyrebakterier eller svampe. En hurtig opformering af mælkesyrebakterierne opnås ud over ovenfor nævnte krav til afgrøden ved minimering af luft i stakken og ved hindring af lufttilgang. Ved ensilering i plansilo (køresilo) og markstak opnås massetæthed ved at pakke afgrøden effektivt med gummiged eller traktor, og lufttilgang hindres ved afdækning med plast og derefter med sand, dæk eller jord. Saft fra ensilage er uønsket, fordi det giver tab og skal opsamles. Ensilering i markstak er kun tilladt for afgrøder med tørstofprocent > 25-30 %, så der ikke er risiko for saftafløb.

Ensileringsmidler

I Tabel 3.6 er vist en oversigt over de vigtigste ensileringsmidler opdelt efter virkemåde i 4 kategorier.

Tabel 3.6 *Oversigt over ensileringsmidler, deres virkemåde, virkning på anaerobe sporer, anvendelse, dosering samt bemærkninger til anvendelse (Bjergmark et al., 2000; McDonald et al., 1995; Nielsen et al., 1998; Stadhouders & Spoelstra, 1990)*

	Virkemåde	**Sporer	Anvendelse	Dosering	Bemærkninger
Stimulering af forgæringen					
Mælkesyrebakterier[1)]	Stimulerer mælkesyregæringen, hurtig sænkning af pH	+	Græs og helsæd	Over 1 mio. bakterier pr. gram frisk afgrøde	Kun til afgrøder med over 20 % tørstof
Enzymer (Cellulaser og hemicellulaser)	Nedbryder kulhydrater i cellevægge, øger derved mængden af næringsstoffer til mælkesyrebakterierne	+	Græs og helsæd	20-50 g/t grønmasse efter anvisning fra leverandør	Kun til afgrøder med over 20 % tørstof
Melasse	Stimulerer mælkesyregæringen, hurtig sænkning af pH, forbedret pakning	+ +	Lucerne eller udvasket afgrøde	40 l/t græs og helsæd 60 l/t bælgplanterige afgrøder	Kun til afgrøder med over 28 % tørstof, dvs. uden saftafløb
Begrænsning af forgæring					
Myresyre og andre organiske syrer	Sænker pH hurtigt, mindsker nedbrydning af protein, dræber bakterier	+ +	Fugtigt græs under 28 % tørstof Roeaffald	4-6 l/t grønmasse	Stærk tærende på anlæg, kan fremme svampevækst ved for høj dosering
Natriumnitrit	Begrænser sporer af clostridium	+ + + +	Græs og helsæd	4-5 l/t grønmasse	Ingen fodring i 30 dage efter tilsætning.
Inhibering af aerob nedbrydning					
Ammoniak (NH_3) Urea	Hæmmer mug og svampe, øger fordøjeligheden i kornhelsæd	+	Frarådes generelt, men kan undtagelsesvis anvendes i helsæd med over 55 % tørstof	NH_3 max. 3 % Urea max. 2 % af tørstof	Modvirker ensileringsprocessen, risiko for problemer med clostridium, N-tab og dannelse af giftstoffer[2)]
Absorbanter					
Pulpetter	Stærkt saftsugende, ca. 3 l / kg	+ +	Græs og helsæd, rodfrugter og roetop	Iblanding så der ikke er saftafløb	Normalt ingen risiko for energitab fra pulpetter
Grønpiller	Saftsugende ca. 2 l / kg	+ +	Græs, helsæd og majs	Iblanding så der ikke er saftafløb	Sukker udvaskes af grønpiller ved saftafløb
Valset korn	Saftsugende ca. 1 l / kg	+	Græs	Max. 250 kg/t grønmasse	Stivelse udvaskes normalt ved saftafløb

1) Tilsætning af mælkesyrebakterier er ikke effektiv i afgrøder med lav tørstofprocent (15 % og derunder), idet de ofte indeholder en lav mængde vandopløselige kulhydrater. Hvis mængden af de vandopløselige kulhydrater er begrænset, vil de tilsatte mælkesyrebakterier ikke være i stand til at danne nok mælkesyre til at sænke pH (Stadhouders & Spoelstra, 1990)

2) Hvis der er sukker og varme til stede i ensilagen, kan tilsætning af ammoniak give anledning til dannelse af giftstoffet 4-methyl imidazol (Nielsen et al.,1998)

**Virkning på anaerobe sporer: + = svag virkning, ++ = lille virkning, +++ = god virkning, ++++ = stor virkning.

For græs, helsæd og majs med mindst 28 % tørstof er der ikke behov for at bruge ensileringsmidler for at opnå en tilfredsstillende ensilagekvalitet. Men i en afgrøde med mindre end 28 % tørstof eller et meget højt indhold af bælgplanter kan ensileringsmidler hjælpe til med at sikre en god ensilagekvalitet og at reducere ensileringstabet.

Gæringskvalitet
Gæringskvaliteten omfatter ensilagens indhold af de forskellige organiske syrer, indhold af sporer, ammoniaktal og pH. Den største forskel mellem den kemiske sammensætning af den friske og den ensilerede afgrøde er, at sukkeret er omdannet til fermenteringsprodukter, og at en del af proteinet er nedbrudt. Nedbrydningen af protein starter allerede lige efter høst ved, at plantens egne enzymer hydrolyserer proteinet, og nedbrydningen fortsætter derefter mikrobielt. Renprotein udgør den største del af råprotein i den friske afgrøde, mens renproteindelen i den ensilerede afgrøde kan falde helt ned til 30 % af det oprindelige (O'Kiely & Muck, 1998). Nedbrydningsprodukterne er især ammoniak og frie aminosyrer. Nedbrydningen giver en større nedbrydningsgrad af råproteinet i vommen i forhold til frisk afgrøde. En hurtig fortørring og effektiv ensilering begrænser nedbrydningen af proteinet.

Faktorer såsom farve, lugt og udseende kan give et fingerpeg om gæringskvaliteten. Af mere objektive kriterier er kemiske karakteristika såsom fermenteringsprodukter og pH (Tabel 3.7). Ensilagens pH skal være tilstrækkelig lavt for at undgå vækst af uønskede bakterier, især smørsyrebakterier. Smørsyrebakteriernes følsomhed over for pH stiger med stigende tørstofindhold, pga. et stigende osmotiske tryk. Derfor skal pH være lavere ved lav tørstofandel for at undgå vækst af smørsyrebakterier. Et højt pH kan skyldes et utilstrækkeligt sukkerindhold i afgrøden, og derfor er mængden af restsukker efter ensilering en indikator for ensilagekvaliteten. Eddikesyre har en hæmmende indvirkning på gærsvampe, og det er derfor en fordel med en begrænset mængde eddikesyre i ensilagen. Der ønskes ikke for meget eddikesyre, da den ikke sænker pH så meget som mælkesyre.

Gærsvampe kan danne ætanol, som er uønsket i større mængder, da forgæring af sukker til ætanol giver tørstof- og energitab i ensilage og øger pH i forhold til mælkesyregæring. Forsøg fra Holland har vist over dobbelt så stort tørstoftab (68 kontra 24 g/kg) i græsensilage, hvor det primære fermenteringsprodukt var ætanol (48 g ætanol hhv. 15 g mælkesyre/kg ensilage) sammenlignet med græsensilage, hvor det primære fermenteringsprodukt var mælkesyre (8 g ætanol hhv. 45 g mælkesyre/kg ensilage) (Driehuis & van Wikselaar, 2000).

Risikoen for dannelse af ætanol øges med stigende sukkerindhold i afgrøden, men tilstrækkeligt sukker er normalt ønskeligt for at sikre mælkesyregæring og hurtigt sænkning af pH. Ætanol kan enten omsættes meget langsomt i vommen til eddikesyre eller optages direkte som ætanol over vomvæggen, men i begge tilfælde virker ætanol ketogent. Forsøg fra Danmark (Hermansen, 1989) med ensilerede roer og fra Norge (Randby et al., 1999) med græsensilage har imidlertid vist, at køer fodret med ætanol i mængder, som kan forventes i velensileret græs og roer, ikke viste kliniske tegn på ketose.

***Tabel 3.7** Beskrivelse af ensilagekvalitet (efter Nielsen et al., 2003)*

	Ensilagekvalitet		
Karakteristika	Meget god	God	Dårlig
pH i græsensilage med < 35 % tørstof	< 4,2	< 4,5	> 4,6
pH i græsensilage med > 35 % tørstof	< 4,8	< 5,0	> 5,0
Smørsyre %	< 0,1	0,1-0,2	> 0,2
Sukker	>2 %	2 %	< 2 %
Ætanol (% af tørstof)	< 1		> 1
Ammoniaktal (ammoniak N som % af total N)	< 8	8-12	> 12
Mælke: eddikesyreforhold	5:1	3:1	<3:1
Andel af totalsyre %			
Mælkesyre	> 60	40-60	< 40
Eddikesyre	< 25	25-40	> 40
Smørsyre	< 5	5-10	> 10

En opformering af smørsyrebakterier/klostridier kaldes for en sekundær fermentering og er meget uønsket. Tilstedeværelse af *Clostridia tyrobutyricum* sporer i mælk, skaber "pusteost" i osteproduktion, som er uønsket af forbrugerne. En forurening af disse sporer i mælk stammer fra ensilage eller gødning. Nitrat har været brugt i mælken som mikrobcid (Grubhofer, 1992), men anvendelsen ønskes begrænset mest muligt på grund af dannelse af nitrosaminer, som er mistænkt for at være kræftfremkaldende (Gloria et al., 1997). Det er tilladt at bruge nitrat som ensileringsmiddel, men det anbefales ikke på grund af fare for restkoncentrationer af nitrit og nitrosaminer i ensilagen samt for overførsel til mælk. Indholdet af sporer i ensilagen betegnes som lavt (<200 pr. g tørstof), moderat (200-1000) eller højt (>1000) (Thøgersen, 1999). Ved god stald- og mælkehygiejne vil kun et højt sporeindhold i ensilagen kunne give anledning til problemer med sporer i mælken. Analysen af antal sporer i ensilagen er imidlertid meget usikker (Jensen, 2001).

Tab

Tab af tørstof og foderværdi kan ske gennem hele processen; ved høst, under fortørring, gennem ensileringsprocessen, under opbevaring og ved udfodring. Størrelsen af tabet er afhængig af mange forhold, som afgrødens karakteristika, høstteknik, tætheden i den pressede ensilage og iltning af ensilagen.

Ved høst kan tabet af tørstof øges både ved regnfald, og når afgrøden er blevet meget tør. Tabet skyldes udvaskning, respiration og bladtab. Omkring halvdelen af tørstoffet, som kan udvaskes, er sukker, som ellers er vigtig for en god ensilering. Bladtab kan forekomme især ved gentaget tørring og ved en meget tør afgrøde. For græsensilage er det samlede høsttab typisk mellem 2 og 12 % af tørstof. Respirationstab sker især i afgrøden, når der er under 30 % tørstof, og et tab på ca. 5 % anses for at være uundgåeligt, men det kan blive højere. En tørstofstab mellem 0 og 8 % er typisk ved saftafløb, og

endelig kan der forventes et tab på ca. 10 % på grund af nedbrydning og rester ved udtagning og udfodring. Et samlet tørstoftab på 25 % i gennemsnit er rapporteret for Europa med en spredning fra 10 til 70 % (Livestock Knowledge Transfer Team, 2001).

God forberedelse af en plansilo og markstak samt hurtig indkøring og en færdig tæthed, som udelukker ilt, kan reducere tabet betydeligt. I forsøg er tørstoftab således blevet reduceret fra over 20 % til 10 % ved en øgning af afgrødens tæthed fra 160 kg/m^3 til 350 kg/m^3 (Ruppel et al., 1995).

Foruden tørstoftab sker der også en nedbrydning af protein. Under fermentering bliver en stor del planteprotein nedbrudt til aminosyrer og peptider, som igen hurtigt nedbrydes i koens vom. I forsøg med ensilage af majs, lucerne og hvedehelsæd blev der fundet et tab fra 27 til 33 % af essentielle aminosyrer ved et indhold af råprotein på hhv. 9, 20 og 13 % (Amos et al., 1998).

Haylage

Haylage er et produkt, som ofte ses i udenlandsk litteratur og er defineret som en stærkt fortørret ensilage (> 50 % tørstof, pH ca. 5,5) Det høje tørstofindhold betyder, at forgæringen under ensileringen begrænses, hvorfor pH bliver relativt højt. Haylage er nemmere at producere end hø ved fugtigt klima, men er ikke et veldefineret produkt.

Hø

Hø er tørret græs og bør have et tørstofindhold på mindst 85 %, da bakterier og svampe ikke kan overleve ved et så lavt vandindhold. Hø kan færdigtørres på marken. Da dette kræver en længere tørringsperiode med risiko for dårligt vejr, kan ladetørring være et alternativ. Så kan høet presses og færdigtørres på lager, hvilket dog øger omkostningerne.

Kunsttørret græs

Ved kunsttørring bringes den friske afgrøde evt. efter en fortørring til et anlæg, hvor det normalt tørres i en tromletørrer ved høj temperatur, før materialet formales og presses i piller eller alternativt presses i bigballer til grønhø. Fordelen ved grønhø er, at en stor del af den fysiske struktur bevares, mens pelletering reducerer strukturværdien meget betydelig. Den høje tørringstemperatur betyder, at der sker en vis beskyttelse af proteinet ved maillard reaktioner (Van Soest, 1994), således at proteinets nedbrydelighed i vommen sænkes i forhold til frisk græs og især i forhold til ensilage.

Halm

Halm er den tørrede stængel af græs, efter at korn (kornhalm) eller frøgræs (frøgræshalm) er høstet. Det er et tusindårigt gammelt foderemne, som stadig bruges verden over. Optagelse og foderværdi af halm er som regel lav, hvilket skyldes en lav fordøjelighed af organisk stof og lavt indhold af protein. Den lave fordøjelighed skyldes et højt ligninindhold. Fordøjeligheden af frøgræshalm er imidlertid meget afhængig af arten. I rajgræshalm er den således angivet til 53 %, mens den i rødsvingelhalm er angivet til 36 % af organisk stof (Møller et al., 2000).

Halm kan behandles med kaustisk soda (NaOH), ammoniak (NH_3) eller urea for at øge foderværdien. Foderoptagelsen og fordøjeligheden øges ved behandling. Ved NH_3- og ureabehandling øges råproteinindhold ligeledes, da der bindes ammoniak i afgrøden, men på grund af luftforurening med NH_3 er det forbudt at ammoniakbehandle halm i Danmark fra august 2004.

Roer

Ved opbevaring af roer er der et tørstoftab pga. ånding og råd. Åndingen er forholdsvis stor de første døgn efter optagning, pga. så-

ring og aftopning. Derefter reduceres åndingen kraftigt. Roerne skal holdes levende under opbevaringen, men livsprocesserne skal dæmpes. Temperaturen skal derfor være lav, 4-6 ^{o}C, og der må ikke være frost, da frostsprængte celler er indfaldsvej for svampeangreb. Optagningstidspunktet, gennem oktober og november, har vist sig at have minimal betydning for roernes kvalitet; dvs. fordøjelighed af organisk stof, råprotein og fibersammensætning. Gennem opbevaring ændrer kvaliteten sig heller ikke nævneværdigt, hvis råd undgås (Møller & Søegaard, 1999).

3.5 Betydningen af behandling og lagring for kraftfoderet

Kraftfoder omfatter bl.a. korn, oliekager og skrå, animalske produkter og forskellige biprodukter fra fødevareindustrien. Handelsfodermidler eller tilskudsfoder bruges ofte synonymt for kraftfoder. Kraftfoderet tildeles typisk køerne som valset korn, pelleterede kraftfoderblandinger eller råvarer, der kan være pelleterede eller granulerede/formalede. I dette afsnit vil betydningen af lagring og behandling for kraftfoderets fysiske, mikrobiologiske og ernæringsmæssige egenskaber blive diskuteret.

Lagring af korn

Korn er lagerfast ved et tørstofindhold på mindst 84-85 %, og tørring med opvarmet luft og efterfølgende afkøling er den mest almindelige konserveringsmetode. Tørring er energikrævende og betyder desuden, at efterfølgende valsning af kornet giver en støvet vare med lille partikelstørrelse. Alternative lagringsformer uden brug af tørring eller konserveringsmidler er opbevaring i gastæt silo eller ensilering. Ensilering i stak kræver god lufttæt afdækning samt et bestemt vandindhold i kornet for at kunne lykkes. Ensilering af valset korn ved et vandindhold på omkring 35 % (30-40 %) minimerer tab ved ensilering og udtagning (Møller, 2003). Gastæt opbevaring/ensilering giver et appetitligt foder, og kornet er nemt at valse, men holdbarheden efter udtagning fra siloen er meget begrænset. En sikker konservering ved lagring i stak kan opnås ved tilsætning af 0,4-0,95 liter propionsyre pr. 100 kg korn afhængig af lagringstid og tørstofprocent (Anonym, 1995).

Korn kan også konserveres med ammoniak, enten ved direkte tilsætning af ammoniak eller ved tilsætning af fra 1 og op til 2 % urinstof ved højt vandindhold (Ørskov, 1987). Urinstoffet vil så langsomt frigive ammoniakken. I begge tilfælde kræves afdækning af stakken for at forhindre ammoniakfordampning. Behandling med ammoniak vil bevirke en øgning af kornets indhold af råprotein. Ammoniak-konserveret korn vil ligesom ensileret/gastæt opbevaret korn sandsynligvis kræve en yderligere behandling såsom valsning før opfodring.

Ludbehandling med natriumhydroxyd (NaOH) kan være et alternativ til valsning eller formaling, og det ville derfor være praktisk også at konservere kornet på denne måde. På kort sigt giver NaOH-behandling en tilfredsstillende konservering. På længere sigt vil kuldioxid (CO_2) fra luften neutralisere luden fra overfladen og indefter, og derefter er kornet ikke holdbart. Ligeledes vil kornet kitte sammen som en fast masse, som det kan være nødvendigt at tilføre vand for at bryde (Ørskov, 1987).

Behandling

Brydning af kornskal

For alle kornarter, bortset fra havre som omtalt i kapitel 9, er det nødvendigt med en åbning af skallen (se Figur 3.2) for at sikre en tilfredsstillende fordøjelighed hos kvæg, mens får og geder kan omsætte de fleste hele kerner. Traditionelt er åbningen af skallen sket ved formaling eller valsning. For at sikre en vis strukturværdi og for at undgå, at

stivelsen bliver alt for hurtig omsætteligt, er det vigtigt, at kernerne bliver formalet så groft som muligt, og helst kun knækket. Et alternativ til formaling/valsning er ludbehandling med NaOH, som omtalt ovenfor. Behandling af bygkerner kræver 5 % NaOH for at få en tilstrækkelig virkning, hvilket er omkostningsfuldt og bevirker en stor natriumtilførsel til dyret, og er således normalt ikke tilrådeligt. Hvedekerner kan behandles tilfredsstillende med 3 % NaOH, hvilket gør NaOH-behandling til et muligt alternativ. Fordelene ved NaOH-behandlingen i forhold til valsning er, at strukturværdien bibeholdes, og hastigheden, hvormed stivelsen omsættes, samt støvproblemer reduceres i forhold til formaling eller valsning. Ulemper er den store natriumtilførsel til dyret, samt at behandlingen ødelægger en stor del af lysinet og næsten alt E-vitaminet i kornet (Mortensen et al., 1993; Weisbjerg & Hvelplund, 1994; McNiven et al., 1995).

Pelletering

Pelletering er fremstilling af piller, ved at den normalt formalede vare presses igennem en matrice med en defineret hulstørrelse. Ved handel med kraftfoderblandinger er disse normalt pelleterede. Råvarer kan ligeledes være pelleterede. Pelleteringen er en energikrævende proces, der gennemføres, fordi piller i forhold til melvare mindsker støvproblemerne, giver mindre spild, lettere dosering og forhindrer afblanding. Pelleterede varer er desuden lettere at opbevare og transportere, og fylder generelt 15 % mindre end melvarer (Sprout-Matador, 1996). Desuden giver friktionsvarmen i pille-matricen sammen med damptilsætning en opvarmning, der kan bedre foderhygiejnen samt påvirke næringsværdien, som beskrevet nedenfor. En god fysisk pillekvalitet er kendetegnet ved, at der højst er 1-3 % smuld. Pillekvaliteten kan forbedres ved at tilsætte damp, melasse eller ved at formale råvarerne. Ekspandering af blandingen før pelletering øger også pillekvaliteten, hvorimod fedttilsætning forringer pillekvaliteten. Efter pelleteringen er det væsentligt med en hurtig afkøling for at hærde pillerne samt undgå kondens og mikrobiel vækst (Sprout-Matador, 1996).

Varmebehandling

En stor del af kraftfoderet udsættes for en varmebehandling. Det kan være i forbindelse med afdampning af ekstraktionsmidlet efter olieekstraktion, ved oliepresning, ved toastning for f.eks. at ødelægge antitrypsin i sojaskrå, ved tørring og ved pelletering. Ved selve pelleteringen opvarmes kraftfoder i dag pga. salmonellarisikoen til minimum 81 ^{o}C, enten ved damptilsætning og dobbeltpresning eller ved ekspandering før pelleteringen. Varmebehandlingen kan påvirke de ernæringsmæssige egenskaber af foderet. Således kan tilgængeligheden af stivelse ændres, som omtalt i kapitel 9. Proteinnedbrydningsgraden i vommen kan ligeledes reduceres, idet maillard-reaktioner kan bevirke, at proteinet bliver mere resistent mod nedbrydning i vommen. De sure forhold i løben vil normalt kunne opløse maillardforbindelserne og frigive proteinet for fordøjelse i tyndtarmen. Effekt af opvarmning opnås især på råvarer, der ikke tidligere har været opvarmet såsom korn. Optimal effekt på proteinnedbrydningsgraden, uden at skade den totale tilgængelighed af proteinet, opnås normalt ved en korttidsopvarmning til 120-130 ^{o}C (Dakowski et al., 1996; Lund et al., 1998, 1999). Opvarmning til højere temperaturer end de krævede 81 ^{o}C anvendes derfor af nogle foderstoffirmaer, og der fremstilles specialprodukter, hvor proteinet er beskyttet via varmehandling, f.eks. rapskager.

Mikrobiel kvalitet

Den mikrobielle kvalitet afhænger af både det generelle kimindhold, indhold af sygdomsfremkaldende bakterier og indholdet af

svampetoksiner. Normer for acceptabelt indhold af kim er angivet i Tabel 3.8. Undersøgelser i vinteren 1996/97 viste, at kimindholdet i kraftfoderblandinger kun overskred normtallene i meget få prøver. Kvaliteten er således generelt god og forbedret i forhold til tidligere undersøgelser i 1986 og 1990 (Flye, 1998). Grunden til den forbedrede mikrobiologiske kvalitet er sandsynligvis først og fremmest kravene til varmebehandling pga. salmonellarisikoen.

Det er ikke acceptabelt, at kraftfoderet indeholder bakterier, der er direkte sygdomsfremkaldende. Med hensyn til salmonella er det sælgerens ansvar, at kraftfoderet, både blandinger og råvarer, er salmonellafrit, og der er krav om, at kraftfoderblandinger opvarmes til mindst 81 ^{o}C i forbindelse med fremstillingen (Plantedirektoratet, 1993).

Tabel 3.8 *Normer for acceptabelt kimindhold i kraftfoder (Håndbog for kvæghold, 1999).*

	Normtal (antal kim/g)
Totalkim	1.000.000
Bacillus	500.000
Stafylococcus	100.000
Gram negative stave	500.000
Aspergillus	5.000
Penicilinium	5.000
Wallemia	5.000
Mucor	1.000
Total skimmel	5.000
Gær	5.000

De mest almindeligt forekommende svampetoksiner i kraftfodermidler er aflatoksin, zearalenon, ochratoksin og trichotecener. Den alvorligste svampetoksin aflatoksin findes kun i importerede råvarer. Aflatoksin kan dannes under varme forhold og er almindeligt forekommende i varer som f.eks. jordnøddeskrå og bomuldsprodukter. Aflatoksin vil normalt ikke skade drøvtyggere, men metabolitten aflatoksin M_1 kan udskilles i mælken og være sundhedsskadelig for konsumenterne. Det er til en vis grad muligt at afgifte foderstofferne blandt andet ved brug af ammoniak. I visse tilfælde kan de ved afgiftningen dannede produkter være reversible under de sure forhold i løben, hvorfor den forventede nedgang i aflatoksin M_1 i mælken ikke opnås (Hermansen, 1995). Risikoen for aflatoksin er så stor i visse fodermidler, at disse produkter (f.eks. jordnøddeskrå og bomuldsprodukter) stort set ikke importeres til Danmark mere.

Ochratoksin kan dannes af penicilium og aspergillus svampe. Dette kan også forgå under danske forhold ved lagring af bl.a. korn. Drøvtyggere er ret tolerante over for ochratoksin, og der findes ikke anbefalinger om grænseværdier (Böhm, 1992).

Fusarium svampen kan danne zearelanone og trichotecener, hvilket også er gældende under danske forhold. Zearelanone har en østrogenlignende virkning, og tyske undersøgelser viser kontaminering af omkring 30 % af majs og 15 % af bygprøver. Drøvtyggere er ret tolerante over for zearelanone, og der findes ikke anbefalinger om grænseværdier (Böhm, 1992). Trichotecener er en gruppe af toksiner, der omfatter vomitoxin, nivalenol, fusarenon og 3-acetyl-deoxynivalenol. Trichotecener, især vomitoxin, er almindeligt forekommende, og undersøgelser i både USA og Tyskland har vist massiv kontaminering af især vinterhvede. Der er ingen danske anbefalinger mht. acceptabel indhold af trichotecener til drøvtyggere. I litteraturen kan findes anbefalinger, der angiver, at totalfoderet til drøvtyggere maksimalt bør indeholde 2-5 ppm vomitoxin (Böhm, 1992; Price et al., 1993). I danske undersøgelser

over kraftfoder blev der kun fundet få prøver med indhold af trichotecen-toksiner, og kun i et lavt niveau (Flye, 1998). Det må imidlertid formodes, at der er en stor variation mellem høstår. Der er således stor risiko for udvikling af aksfusarium i de høstår, hvor klimaet er fugtigt omkring kornets blomstring, og i årene 1987, 1998 og 1999 var der i Danmark betydelige angreb især i hvede (Jørgensen, 2000). Hvis kornet ikke hurtigt nedtørres efter høst, kan der ske en yderligere toksinproduktion fra fusariumsvampene på lager. Problemer med og forekomst af toksiner i korn er beskrevet af Nielsen (2002).

3.6 Afslutning og perspektiver

Foderplanterne har meget forskellige ernæringsmæssige egenskaber, og for flere kan disse påvirkes betydeligt af dyrkningsforhold, konservering, lagring og behandling. Høsttidspunktet har f.eks. stor betydning, da udviklingstrin/afgrødemasse har stor betydning for næsten alle kvalitetsparametre. Klimaet har ligeledes betydning. Det er især temperaturen, som påvirker cellevægsandelen og lignifiseringen og dermed også fordøjeligheden af organisk stof. Temperaturen påvirker desuden sukkerindholdet meget.

Da det danske klima ikke muliggør plantevækst hele året, er det nødvendigt at konservere og lagre grovfoder. Ved en vellykket konservering bliver de ernæringsmæssige egenskaber ikke påvirket væsentligt. Ensileringsprocessen er imidlertid ikke en på forhånd given proces. Den kan påvirkes og styres gennem management, så tabet minimeres, og de ernæringsmæssige egenskaber ændres så lidt som muligt. En stor del af kraftfoderet bliver varmebehandlet, hvilket bl.a. skyldes salmonellarisikoen. For flere kraftfodertyper er det nødvendigt at åbne skallen for at gøre indholdet tilgængeligt for vommens mikroorganismer.

3.7 Referencer

Amos, H.E., Smith, M.B. & Froetschel, M.A. 1998. Protein Losses During Ensiling. University of Georgia, Annual Report, 127-136.

Andersen, S. 1989. Landbrugsplanterne. DSR-forlag.

Anonym 1995. Kornbehandling – Tørring, lagring og transport. Landskontoret for Bygninger og Maskiner, 34 pp.

Askegaard, M., Eriksen, J., Søegaard, K. & Holm, S. 1999. Næringsstofhusholdning og planteproduktion i fire økologiske kvægbrugssystemer. DJF-rapport, Markbrug nr. 12, 112 pp.

Augustinussen, E. & Christensen, S.P.L. 1989. Undersøgelse af majsens kvantitative og kvalitative udvikling i den aktuelle høstperiode, kernefyldningsperioden. Tidsskr. Planteavl Specialserie nr. S 2004, 91 pp.

Augustinussen, E., Hansen, L.M., Schultz, H., Jensen, P.K., Olsen, C.C., Rasmussen, K.J. & Andersen, M.N. 1995. Udvikling af et dyrkningsprogram for vinterraps til non-food. SP-rapport nr. 2, 112 pp.

Bergen, W.G., Byrem T.M. & Grant A.L. 1991. Ensiling characteristics of whole-crop small grains harvested at milk and dough stages. J. Anim. Sci. 69, 1766-1774.

Bjergmark, E.H., Kristensen, O., Mikkelsen, M., Nielsen, K.A. & Thomsen, J.N. 2000. Dyrkning af grovfoder. Landbrugets Informationskontor, 209 pp.

Böhm, J. 1992. Über die bedeutung der mykotoxine desoxynivalenol, zearalenon und ochratoxin A für lantwirtschaftliche nutztiere. Arch. Anim. Nutr. 42, 95-111.

Buxton, D.R. & Casler, M.D. 1993. Environmental and genetic effects on cell wall composition and digestibility. In: Jung, H.G., Buxton, D.R., Hatfield, R.D. & Ralph, J. (eds.). Forage cell wall structure and digestibility. Madison, Wisconsin, 685-714.

Buxton, D.R. & Fales, S.L. 1994. Plant environmental and quality. In: Fahey, G.C. (ed). Forage quality, evaluation, and utilization, University of Nebraska, Lincoln, 155-199.

Dakowski, P., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1996. The effect of temperature during processing of rape seed meal on amino acid degradation in the rumen and digestion in the intestine. Anim. Feed Sci. Technol. 58, 213-226.

Deinum, B. 1984. Chemical composition and nutritive value of herbage in relation to climate. Proc. of 10th Gen. Meet. of the Eur. Grassl. Fed., Norge, 338-350.

D'Mello, J.P.F. & MacDonald, A.M.C. 1996. Anti-nutrient factors and mycotoxins in legumes. British Grassland Society Occ. Symp. 30, 208-216.

Driehuis, F. & van Wikselaar, P.G. 2000. The occurrence and prevention of ethanol fermentation in high-dry-matter grass silage. J. Sci. Food Agri. 80, 711-718.

Dunlop, J. & Hart, A.L. 1987. Mineral nutrition. In: Baker, M.J. & Williams, W.M. (eds.). White clover. CAB-International, 153-183.

Flye, J.C. 1998. Aktuelt nyt om tilskudsfoder og foderstoflovgivning. I: Fodringsdag. Temadag om aktuelle fodringsspørgsmål. Landskontoret for Kvæg, 53-65.

Givens, D.I. 1993. Factors influencing the nutritional quality of cereal grains. Aspects of Applied Biology 36, 19-27.

Gloria, M.B.A., Vale, S.R., Vargas, O.L., Barbour, J.F. & Scanlan, R.A. 1997. Influence of nitrate levels added to cheesemilk on nitrate, nitrite, and volatile nitrosamine contents in Gruyere cheese. J. Agric. Food Chem. 45, 3577-3579.

Gregersen, A.K. 1982. Vanding af majs. Tidsskr. for Planteavl 86, 427-436.

Grubhofer, J. 1992. [Alternatives to nitrates for cheese making.] Alternativen zum Nitrateinsatz bei der Kaeseherstellung. DMZ Lebensmittelindustrie und Milchwirtschaft 113, 636, 638, 640-645.

Haldrup, C. 1999. Frø- og industriafgrøder. I: Oversigt over Landsforsøgene, 153-181.

Hermansen, J.E. 1995. Overførsel af aflatoksin fra foder til mælk. Intern Rapport nr. 54, Statens Husdyrbrugsforsøg, 16 pp.

Hermansen, J. 1989. Samensilering af bederoer og halm - teknisk og økonomisk belyst. Statens Husdyrbrugsforsøg, Beretning nr. 661, 54-77.

Hostrup, S.B. 1993. Grøn- og helsædshøst af kornafgrøder. Vækstanalyse i vårsæd og vintersæd. Tidsskr. Planteavl. S-beretning nr. 1640, 56 pp.

Hostrup, S.B. & Koefoed, N. 1993. Udbytte og kvalitet af hestebønne ved forskellig udviklingstrin. SP rapport nr. 11, 26 pp.

Hostrup, Sv.B. & Møller, E. 1996. Forderstregbælg (Galega orientalis) og lucerne sået uden og med byg som dækafgrøde. SP rapport nr. 10, 22 pp.

Håndbog for Kvæghold. 1999. Landbrugets Rådgivningscenter, Skejby, Århus, 191 pp.

Jensen, T.H. 2001. Anaerobe sporer i ensilage, gødning og mælk. Masterspeciale, Department of Animal Science and Animal Health, KVL.

Jørgensen, L.N. 2000. Aksfusarium i korn. Grøn Viden nr. 219, DJF, 12 pp.

Klausen, P.S. & Larsen, K.E. 1977. Kvælstof, kalium og magnesium til kløvergræs. Tidsskr. Planteavl 81, 203-214.

Livestock Knowledge Transfer Management Team. 2000. Reducing Silage Loss. Grassland: 2001, University of Bristol, ADAS/IGER 101.

Lund, P. 2002. The effect of forage type on passage kinetics and digestibility of fibre in dairy cows. Ph.D. Thesis, DJF & KVL, 171 pp.

Lund, P., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1998. Expandering af kraftfoder til kvæg. Grøn Viden, Husdyrbrug, nr. 6, juni 1998, 8 pp.

Lund, P., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1999. Effect of expander treatment on rumen and total tract availability of protein determined in situ. S. Afr. J. Anim. Sci. (ISRP) 29, 164-165.

McDonald, P., Edwards, R.A., Greenlagh, J.F.D. & Morgan, C.A. 1995. Animal Nutrition. New York, Longman Scientific and Technical, 607 pp.

McDonald, P., Henderson, N. & Heron, S. 1991. The Biochemistry of Silage. 2. ed. Great Britain, Chalcombe Publications, 304 pp.

McDowell, L.R. & Valle, G. 2000. Major minerals in forages. In: Givens, D.I., Oven, E., Axford, R.F.E. and Omed, H.M. (eds.). Forage evaluation in ruminant nutrition. CAB International, 373-398.

McNiven, M.A., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1995. Influence of roasting or sodium hydroxide treatment of barley on digestion in lactating cows. J. Dairy Sci. 78, 1106-1115.

Mikkelsen, M. & Nielsen, K.A. 2001. Grovfoderproduktion. I: Oversigt over Landsforsøgene, 276-306.

Mikkelsen, V.M. 1981. Morfologisk botanik. DSR forlag.

Moore, K.J. & Hatfield, R.D. 1994. Carbohydrates and forage quality. In: Fahey, G.C. (ed). Forage quality, evaluation, and utilization, University of Nebraska, Lincoln, 229-280.

Mortensen, B., Strudsholm, F., Thøgersen, R., Weisbjerg, M.R. & Toft, O. 1993. Ludbehandlet hvede og byg nedbrydes langsomt i vommen. Stor forskel mellem hvede og byg gør hvede mest interessant til ludbehandling. LK meddelelse nr. 21, 01-02-93, 7 pp.

Møller, E. 1987. Stængelbrydning og skårbehandling ved fortørring af græsmarksafgrøder. Tidsskrift for Planteavl 91, 313-327.

Møller, E., Augustinussen, J.E. & Thomsen, K.V. 1980. Majs til ensilering. Vækst, udbytte, kemisk sammensætning, fordøjelighed og foderværdi. 8. beretning fra Fællesudvalget for Statens Planteavlsforsøg- og Husdyrbrugsforsøg, 48 pp.

Møller, E. & Søegaard, K. 1999. Fodder beet (Beta vulgaris L.) harvested at different times. DJF-rapport nr. 7, 23 pp.

Møller, J. 2003. Ny behandlings- og opbevaringsmetode for foderkorn. Landsbladet Kvæg, 6, 22-23.

Møller, J., Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 2000. Fodermiddeltabel. Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Landbrugets Rådgivningscenter, Rapport nr. 91, 52 pp.

Nelson, C.J. & Moser, L.E. 1994. Plant factors affecting forage quality. In: Fahey, G.C. (ed). Forage quality, evaluation, and utilization, University of Nebraska, Lincoln, 115-154.

Nielsen, G.C. 2002. Fusarium og toksiner. Indlæg på Seminar om planteværn 2002 arrangeret af Landbrugets Rådgivningscenter, 4 pp.

Nielsen, K.A. & Mikkelsen, M. 1999. Grovfoderproduktion. I: Oversigt over Landsforsøgene, 298-337.

Nielsen, K.A., Ohlsson, C., Thøgersen, R. & Nielsen, E.S. 1998. Ensilering. Landbrugets Rådgivningscenter, Landskontoret for Uddannelse.

Nielsen, K.A., Thøgersen, R. & Ohlsson, C. 2003. Ensilering – et håndværk. Dansk Landbrugsrådgivmimg, Landscentret, Landbrugsforlaget, 35 pp.

O'Kiely P. & Muck, R.E. 1998. Grass for dairy cattle. In: Cherney J.H. & Cherney D.J.R. (eds.). Grass silage, 223-251.

Plantedirektoratet, 1993. Bekendtgørelse nr. 614 af 19. juli 1993.

Price, W.D., Randall, A.L. & McChesney, D.G. 1993. Naturally occurring toxins in feedstuffs. Center for veterinary medicine perspective. J. Anim. Sci. 71, 2556-2562.

Randby, A.T., Selmer Olsen, I. & Baevre, L. 1999. Effect of ethanol in feed on milk flavor and chemical composition. J. Dairy Sci. 82, 420-428.

Rankin, M.U.D. 2000. Rain Damage to Forage During Hay and Silage Making. Focus on Forage 2, 1-3.

Ruppel, K.A., Pitt, R.E., Chase, L.E. & Galton, D.M. 1995. Bunker silo management and its relationship to forage preservation on dairy farms. J. Dairy Sci. 78, 141-153.

Skovborg, E.B. 1990. Høsttider for ærter til helsæd. Tidskr. Planteavl S-beretning nr. 2059, 27 pp.

Skovborg, E.B. 1991a. Slættider og slætantal for typer af lucerne i sammenligning med rødkløver og galega. Tidsskr. Planteavl Specialserie nr. S2132, 15 pp.

Skovborg, E.B. 1991b. Vinterhvede til helsæd. Dyrkning, kvalitet og udnyttelse. I: Helsæd, græs og kløvergræs, Tidsskr. Planteavl S-beretning nr. 2158, 74-85.

Sprout-Matador. 1996. Håndbog i pilleteringsteknik. Sprout-matador, Glentevej 5-7, Esbjerg, Danmark, 172 pp.

Stadhouders, J. & Spoelstra, S.F. 1990. Prevention of the contamination of raw milk by making a good silage. Bulletin of the International Dairy Federation 251, 24-31.

Stensig, T., Strudsholm, F., Nielsen, E.S., Weisbjerg, M.R., Kristensen, V.F., Andersen, H.R., Hermansen, J.E. & Møller, E. 1993. Beskrivelse af fodermidler. Karakteristika og anvendelse til kvæg. Landsudvalget for Kvæg, rapport nr. 26, 260 pp.

Sylvester-Bradley, R. & Folkes, B.F. 1976. Cereal grains: their protein components and nutritional quality. Sci. Prog. 63, 241-263.

Søegaard, K. 1984. Vand og kvælstof til almindelig rajgræs. Tidsskr. Planteavl S 1704, 133 pp.

Søegaard, K. 1990. Slætantal, kvælstofmængde og vandingsstrategi i hvidkløvergræs. Tidsskr. Planteavl 94, 367-386.

Søegaard, K. 1993. Nutritive value of white clover. REUR Technical Series 29. White clover in Europe. State of the art, 17-23.

Søegaard, K. 1994. Kombinationer af slæt og afgræsning i græs og kløvergræs. Kvalitet og kvalitetsstyring. SP-rapport nr. 4, 71 pp.

Søegaard, K. 2002. Afgræsning med malkekøer i praksis. Afgrødekvalitet, botanisk sammensætning og management. DJF-rapport, Markbrug nr. 68, 28 pp.

Søegaard, K., Deneken, G., Mikkelsen, M. & Nielsen, K.A. 2001a. Anbefalede frøblandinger til græsmarker. Grøn Viden nr. 231, 12 pp.

Søegaard, K., Knudsen, K.E.B., Weisbjerg, M.R., Thøgersen, R. & Nielsen, K.A. 2003. Sukker i græs. Indhold og analysemetoder. Grøn Viden Markbrug nr. 277, 6 pp.

Søegaard, K., Lund, P., Vinther, F. & Petersen, S.O. 2001b. Afgræsning med malkekøer. Betydningen af kløveriblanding, PBV- og AAT-niveau i kraftfoder, slæt/afgræsning, ammoniakfordampning og N_2-fiksering for udbytter og N-balancer. DJF-rapport, Markbrug nr. 51, 103 pp.

Thomsen, P.C. 1989. Slætantal, kvælstofmængder og vanding i alm. rajgræs. Tidsskr. Planteavl S 2026, 103 pp.

Thøgersen, R. 1999. Overheads fra seminar om anaerobe sporer - maj 1999. LK-Meddelelse Landskontoret for Kvæg 294, K-arkiv 110.

Van Soest, P.J. 1982. Nutritional ecology of the ruminant, Cornell University Press, 373 pp.

Van Soest, P.J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant, 2 ed. Ithaca, USA, Comstock Publishing Associates, 476 pp.

Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1994. Ludbehandling er et alternativ til valsning. Bovilogisk nr. 7, 18-20.

Wiessbach, F., Schmidt, L. & Hein, E. 1974. Method of anticipation of the run of fermentation in silage making, based on the chemical composition of green fodder. Proceedings of the 12. International Grassland Congress, 3 Part 2., 663-673.

Wilson, J.R., Deinum, B. & Engels, F.M. 1991. Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem and temperate forage species. Neth. J. Agric. Sci. 39, 31-48.

Witt, N. 1967. Undersøgelser over græsmarksplanternes sukkerindhold. Tidsk. Planteavl 70, 498-505.

Ørskov, E.R. 1987. The feeding of ruminants. Principles and practice. Chalcombe Publications, Marlow, Bucks, UK, 92 pp.

Metoder til bestemmelse af kemisk sammensætning og tilgængelighed

4

af Martin Riis Weisbjerg og Torben Hvelplund

Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

4.1 Indledning

Fra tidlige tider har det været kendt, at forskellige fodermidler har forskellig værdi for husdyrene. Det var imidlertid først med Thaer (1752-1828), at fodervurderingen blev systematiseret gennem offentliggørelse af tabeller baseret på fodermidlers høværdi. Thaers vurdering var først og fremmest baseret på fodermidlernes opløselighed i forskellige væsker. Dette var en forløber for den kemiske fraktionering, der udviklede sig hastigt i det nittende århundrede sammen med kalorimetriske målinger i respirationskamre. Fordøjelighed som basis for fodermidlernes tilgængelighed blev først rigtigt taget i brug midt i det nittende århundrede, hvor Henneberg & Stoman (1860) kombinerede fordøjelighedsforsøg med kemisk fraktionering (Weende analysen). Weende analysen, hvor foderet fraktioneres i aske, råprotein, råfedt, træstof og kvælstoffrit ekstraktstof (NFE), har siden været grundlaget for alle de klassiske fodervurderingssystemer, der er baseret på fordøjede næringsstoffer (se kapitel 19). Den historiske udvikling inden for fodervurdering er gennemgået i detaljer af Flatt (1988).

Fodermidler kan fraktioneres meget mere detaljeret, end tilfældet er i Weende analysen, og Figur 4.1 viser en forholdsvis detaljeret opdeling. Men formålet med dette kapitel er ikke at give en fuldstændig beskrivelse af, hvorledes alle disse enkeltkomponenter i et fodermiddel kan analyseres.

Aske	Essentielle	Ca, K, Mg, Na, S, P, Cl, Fe, Mn, Cu, Co, I, Xn, Si, Mo, Se, Cr, F, V, Sn, As, Ni
	Ikke essentielle	Ti, Al, B, Pb
Råfedt	Ikke-fedtsyre forbindelser	Pigmenter, steroler, voks, vitamin A, D, E og K
	Fedtsyre forbindelser	Fedtsyrer og visse kortkædede organiske syrer, triglycerider, fosfolipider, glykolipider
Råprotein	Ikke-aminosyre protein	Aminer, amider, nitrat, urinstof, nukleinsyrer, B-vitaminer
	Aminosyre protein	Proteiner, peptider, aminosyrer
Råkulhydrat (NFE + træstof)	Sukker	Mono-, di- og oligosakkarider
	Stivelse	Amylose, amylopektin
	NDF	Cellulose, hemicellulose, lignin
	Forgæringsprodukter	Kortkædede organiske syrer, etanol
	Rest	Pektiner, fruktaner, β-glukaner, visse kortkædede organiske syrer

Figur 4.1 *Sammensætning af de forskellige fodermiddelfraktioner, der findes i fodermidlers tørstof.*

Formålet er derimod at beskrive de mest generelle kemiske analyser og de mest almindelige metoder til bestemmelse af næringsstoffernes tilgængelighed. Med hensyn til disse metoders evne til at forudsige in vivo tilgængeligheden vil det kun blive behandlet for så vidt angår fordøjelighed af organisk stof, mens det for bl.a. protein og kulhydrat (hastighedskonstant for nedbrydning, vomfordøjelighed, tarmfordøjelighed) vil blive behandlet i de kapitler, der omhandler disse næringsstoffers omsætning.

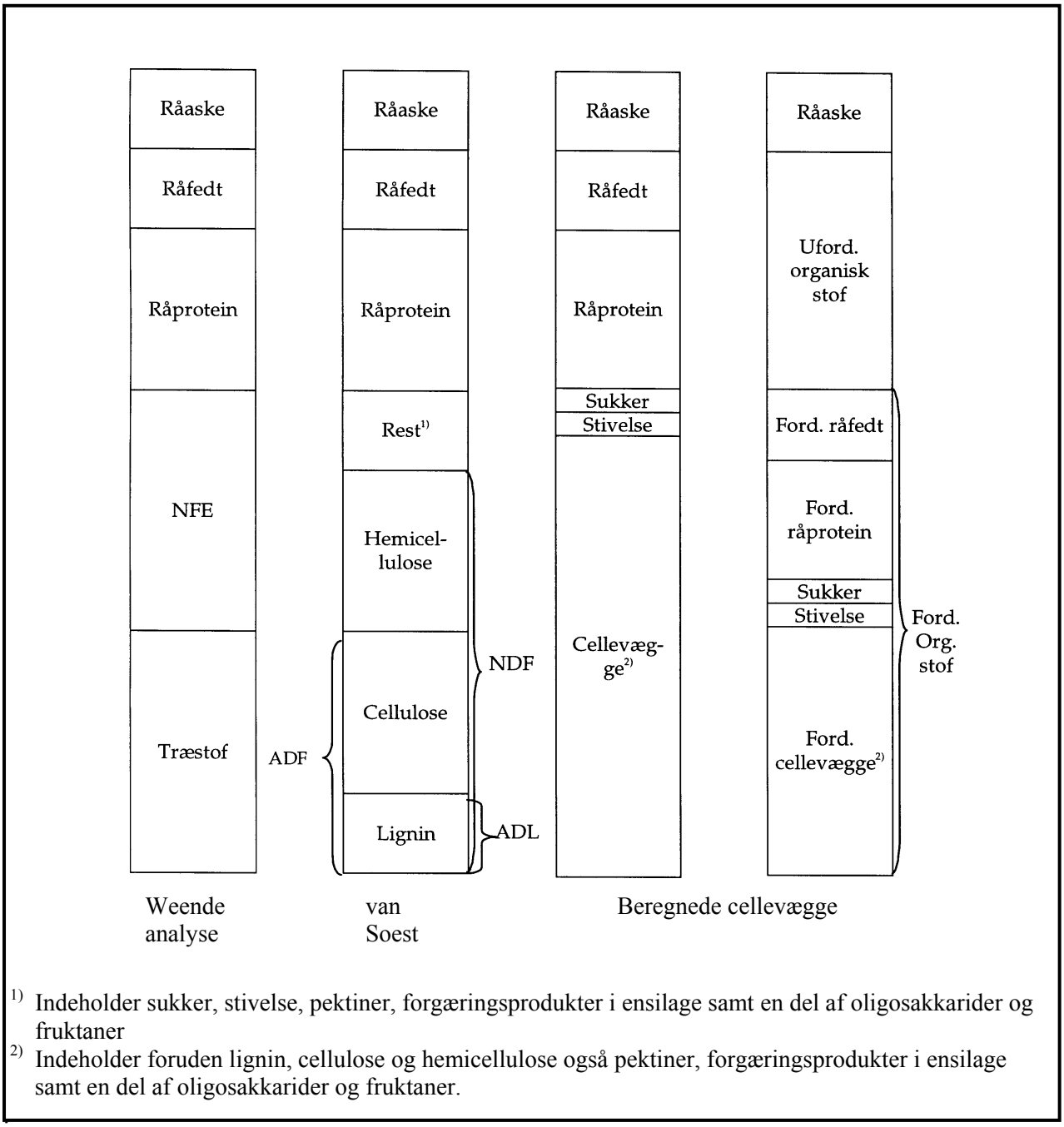
4.2 Principper for fodermiddelfraktionering

I Weende analysen er det især opdelingen af foderets kulhydratfraktion, der er problematisk. Kulhydrat opdeles i denne analyse i træstof og NFE, hvor NFE beregnes som differens (den rest der ikke udgøres af de øvrige fraktioner). Tanken med opdelingen af kulhydratfraktionen i træstof og NFE var at opdele i en svært- og i en lettilgængelig fraktion. Især for grovfoder er dette imidlertid ikke særlig vellykket. Således kan man for f.eks. halm se en højere fordøjelighed af træstof end af NFE, idet NFE her indeholder en stor mængde svært tilgængeligt hemicellulose. En mere fysiologisk opdeling af kulhydrater kan man få ved at analysere for celleindholdsstofferne stivelse og sukker samt for cellevægskulhydraterne. Inden for drøvtyggerernæring er det især van Soest analyserne, der bliver brugt til analyse for cellevægskulhydrater. Denne analyseserie består af NDF (neutral detergent fiber), der er et udtryk for det totale indhold af cellevægskulhydrater, ADF (sur detergent fiber) og ADL (sur detergent lignin). Forskellen mellem NDF og ADF beskriver hemicellulosedelen, mens forskellen mellem ADF og ADL beskriver cellulosedelen, og ADL beskriver lignindelen.

I Danmark har vi i en årrække benyttet fordøjelige cellevægge i fodermiddelvurderingen, hvor det er en beregnet størrelse. Cellevæggene beregnes som [tørstof – (aske + råprotein + råfedt + stivelse + sukker)], og fordøjelige cellevægge beregnes som [ford. organisk stof – (ford. råprotein + ford. råfedt + stivelse + sukker)]. Beregnede cellevægge indeholder i modsætning til NDF pektin, der er et vigtigt cellevægskulhydrat i fodermidler som f.eks. roer og roe-biprodukter samt citruspulp. Da cellevægge er en beregnet rest, vil de desuden indeholde evt. fejl på de øvrige analyser samt oligosakkarider, forgæringsprodukter i ensilage, fruktaner m.m. De forskellige fraktioneringsprincipper er vist i Figur 4.2.

Den øgede forståelse for næringsstoffernes omsætning i mave-tarmkanalen hos drøvtyggere har medført, at der nu udvikles fodervurderingssystemer baseret på viden om dynamikken i den mikrobielle omsætning i vommen. De første eksempler på sådanne systemer er de nye proteinvurderingssystemer, f.eks. AAT-PBV-systemet (Madsen et al., 1995). Disse nye systemer viser klart, at proteinvurdering og energivurdering ikke kan behandles som uafhængige systemer. 'Cornell Net Energy and Protein System' (Russel et al., 1992) er det første eksempel på et fodervurderingssystem, der anvendes i praksis, og som behandler proteinvurdering og energivurdering m.m. integreret. Disse vurderingssystemer kræver viden om de enkelte næringsstoffers tilgængelighed og den hastighed, hvormed næringsstofferne omsættes eller absorberes i de enkelte mave-tarmafsnit. Det er derfor væsentligt, at kulhydraterne fraktioneres således, at tilgængeligheden af de enkelte fraktioner kan beskrives. En analysering for sukker, stivelse og f.eks. NDF vil som vist i Figur 4.2 medføre, at der for mange foder-

midler vil være en betydelig, udefineret rest, bestående af organiske syrer, pektinstoffer, oligosakkarider og fruktaner m.m., der er vidt forskellige mht. omsætning i vommen.



1) Indeholder sukker, stivelse, pektiner, forgæringsprodukter i ensilage samt en del af oligosakkarider og fruktaner

2) Indeholder foruden lignin, cellulose og hemicellulose også pektiner, forgæringsprodukter i ensilage samt en del af oligosakkarider og fruktaner.

***Figur 4.2** Forskellige fremgangsmåder til kemisk fraktionering af fodertørstof.*

En yderligere bestemmelse af forgæringsprodukter i ensilage vil beskrive størstedelen af de organiske syrer, hvorefter der vil være en restfraktion bestående af pektinstoffer, oligosakkarider og fruktaner, der alle er letforgærbare i vommen. Når restfraktionen beregnes ved differens, vil den naturligvis også indeholde evt. fejl på de analyserede fraktioner. Et eksempel på en sådan fraktionering er vist i Figur 4.3, hvor også fraktionernes tilgænge-

lighed er angivet. Sammenlignet med vores nuværende fodermiddelvurdering vil en sådan fraktionering give betydeligt flere oplysninger om et fodermiddels foderværdi, hvis der samtidig er oplysninger om fraktionernes tilgængelighed. Det vil, sammenlignet med vores nuværende tabeller, kræve yderligere tabelværdier for aminosyreandel af råprotein samt hastighedskonstanter for nedbrydningen af protein, stivelse og NDF i vommen.

Fraktion		Forgærbarhed i vommen	Fordøjelighed i hele fordøjelseskanalen
Aske		Ikke forgærbar	?
Råfedt	Ikke fedtsyre råfedt	?	?
	Fedtsyrer	Ikke forgærbar	++(+)
Råprotein	Ikke aminosyre protein	?	?
	Aminosyre protein	Meget variabel	++(+)
Råkulhydrat (NFE + træstof)	Sukker	+++	+++
	Stivelse	++(+)	+++
	NDF	Meget variabel	Meget variabel
	Forgæringsprodukter	Ikke forgærbar	+++
	Rest	++(+)	+++

Figur 4.3 *Eksempel på detaljeret fraktionering af fodertørstof i næringsstofgrupper med definerbar tilgængelighed.*

4.3 Kemisk sammensætning og analyser

I det følgende vil de vigtigste kemiske analyser blive gennemgået. Formålet er at give en fordøjelsesfysiologisk forståelse af de næringsstoffraktioner, der findes ved analysen, og ikke at give analyseforskrifter.

Tørstof

Indholdet af tørstof kan bestemmes ved tørring, f.eks. ved 100 ^{o}C til konstant vægt. Der findes også hurtigmetoder som f.eks. mikrobølgeovne eller tørring ved 130 ^{o}C i f.eks. 3 timer (Petterson et al., 1999). Formålet med tørstofbestemmelsen er at bestemme andelen af vand. Imidlertid indeholder mange fodermidler, især forgærede produkter som f.eks. ensilage, flygtige forbindelser. Disse kan, afhængig af tørringstemperatur m.m., fordampe under tørringen, hvilket vil medføre en underestimering af tørstofindholdet. Grovfoder tørres derfor ofte ved lavere temperaturer, f.eks. 80 ^{o}C, hvilket reducerer tabet af forgæringsprodukter.

Det er muligt at korrigere for tabet af flygtige forbindelser under tørring af ensilage, f.eks. ved analysering for disse forbindelser før og efter tørringen. En delvis korrektion kan opnås ved brug af korrektionsformler, som kræver bestemmelse af pH og flygtige syrer (eddikesyre og smørsyre) og alkohol før tørringen (Nørgaard Pedersen, 1966; Nørgaard Pedersen, 1967). Alkohol forventes at fordampe kvantitativt ved tørringen, mens tørringstabet af flygtige syrer ved tørring ved 80 ^{o}C kan bestemmes ud fra føl-

gende korrektionsformel (Nørgaard Pedersen, 1966):

Formel 4.1
Procent af flygtige syrer fordampet =
153,79 – [16,20 * (pH)] – [0,306 * (% tørstof/% flygtige syrer i tørstof)]

Andre forhold, der kan gøre tørstofbestemmelsen problematisk, er tab af kemisk bundet vand, åndingstab m.m. (Nørgaard Pedersen, 1975). Som alternativ til tørring er det også muligt at bestemme vand-andelen direkte, bl.a. ved toluen-destillation. Tørring er ofte forbehandling før andre analyser, og her er det vigtigt at være opmærksom på, at tørring af fugtigt materiale ved høje temperaturer kan påvirke resultatet af efterfølgende analyser for f.eks. aminosyrer og NDF på grund af blandt andet maillard-reaktioner. Dette kan gøre det nødvendigt at bruge mere skånsomme tørremetoder som bl.a. frysetørring.

Råaske
Aske bestemmes som den rest, der er tilbage, efter at prøven har været varmet op til en temperatur, hvor alt organisk stof brænder af, typisk 525 ^{o}C. Hvis temperaturen under forasknin gen bliver for høj, vil nogle salte kunne fordampe. Askeindholdet bestemt ved denne metode vil ikke altid være en nøjagtig afspejling af foderets mineralindhold. Fodermidler har ofte et overskud af kationer, og ved forasknin gen vil disse binde sig til kuldioxid og danne karbonater, og således vil askeindholdet overestimere mineralindholdet. Ved jordiblanding vil overskydende kationer blive bundet i silikater, hvilket bevirker, at aske i foder blandet med jord kan være mindre end summen af aske bestemt i jord og afgrøde for sig (Nørgaard Pedersen, 1962). Andelen af sand i aske kan bestemmes som den aske, der ikke er opløselig i 20 % saltsyre (Nørgaard Pedersen, 1975).

Råprotein
Råprotein bestemmes i foder som kvælstofindholdet (N) gange med 6,25, idet det antages, at protein som gennemsnit indeholder 16 % N. I mælk anvendes dog faktoren 6,38. Indholdet af N i forskellige proteinstoffer (aminosyreprotein) kan imidlertid variere betydeligt, som angivet af Boisen & Bech-Andersen (1987), og faktoren 6,25 kan derfor kun betragtes som et gennemsnit med betydelig variation. Fodermidler kan desuden indeholde en betydelig andel af ikke aminosyre N. N-indholdet bestemmes normalt ved Kjeldahl metoden eller modifikationer heraf. Ved Kjeldahl metoden fordøjes prøven i koncentreret svovlsyre, og kvælstoffet omdannes til ammonium, der efter tilsætning af base destilleres af og bestemmes ved titrering. Hvis prøven indeholder nitrat- og nitritforbindelser, kræver det en reduktion af disse forbindelser for at få en kvantitativ bestemmelse. Gennem de senere år er Kjeldahl metoden i vid udstrækning blevet erstattet af Dumas metoden, hvor kvælstoffet bestemmes som frit N_2 efter fuldstændig forbrænding og oprensning (Hansen, 1989).

Kvælstofforbindelser opdeles i de nyere proteinvurderingssystemer, som f.eks. AAT-PBV-systemet i aminosyre-N (aminosyrer, peptider og protein) og ikke aminosyre-N (nukleinsyrer og lavere N-forbindelser som aminer, amider og nitrat m.m.).

Råfedt
Råfedt bestemmes normalt gravimetrisk (vejning) efter ekstraktion med og efterfølgende fordampning af et upolært opløsningsmiddel. Mange forskellige opløsningsmidler (f.eks. pentan, hexan, benzen, cyklohexan, kloroform, acetone, dietylæter og metanol, samt blandinger heraf) er blevet brugt. Disse opløsningsmidler har forskellige polære egenskaber og giver derfor forskellige resultater.

Ekstraktionen kan foregå enten ved simpel ekstraktion eller ved soxhlet, der er mere effektiv, idet opløsningsmidlet her recirkulerer gennem materialet, der skal ekstraheres. Der findes også forskellige forbehandlingsprocedurer, f.eks. kogning med fortyndet saltsyre (HCl), som øger ekstraktionen af strukturlipider og fedtsyrer bundet i sæber. Andersen (1991) fandt ved sammenligning af ekstraktion på fodermidler med følgende metoder; HCl-æter, æter, HCl-petroleumsæter og kloroform-HCL-kloroform et relativt fedtudbytte på henholdsvis 100; 81,8; 89,9 og 103,5. Ved ekstraktion på gødning, hvor en stor mængde fedtsyrer kan være bundet i kalciumsæber, kan forskellen mellem metoder være betydeligt større. I den officielle foderstofkontrol bruges metoden HCl-petroleumsæter.

Fedtsyreindhold og -sammensætning bestemmes typisk gaskromatografisk efter metylering af fedtsyrerne efter normal fedtekstraktion, men der findes også metoder til samtidig ekstraktion og metylering (Sukhija & Palmquist, 1988).

Kulhydrater

Kulhydratfraktionen er den kvantitativt mest betydende fraktion i de fleste fodermidler. Der findes en lang række metoder, der kan opdele denne fraktion i et stort antal enkeltkomponenter. I det efterfølgende vil kun de analyser, der normalt anvendes til kvægfoder, blive omtalt. For en mere detaljeret gennemgang henvises til Van Soest (1994).

Sukker

Sukre omfatter en stor stofgruppe bestående af mono-, di- og oligosakkarider, hvor blandt andet sukrose (disakkarid), som findes i roer og melasse, er et typisk eksempel. Indholdet af sukre bestemmes typisk fotometrisk ved en farvereaktion, efter at sukrene er ekstraheret og evt. spaltet ved enzymbehandling. Der kan anvendes forskellige opløsninger til ekstraktionen. Anvendte ekstraktionsvæsker kan f.eks. være vand, etanol i forskellige koncentrationer, natriumacetat buffer eller svovlsyreopløsning. Andelen af fruktan, som ekstraheres, vil afhænge af ekstraktionsvæsken, således at en stærk etanolopløsning kun ekstraherer meget kortkædede fruktaner, mens en vandig opløsning vil medtage de fleste fruktaner (Søegaard et al., 2003). En mere specificeret opdeling af sukre i de forskellige mono-, di- og oligosakkarider kan opnås ved gaskromatografi (Knudsen & Li, 1991).

Stivelse

Stivelse findes som oplagsnæring i f.eks. kornarterne. Stivelse bestemmes typisk ved en kolorimetrisk bestemmelse af glukoseindholdet efter forklistring og enzymatisk hydrolyse af stivelsen og stivelses-oligosakkarider og eventuelt med en korrektion for fri glukose i den oprindelige prøve (Knudsen, 1997).

Træstof

Træstof er en del af fodermidlernes cellevægskulhydrat. Træstof bestemmes som den uopløste rest efter kogning med først 1,25 % svovlsyre efterfulgt af kogning med 1,25 % natriumhydroxid.

Træstof skulle således være et mål for den sværest tilgængelige del af foderets organiske stof. Imidlertid er der stor forskel imellem forskellige fodertyper på, hvor stor en andel af foderets indhold af lignin, hemicellulose og cellulose, der genfindes i træstoffraktionen. Analysens værdi med hensyn til at beskrive fodermidlers tilgængelighed på tværs af fodertyper kan der derfor stilles et stort spørgsmålstegn ved, som det bl.a. diskuteres af Van Soest (1994).

NDF

Neutral Detergent Fiber (NDF) er et udtryk for indholdet af cellevægskulhydraterne cellulose, hemicellulose og lignin. NDF bestemmes som den rest, der er tilbage, efter at prøven er kogt 1 time i en neutral detergent (sæ-

be) opløsning og filtreret samt vasket med kogende vand og acetone. Denne ekstraktion fjerner ikke alt stivelse, og for stivelsesrige prøver er det derfor nødvendigt med amylasebehandling før og/eller under og/eller efter NDF-kogningen. Under NDF-kogningen går pektinstoffer, der også hører til cellevægskulhydraterne, i opløsning og indgår således ikke i NDF-fraktionen. NDF bør opgives som askefrit NDF, men dette er langtfra altid tilfældet. Ligeledes kan der være store forskelle imellem laboratorier med hensyn til, hvorvidt der foretages en amylasebehandling m.m. Det er derfor væsentligt, at det klart fremgår hvilken metode, der har været anvendt ved analysering for NDF.

ADF
Acid Detergent Fiber (ADF, sur detergent fiber) er den rest, der er tilbage, efter at prøven er kogt/ekstraheret med en sur (1 M svovlsyre) detergentopløsning. ADF vil typisk indeholde cellulose og lignin. Da pektin fælder ud under sure forhold, vil ADF også indeholde en vis mængde pektin, hvis prøven ikke forud for ADF-kogningen har været kogt med en NDF-opløsning (sekventiel analyse). ADF bør opgives som askefrit ADF, og det bør være præciseret, hvorvidt værdierne er opnået ved sekventiel analyse.

Lignin
Lignin er egentlig ikke et kulhydrat, men polymere af kanelsyre og afledte alkoholer (fenolforbindelser). Lignin indgår normalt alligevel i cellevægskulhydrater, pga. at det binder sig til især hemicellulose. Lignin har ingen næringsmæssig værdi, men er af interesse, da et højt ligninindhold indikerer en lav tilgængelighed af de øvrige cellevægskulhydrater. Lignin kan bestemmes som Acid Detergent Lignin (sur detergent lignin, ADL), ved at den uopløste rest efter ADF-kogning henstår med 72 % svovlsyre. Den uopløste rest efter denne behandling er ADL. Foruden lignin kan ADL indeholde cutin. Alternativt kan lignin bestemmes som vægttabet, når resten efter ADF-kogning oxideres med permanganat.

4.4 Bestemmelse af biologisk tilgængelighed af organisk stof

Indholdet af bruttoenergi er ret konstant i forskellige fodermidler bortset fra meget fedtrige og til dels meget proteinrige fodermidler. Det er derfor først og fremmest tilgængeligheden (fordøjeligheden), der er bestemmende for foderværdien. Da der for de fleste fodermidler er stor sammenhæng mellem energi og organisk stof (OS) fordøjelighed, er det af praktiske årsager oftest organisk stof fordøjeligheden, der bliver bestemt.

In vivo fordøjelighed
In vivo (i det levende dyr) fordøjeligheden angiver den del af næringsstofferne, der fordøjes, fra foderet ædes, til fæces udskilles. Fordøjeligheden beregnes som vist i efterfølgende formel:

Formel 4.2
$Fordøjelighed_{tilsyneladende}$=
[foder – fæces] / foder

Da fæces indeholder materiale, der ikke direkte stammer fra foderet såsom endogent og mikrobielt stof, kalder man denne direkte målte fordøjelighed for tilsyneladende fordøjelighed. Når indholdet i fæces korrigeres for endogent og mikrobielt stof, kan den sande fordøjelighed af det optagne foder findes som:

Formel 4.3
$Fordøjelighed_{sand}$ =
[foder – (fæces – (endogent + mikrobielt))]
/foder

Udskillelsen af stof i fæces kan bestemmes ved fuldstændig gødningsopsamling. Udskillelsen kan også bestemmes ved opsamling af prøver af fæces samt brug af ufordø-

jelige markører, der i kendt mængde enten tilsættes foderet eller findes i foderet. Den fordøjelighed, der opnås, vil afhænge af såvel foderniveau som rationssammensætning, hvilket vil blive nærmere belyst i blandt andet kapitel 9.

Til brug for fodermiddelvurdering er bestemmelsen af fordøjelighed derfor standardiseret til bestemmelse i får, der fodres på et foderniveau tæt på vedligeholdsbehovet. Hvis det er nødvendigt, gives der tilskud af henholdsvis strukturrig og/eller proteinrig suppleringsfoder. Dette gøres, hvis det aktuelle fodermiddel, som undersøges, ikke kan opfodres alene. Fordøjeligheden bestemt på denne måde vil være tæt på den potentielle fordøjelighed af fodermidlet.

Disse standardiserede tilsyneladende in vivo fordøjeligheder fundet hos får fodret på vedligeholdsniveau er basis i den klassiske fodermiddelvurdering, og disse fordøjeligheder er således også referenceværdier for kalibrering af de alternative metoder, der gennemgås nedenfor.

In vitro opløselighed i vomvæske

I 1963 publicerede Tilley & Terry en laboratoriemetode til bestemmelse af fordøjeligheden af græsmarksprodukter. Princippet i metoden er, at foderprøven omsættes mikrobielt under anaerobe forhold i 48 timer i en buffer tilsat vomvæske og herefter fordøjes mikrobielt protein og evt. resterende foderprotein i pepsin-saltsyre i 48 timer, hvorefter den uopløste rest bestemmes. Tilley & Terry (1963) påviste en sammenhæng mellem in vitro og in vivo fordøjelighed af tørstof, der var tæt på 1:1, som vist i formel 4.4:

Formel 4.4

$$\text{In vivo fordøjelighed}_{\text{tørstof}}\,(\%) = -1{,}01 + 0{,}99 * (\text{in vitro opløselighed}_{T\&T}\,(\%))$$

Tilley & Terry metoden blev meget udbredt og anvendes stadig i vid udstrækning.

I Danmark er Tilley & Terry metoden anvendt med små modifikationer (Møller et al., 1989). Den vigtigste modifikation er, at det er fordøjeligheden af organisk stof, der bestemmes. Møller et al. (1989) fandt, baseret på først og fremmest græsmarksafgrøder, men også på helsæd, roetop og få prøver af majsensilage, sammenhængen mellem in vitro og in vivo fordøjelighed af organisk stof vist i formel 4.5:

Formel 4.5

$$\text{In vivo fordøjelighed}_{\text{organisk stof}}\,(\%) = 4{,}10 + 0{,}959 * (\text{in vitro opløselighed}_{T\&T}\,(\%))$$

[grovfoder]

Denne sammenhæng er siden anvendt til forudsigelse af in vivo fordøjelighed for de fleste grovfodermidler. På frisk helsæd, og især frisk majshelsæd, har metoden voldt problemer med lav repeter- og reproducerbarhed. Der blev derfor igangsat et projekt i 1997 med henblik på at afdække årsagerne til disse problemer. Projektet har påvist, at måden, hvorpå vomvæske udtages (vakuum-sugning med vomspyd vs. presset fra flydelag), har stor betydning for de resultater, der opnås på frisk helsæd. Derimod er de resultater, der opnås for græsmarksafgrøder, ret robuste mht. procedure for udtagning af vomvæske. Projektet har desuden vist, at majsensilage afviger fra den generelle sammenhæng mellem in vitro og in vivo vist ovenfor. For majsensilage er sammenhængen (Søegaard et al., 2001) in vivo fordøjelighed (%) = 6,73 + 0,95 * (in vitro $\text{opløselighed}_{T\&T}$ (%)), hvilket hæver fordøjeligheden af majsensilagen med ca. 2 procentenheder i forhold til standardligningen.

Foruden til grovfoder kan Tilley & Terry metoden også anvendes til forudsigelse af

kraftfoders fordøjelighed, når metoden modificeres til at indeholde en afsluttende acetonevask af den uopløste rest, da mange kraftfodermidler har et betydeligt fedtindhold (Weisbjerg et al., 1992). Den opnåede sammenhæng for fordøjeligheden af organisk stof i kraftfoder fremgår af formel 4.6:

Formel 4.6
In vivo fordøjelighed$_{\text{organisk stof}}$(%) = -8,9 + 1,036 * (in vitro opløselighed $_{T\&T}$ (%)) [kraftfoder]

Tilley & Terry metoden er detaljeret beskrevet af Weiss (1994), hvor en gennemgang af publicerede sammenhænge mellem in vitro opløselighed og in vivo fordøjelighed viser, at der kan være store forskelle i sammenhængene mellem laboratorier og mellem fodertyper.

In vitro gasproduktion
Som et simpelt alternativ til Tilley & Terry metoden publicerede Menke et al. (1979) en metode (Menkes gastest) til forudsigelse af fordøjelighed. Metoden er baseret på, at foderprøven inkuberes i buffer-vomvæske. Men i stedet for at måle den uopløste rest efter inkubationen måles gasproduktionen, ved at inkubationen foregår i en cylinder (sprøjte) lukket med et stempel. Fordøjeligheden er så proportional med den længde, stemplet bliver presset ud under inkubationen, der svarer til gasproduktionen. Denne metode er blevet anvendt en del til praktisk fodermiddelvurdering, især i Tyskland. Med udviklingen af automatiske trykmålere, der samtidig kan slippe den producerede gas ud, og kontinuert elektronisk dataopsamling, har metoden fundet stor anvendelse, især inden for forskning. En af de store fordele ved metoden i forhold til metoderne, der måler opløselighed, er at gasproduktionsmetoden også muliggør bestemmelse af fordøjelighed og forgæringshastigheder af vandopløseligt stof. Gasproduktionsmetoden er detaljeret beskrevet af bl.a. Cone (1998).

In vitro opløselighed med enzymer
Metoderne baseret på vomvæske stiller krav om adgang til vomfistulerede dyr, hvilket begrænser antallet af laboratorier, der kan udføre analyserne. Der er derfor gjort et stort arbejde for at udvikle metoder, der er baseret på kommercielle enzymer. De metoder, der især anvendes i dag, er baseret enten på NDF-kogning efterfulgt af en behandling med cellulase (Israelsen et al., 1978; Givens et al., 1990) eller på behandling med pepsin-saltsyre, stivelses-hydrolyse ved 80 ^{o}C efterfulgt af cellulasebehandling (De Boever et al., 1986; Aufrere & Michalet-Doreau, 1988; Weisbjerg & Hvelplund, 1993). I Danmark bruges in vitro enzymopløseligt stof ($EFOS_{kvæg}$) som officiel metode til beregning af energiindholdet i kraftfoderblandinger (Weisbjerg & Hvelplund, 1993; Plantedirektoratet, 1994). $EFOS_{kvæg}$metoden består af følgende trin:

1: Prøven inkuberes i filterdigel med pepsin-saltsyre, 24 timer ved 40 ^{o}C i vandbad
2: Samme blanding inkuberes i 45 min. ved 80 ^{o}C
3: Prøven vaskes og inkuberes derefter med en cellulaseblanding i 24 timer ved 40 ^{o}C
4: Samme blanding inkuberes ved 60 ^{o}C i 19 timer
5: Prøven vaskes derefter med varmt vand og acetone, tørres, vejes, foraskes og vejes.

På et materiale bestående af 59 kraftfoderblandinger gav denne metode følgende sammenhæng (formel 4.7) for organisk stof fordøjelighed (Weisbjerg & Hvelplund, 1993):

Formel 4.7
In vivo fordøjelighed$_{\text{organisk stof}}$(%) = 5,38 + 0,867 * (in vitro opløselighed$_{\text{EFOS}}$(%)) [kraftfoder]

$EFOS_{kvæg}$ kan også anvendes til forudsigelse af halms fordøjelighed. På et materiale på 84 prøver af halm (31 ammoniakbehandlede, 39 ubehandlede og 14 NaOH-behandlede), der overvejende var vårbyg men også inkluderede havre, vinterbyg og vinterhvede, blev følgende sammenhæng (formel 4.8) fundet for organisk stof (Hvelplund et al., 1999; Hvelplund, Weisbjerg & Søegaard, upubliceret):

Formel 4.8
In vivo fordøjelighed$_{\text{organisk stof}}$(%) = 22,0 + 0,752 * (in vitro opløselighed$_{\text{EFOS}}$(%)) [halm]

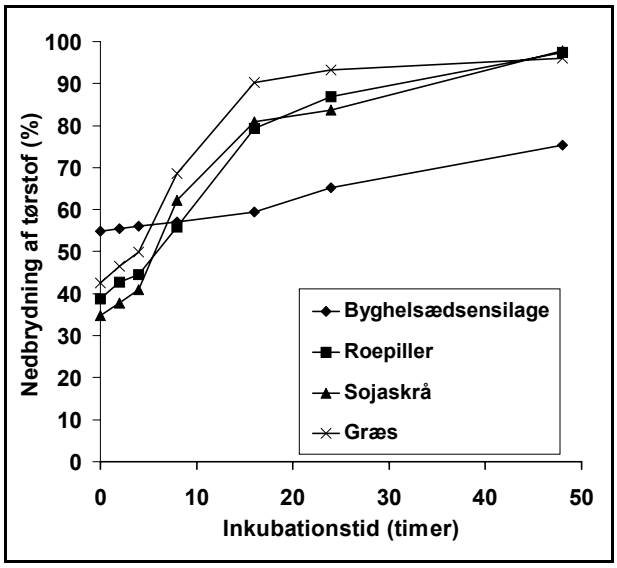
På et materiale af grovfodermidler er det fundet, at $EFOS_{kvæg}$ også kan forudsige fordøjeligheden af forskellige grovfodermidler. Følgende sammenhæng (formel 4.9) er fundet på et materiale bestående af i alt 191 prøver, der fortrinsvis var majsensilage og græsensilage men også bestod af andre helsædstyper og af uensilerede prøver:

Formel 4.9
In vivo fordøjelighed$_{\text{organisk stof}}$ (%) = 27,0 + 0,644 * (in vitro opløselighed$_{\text{EFOS}}$(%)) [grovfoder]

$EFOS_{Kvæg}$ anbefales brugt til bestemmelse af fordøjeligheden af organisk stof i frisk helsæd af kornarterne og af majs (Søegaard et al., 2001).

In situ

Princippet i in situ (nylonpose) metoden er, at en foderprøve fyldes i en nylonpose med små porer, normalt 36x36 µm (Mehrez & Ørskov, 1977; Weisbjerg et al., 1990). Posen inkuberes så i vommen via en vomfistel. Prøvefoderet holdes dermed adskilt fra det øvrige stof i vommen. Porerne i posen tillader, at mikrober kan kolonisere prøven, og at nedbrydningsprodukter fra fodermidlet kan forlade posen, hvorimod de unedbrudte foderpartikler tilbageholdes. Inkubationstiden i vommen kan variere og kan være en tidsrække på f.eks. 7 poser inkuberet i henholdsvis 0, 2, 4, 8, 16, 24 og 48 timer. Efter inkubationen vaskes posen, og den resterende mængde af tørstof eller organisk stof registreres, og nedbrydningsprofilen kan så tegnes som vist med forskellige fodermidler som eksempler i Figur 4.4. Nedbrydningsgraden til en bestemt inkubationstid, f.eks. 48 timer, kan så relateres til in vivo fordøjelighed. Alternativt kan nedbrydningsprofilen vægtes med en forventet passagehastighed af foderet ud af vommen, hvorved en effektiv nedbrydningsgrad kan beregnes og relateres til in vivo fordøjelighed. In situ metoden og dens problemer er gennemgået i detaljer af Huntington & Givens (1997a, b, c). I Danmark anvendes nylonposemetoden ikke i praktisk fodermiddelvurdering til bestemmelse af organisk stof fordøjelighed, men derimod til bestemmelseaf proteinets nedbrydningsgrad i vommen, som omtales senere.



Figur 4.4 *Eksempler på nedbrydningprofiler for tørstof i forskellige fodermidler.*

Nedbrydningsprofilen for de fleste fodermidler kan beskrives ved 1. ordens kinetik (Ørskov & McDonald, 1979), som vist i formel 4.10:

Formel 4.10

$Nedb(t) = a + b(1 - e^{-ct})$

hvor Nedb(t) = den andel der er nedbrudt til tiden t
a = andel der er umiddelbar opløselig
b = andel der ikke er umiddelbar opløselig, men nedbrydelig
c = hastighedskonstanten for nedbrydning (pr. time).

Nedbrydningsprofilen bestemt ved brug af nylonposemetoden beskriver nedbrydningen af stof, som det ville foregå, hvis det blev tilbageholdt i vommen. Hvis foderet ikke blev tilbageholdt i posen, ville noget stof forlade vommen, før det nedbrydes. Passagen af stof ud af vommen antages normalt at følge 1. ordens kinetik som vist i formel 4.11 (Ørskov & McDonald, 1979):

Formel 4.11

$R(t) = e^{-kt}$

hvor R(t) = den andel der er tilbageholdt i vommen til tiden t
k = hastighedskonstanten for passage ud af vommen (pr. time).

Antagelsen om 1. ordens kinetik kan være en forsimpling af forholdene, idet der ofte vil være en selektiv tilbageholdelse i vommen af nyligt optaget foder (Huhtanen et al., 1993), hvilket diskuteres i detaljer i kapitel 9.

Den effektive nedbrydning (EN) kan beregnes efter formel 4.12 (Ørskov & McDonald, 1979):

Formel 4.12

$EN = a + b(c/(c+k))$

Den effektive nedbrydningsgrad, som er en forudsigelse af den nedbrydning, der opnås under in vivo forhold, kan også beregnes ud fra summationsmetoden (formel 4.13), som angivet af Kristensen et al. (1982):

Formel 4.13

$$EN = N_0 + \sum_{i=0}^{n} [(N_{t_{i+1}} - N_{t_i}) * \frac{e^{-k t_i} + e^{-k t_{i+1}}}{2}]$$

hvor N_0 = opløselig andel (bestemmes ved vask)
N_{ti} = andel nedbrudt efter inkubation i tiden t_i
i = inkubationsnummer hvor n+1 angiver total antallet af intervaller og k og t er forklaret ovenfor.

Den beregnede nedbrydning er meget afhængig af det aktuelle valg af passagehastighed.

NIR

Ved NIR (nær infrarød reflektionsspektroskopi) belyses prøven med nær infrarød lys (bølgelængde 730-2500 nm), og de reflekterede spektre vil afhænge af prøvens karakteristika. Alle organiske bindinger har absorptionsbånd i det nærinfrarøde område, men det er især C-H, O-H og N-H bindinger, der dominerer NIR-spektre fra foder (Givens et al., 1997). Med de fleste nuværende instrumenter scannes der over et større bølgelængdeområde, og derefter kan de bølgelængder udvælges, som giver den bedste beskrivelse af de ønskede parametre. Spektrene giver i sig selv ingen direkte brugbare oplysninger, men behøver kalibrering til andre metoder eller direkte til in vivo data, normalt ved brug af multipel regression m.m.

Ved praktisk fodermiddelvurdering i Danmark anvendes NIR i dag til de fleste betydende grovfodermidler, og med hensyn til organisk stof fordøjelighed kalibreres der til

in vitro fordøjeligheder. Foruden bestemmelse af organisk stof fordøjelighed, anvendes NIR også til bestemmelse af den kemiske sammensætning. NIR-metodens anvendelse inden for fodermiddelvurdering må forventes at øges fremover, da metoden både er ressourcebillig (ved stort prøveantal) og ikke har miljømæssige negative effekter som de fleste konventionelle kemiske metoder, idet der ikke anvendes kemikalier. NIR-metodens svaghed er, at kalibreringerne typisk er baseret på historiske data i forhold til de aktuelle prøver, der analyseres.

4.5 Bestemmelse af biologisk tilgængelighed af protein

Proteins værdi til drøvtyggere blev tidligere angivet som fordøjeligt råprotein. I Danmark blev fordøjeligheden beregnet ud fra foderets kemiske indhold af råprotein samt antagelser om konstant sand fordøjelighed og et tab af endogent protein i gødningen, der er en konstant andel af fodertørstof, som vist i formel 4.14 (Thomsen, 1979). Denne beregnede fordøjelige råprotein anvendes stadig i proteinvurdering til ungdyr og i energivurderingen ved beregning af $FE_{kvæg.}$

Formel 4.14

Fordøjelighed $råprotein_{tilsyneladende}$ (%) = 93 – (300/(% råprotein i fodertørstof))

Det nyere AAT-PBV-proteinvurderingssystem til malkekøer (Madsen et al., 1995) og tilsvarende udenlandske systemer kræver viden om fodermidlernes proteinnedbrydningsgrad i vommen og fordøjeligheden af unedbrudt foderprotein i tyndtarmen.

Proteinnedbrydningsgrad i vommen

In vivo

Bestemmelse af proteinets nedbrydningsgrad in vivo er meget vanskeligt. For det første kræver det, at det protein, der kommer til tyndtarmen, kan fraktioneres i protein med oprindelse i henholdsvis foder, mikrober og endogent stof. Dernæst vil de værdier, der opnås, være et udtryk for rationens proteinnedbrydningsgrad, da mange fodermidler ikke kan fodres op selvstændigt. Yderligere må det forventes, at de opnåede resultater er meget afhængige af foderniveau og dermed passagehastighed gennem vommen. Disse vanskeligheder gør, at der kun findes få troværdige proteinnedbrydningsgrader målt in vivo.

In situ

In situ (nylonposemetoden), som beskrevet ovenfor, er den mest anvendte metode til bestemmelse af proteinets nedbrydningsgrad i vommen. Metodens muligheder og problemer er beskrevet i detaljer af Weisbjerg et al. (1990) og Hvelplund & Weisbjerg (2000). I Danmark foregår inkubationerne normalt i køer fodret på standardration, og poserne vaskes i vaskemaskine efter vominkubationerne. Prøver af grovfoder behandles derefter i en 'stomacher', for at frigøre tilhæftede bakterier fra foderresterne. Denne procedure skyldes, at mikrobiel N-forurening af poseresterne kan være betydelig, især for fiberrige, proteinfattige fodermidler. Som andre opløselighedsmetoder er nylonposemetoden baseret på en antagelse om, at det stof, der forsvinder fra posen, er nedbrudt. Denne antagelse kan være problematisk, og det er påvist, at en del af opløseligt protein, sågar frie aminosyrer, kan passere unedbrudt ned til tyndtarmen (Volden et al., 1998). Desuden tillader porerne i nylonposen, at små partikler kan forlade poserne, og tabet kan være betydeligt for visse, især stivelsesrige, fodermidler. I Danmark korrigeres de målte nedbrydningsgrader for partikeltab, som beskrevet af Weisbjerg et al. (1990). Et af de største problemer med nylonposemetoden er den meget dårlige reproducerbarhed mellem laboratorier (Madsen & Hvelplund, 1994). Dette betyder, at det er svært at sammenligne værdier opnået i forskellige laboratorier. På trods af de problemer, der er med metoden, er nylonposemeto-

den den mest anvendte metode verden over til måling af proteinnedbrydningsgraden i vommen.

In vitro metoder
Da nylonposemetoden kræver adgang til vomfistulerede dyr, har der været et stort ønske om mere generelt anvendelige laboratoriemetoder. Metoder med vomvæske har været brugt (Madsen & Hvelplund, 1985), men er problematiske på grund af tilvæksten af mikrobielt protein under nedbrydningen af proteinet og foderets øvrige bestanddele, når foderet inkuberes med vomvæske. Broderick (1987) har forsøgt at omgå dette ved at tilsætte væksthæmmende stoffer, der ikke påvirker den proteolytiske aktivitet. Disse in vitro systemer kan dog kun fungere i få timer (anbefales til højst 4 timers inkubation) og fortæller således kun noget om nedbrydningen af den lettest tilgængelige proteinfraktion i foderet.

På grund af ovennævnte problemer med systemer, der anvender vommikrober, er det meste arbejde med in vitro systemer udført med anvendelse af enzymer. Der er publiceret metoder, hvor der har været brugt en bred vifte af proteolytiske enzymer. I mange undersøgelser er der fundet en god sammenhæng til proteinnedbrydningsgraden fundet ved nylonposemetoden, når sammenligningerne er holdt inden for fodermiddeltype. På tværs af fodermidler har ingen af enzymmetoderne vist sig at være universelle, og de udgør derfor ikke et acceptabelt alternativ til nylonposemetoden (Weisbjerg et al., 1997; Hvelplund & Weisbjerg, 1998).

En simpel opløselighed i buffer har således vist sig at være lige så effektiv som enzymmetoder til at forudsige proteinnedbrydningsgraden inden for fodermiddeltype (Weisbjerg et al., 1997). Bufferopløselighed kan derfor anbefales som metode til kontrollering af råvarer. Det er dog kun for rapsprodukter, at der findes nyere regressionsligninger til prædiktion af proteinnedbrydningsgraden ud fra bufferopløselighed (Flye et al., 1998). Buffermetoden er beskrevet i detaljer af Madsen & Hvelplund (1985).

Fordøjelighed af unedbrudt protein i tarmen

In vivo
Bestemmelse af sand fordøjelighed i tyndtarmen af unedbrudt foderprotein kræver kendskab til både det protein, der kommer til tyndtarmen, og det der forlader tyndtarmen med hensyn til, om proteinet har oprindelse i foder-, mikrobielt eller endogent protein. Dette giver så store vanskeligheder, at der ikke findes sådanne data for almindelige fodermidler. Derimod findes der værdier fra forsøg, hvor unedbrudt foderprotein er infunderet i løben eller først i tyndtarmen (Hvelplund, 1985), blandt andet også på dyr på total infusion (Hvelplund et al., 1994), hvor sand tyndtarmsfordøjelighed er målt. Disse undersøgelser er dog kun gennemført på et meget begrænset antal fodermidler.

Den mobile nylonpose
Den mobile nylonpose muliggør måling af foderproteinets tilgængelighed i forskellige mave-tarmafsnit og total-tilgængeligheden. Princippet i metoden, som den udføres i Danmark (Hvelplund et al., 1992; Madsen et al., 1995), er, at en foderprøve udvejes i en lille nylonpose med porer (11x11 μm). Posen lukkes ved varmesvejsning, forinkuberes i vommen i 16 timer og derefter i pepsin-saltsyre i 2 timer for at efterligne passagen gennem løben. Derefter indføres poserne i tyndtarmen gennem en duodenum-fistel og kan så opsamles fra gødningen efter passage gennem tarmen. Efter vask kan kvælstofresten i posen måles, og forsvindingen er et udtryk for proteinets totalfordøjelighed.

Når man så kender proteinets totalfordøjelighed og den effektive proteinnedbrydningsgrad

i vommen, vil fordøjeligheden i tarmen udgøre den del af totalfordøjeligheden, der ikke skyldes nedbrydning i vommen. Fordøjeligheden i tarmen af vomunedbrudt foderprotein kan beregnes som vist i formel 4.15 (Hvelplund et al., 1992):

Formel 4.15

$$Fordøjelighed_{vomunedbrudt\text{-}protein} = [(1 - proteinnedbrydningsgrad) - (1 - totalfordøjelighed)] / (1 - proteinnedbrydningsgrad)$$

In vitro metoder

Der er udviklet forskellige in vitro enzymmetoder, hvor tarmfordøjeligheden eller totalfordøjeligheden måles som opløseligheden efter enzymbehandling. Metoderne er gennemgået af Hvelplund & Weisbjerg (1998). Der er dog ingen af metoderne, der har vist sig at være rimelige alternativer til den mobile pose.

Kemiske metoder

Proteinets opløselighed i sur detergent (AD, acid detergent) er brugt til beskrivelse af proteinets fordøjelighed (Sniffen et al., 1992). Metodens evne til at beskrive proteinets biologiske tilgængelighed synes dog i sammenligninger med målinger udført med den mobile nylonpose at være problematisk (Kusumanti et al., 1996).

4.6 Kemisk analysering/fraktionering i fremtidige systemer til fodermiddelvurdering

Som omtalt i indledningen, vil nye fodervurderingssystemer stille krav om en mere detaljeret kemisk fraktionering samt om oplysninger vedr. de enkelte fraktioners tilgængelighed. Den mere detaljerede fraktionering kunne f.eks. være aminosyreandel af råprotein, fedtsyreandel af råfedt samt en mere detaljeret kulhydratfraktionering, som vist i Figur 4.3. For de fleste fodermidler må det forventes, at tabelværdier for aminosyreandel af råprotein og fedtsyreandel af råfedt vil være tilfredsstillende til bestemmelse af aminosyre- og fedtsyreindhold, når tabelværdierne kombineres med en aktuel bestemmelse af henholdsvis råprotein og råfedt i det pågældende fodermiddel. Dette kræver dog, at der findes opdaterede, lokale tabeller. Med hensyn til de forskellige kulhydratfraktioner må det forventes, at det i de fleste tilfælde vil være nødvendigt med analysering pga. den betydelige indflydelse, som bl.a. udviklingstrin har på indholdet af de forskellige kulhydratfraktioner.

Som omtalt ovenfor, findes der metoder, der kan bruges til bestemmelse af hastighedskonstanter for fordøjelse, som f.eks. nylonposemetoden og gasproduktionsmetoden. Disse metoder er imidlertid for arbejds- og omkostningstunge til praktisk fodermiddelvurdering. Derfor vil der være behov for udvikling af mere praktisk anvendelige metoder til brug for analysering af fodermidler og næringsstoffraktioner i situationer, hvor variationen er for stor til, at der kan bruges tabelværdier.

Udviklingen inden for NIR og tilsvarende metoder giver imidlertid forhåbning om, at det i fremtiden kan blive økonomisk realistisk at analysere fodermidlerne detaljeret, også i det praktiske landbrug. Dette gælder både med hensyn til kemisk sammensætning samt tilgængelighed af de enkelte fraktioner for opnåelse af en mere præcis fodermiddelvurdering. Udviklingen inden for 'on line' analysering med NIR eller tilsvarende metoder, enten ved høst eller ved udtagning/-blanding af foder, giver yderligere mulighed for at reducere den betydelige usikkerhed,

der kan være ved prøveudtagning af grovfoder (Paul et al., 2000; Pedersen et al., 2000).

4.7 Referencer

Andersen, J.O. 1991. Fedtekstraktion. Fedt- og fedtsyreindhold i enkeltfodermidler målt ved 4 forskellige fedtekstraktionsmetoder. 786. Meddelelse, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Aufrere, J. & Michalet-Doreau, B. 1988. Comparison of methods for predicting digestibility af feeds. Anim. Feed Sci. Technol. 20, 203-218.

Boisen, S. & Bech-Andersen, S. 1987. Omregningsfaktor fra kvælstof til protein i foderstoffer. Meddelelse nr. 667, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Broderick, G.A. 1987. Determination of protein degradation rates using a rumen in vitro system containing inhibitors of microbial nitrogen metabolism. Brit. J. Nutr. 58, 463-475.

Cone, J.W. 1998. The development, use and application of the gas production technique at the DLO Institute for Animal Science and Health (ID-DLO), Lelystadt, The Netherlands. Occ. Publ. No. 22. Brit. Soc. Anim. Sci. 65-78.

De Boever, J.L., Cottyn, B.C., Buysse, F.X., Wainmann, F.W. & Vanacher, J.M. 1986. The use of an enzymatic technique to predict digestibility, metabolizable and net energy of compound feedstuffs for ruminants. Anim. Feed Sci. Technol. 14, 203-214.

Flatt, W.P. 1988. Feed evaluation systems: Historical background. In: Ørskov, E.R. (ed.). Feed Science, World Animal Science, B4, Elsevier Science Publishers B.V. 1-22.

Flye, J.C., Strudsholm, F. Kjeldsen, A.M. & Weisbjerg, M.R. 1998. Enkel laboratorieanalyse kan bestemme nedbrydningsgraden af protein i rapsprodukter til kvæg. LK-meddelelse, Landskontoret for Kvæg, Nr. 114, 22. juni 1998, 4 pp.

Givens, D.I., De Boever, J.L. & Deaville, E.R. 1997. The principles, practices and some future applications of near infrared spectroscopy for predicting the nutritive value of foods for animals and humans. Nutr. Res. Rev. 10, 83-114.

Givens, P.I., Everington, J.M. & Adamsen, A.H. 1990. The nutritive value of spring-grown herbage produced on farms througout England and Wales over 4 years. II. The prediction of apparent digestibility in vivo from various laboratory measurements. Anim. Feed Sci. Technol. 27, 173-184.

Hansen, B. 1989. Determination of nitrogen as elementary nitrogen, an alternative to Kjeldahl. Acta Agr. Scand. 39, 113-118.

Henneberg, W. & Stohmann, F. 1860. Beitrage zur begründung einer rationellen futterung der wiederkauer. Vol. 1. F.U. Schwetschtke und Sohn. M. Bruhn, Braunschweig. Cf. Flatt, 1988.

Huntington, J.A. & Givens, D.I. 1997a. Studies on in situ degradation of feeds in the rumen: 1. Effect of species, bag mobility and incubation sequence on dry matter disappearance. Anim. Feed Sci. Technol. 64, 227-241.

Huntington, J.A. & Givens, D.I. 1997b. Studies on in situ degradation of feeds in the rumen: 2. The effect of bag numbers incubated and post-incubation processing of residues. Anim. Feed Sci. Technol. 68, 115-129.

Huntington, J.A. & Givens, D.I. 1997c. Studies on in situ degradation of feeds in the rumen: 3. The effect of frezing forages before and after rumen incubation. Anim. Feed Sci. Technol. 68, 131-138.

Huhtanen, P., Jaakola, S., Kukkonen, U. and Nousianen, J. 1993. Influence of passage model in estimating ruminal protein degradability. J. Anim. Sci. 71, suppl. 1, 263.

Hvelplund, T. 1985. Digestibility of rumen microbial protein and undegraded dietary protein estimated in the small intestine of sheep and by in sacco procedure. Acta Agr. Scand. Suppl. 25, 132-144.

Hvelplund, T., DeB Hovell, F.D., Ørskov, E.R. & Kyle, D.J. 1994. True intestinal digestibility of protein estimated with sheep on intragastric infusion and with the mobile bag technique. Proc. Soc. Nutr. Physiol. 3, 64.

Hvelplund, T. & Weisbjerg, M.R. 1998. In vitro techniques to replace in vivo methods for estimating amino acid supply. Proceedings, Symposium: Deaville, E., Owen, E., Adesogan, A.T., Rymer, C., Huntington, J.A. & Lawrence, T.L.J. (eds.). In vitro Techniques for measuring nutrient supply to ruminants, University of Reading, 8-10 July 1997. Occ. Publ. Brit. Soc. Anim. Sci., No. 22, 131-144.

Hvelplund, T. & Weisbjerg, M.R. 2000. In situ techniques for the estimation of protein degradability and postrumen availability. In: Givens, D.I., Oven, E., Axford, R.F.E. & Omed, H.M. (eds). Forage evaluation in ruminant nutrition. CAB International, 233-258.

Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R. & Andersen, L.S., 1992. Estimation of the true digestibility of rumen undegraded protein in the small intestine of ruminants by the mobile bag technique. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 34-39.

Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R. & Søegaard, K. 1999. Use of in vitro digestibility methods to estimate in vivo digestibility of straws. Tanzania Society of Animal Production Conference, Arusha, Tanzania, 3-6 August 1999. TSAP proceedings 26, 70-78.

Israelsen, M., Rexen, B. & Thomsen, K.V. 1978. Cellulase insoluble fibre as a measure of unavailable organic matter in cattle compounds containing alkali-treated straw. Anim. Feed Sci. Technol. 3, 227-234.

Knudsen, K.E.B. 1997. Carbohydrate and lignin contents of plant materials used in animal feeding. Anim. Feed Sci. Technol. 67, 319-338.

Knudsen, K.E.B. & Li, B.W. 1991. Determination of oligosaccharides in protein-rich feedstuffs by gas-liquid chromatography. J. Agr. Food Chem. 39, 689-694.

Kristensen, E.S., Møller, P.D. & Hvelplund, T.
1982. Estimation of the effective protein degradability in the rumen of cows using the nylon bag technique combined with the outflow rate. Acta Agr. Scand. 32, 123-127.

Kusumanti, E., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1996. A comparison between protein disappearance from the mobile bag and acid detergent solubility of nitrogen as estimates of protein digestibility in ruminants. J. Anim. Feed Sci. 5, 337-345.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1985. Protein degradation in the rumen, A comparison between in vivo, nylon bag, in vitro and buffer measurements. Acta Agr. Scand., Suppl. 25, 103-124.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1994. Prediction of in situ protein degradability in the rumen. Results of a European ringtest. Livest. Prod. Sci. 39, 201-212.

Madsen, J., Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R., Bertilsson, J., Olsson, I., Spörndly, R.,Harstad, O.M., Volden, H., Tuori, M., Varvikko, T., Huhtanen, P. & Olafsson, B.L. 1995. The AAT/PBV protein evaluation system for ruminants. A revision. Norwegian J. Agr. Sci. Suppl. no. 19, 1-37.

Menke, K.H., Raab, L., Salewski, A., Steingass, H., Fritz, D. & Schneider, W. 1979. The estimation of digestible and metabolizable energy content of ruminant feedingstuffs from the gas production when they are incubated with rumen liquor. J. Agr. Sci., Camb. 93, 217-222.

Mehrez, A.Z. & Ørskov, E.R. 1977. A study of the artificial fibre bag technique for determining the digestibility of feeds in the rumen. J. Agr. Sci. Camb. 88, 645-650.

Møller, E., Andersen, P.E. & Witt, N. 1989. En sammenligning af in vitro opløselighed og in vivo fordøjelighed af organisk stof i grovfoder. 13. Beretning fra Fællesudvalget for Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, 23 pp.

Nørgaard Pedersen, E.J. 1962. Om aske- og sandbestemmelse i roetop. Tidsskrift for Planteavl, 65, 435-458.

Nørgaard Pedersen, E.J. 1966. Korrektion for tab af flygtige syrer ved tørstofbestemmelse i ensilage. Tidsskrift for Planteavl, 69, 425-427.

Nørgaard Pedersen, E.J. 1967. Alkohol i ensilage. Tidsskrift for Planteavl, 71, 355-358.

Nørgaard Pedersen, E.J. 1975. Bestemmelse af ensileringstab. Tidsskrift for Planteavl, 79, 561-608.

Paul, C., Rode, M. & Feuerstein, U. 2000. From laboratory to harvester; Forage analysis by NIRS diode array instrumentation. In: Søegaard, K., Ohlsson, C., Sehested, J., Hutchings, N.J. & Kristensen, T. (eds.). Grassland Farming. Balancing environmental and economic demands. Grassland Science in Europe, vol. 5, 216-218.

Pedersen, C., Nørgaard, P & Thøgersen, R. 2000. Variation in nutritive value of different types of silage at farm level. In: Søegaard, K., Ohlsson, C., Sehested, J., Hutchings, N.J. & Kristensen, T. (eds.). Grassland Farming. Balancing environmental and economic demands. Grassland Science in Europe, vol. 5, 216-218.

Petterson, D.S., Harris, D.J., Rayner, C.J., Blakeney, A.B. & Choct, M. 1999. Methods for the analysis of premium livestock grains. Aust. J. Agr. Res. 50, 775-87.

Plantedirektoratet, 1994. Vedrørende ændring af energivurderingssystemet til bestemmelse af energiindholdet (FE) i foderblandinger til drøvtyggere og heste. Meddelelse FO-8a/94, Plantedirektoratet, 2 pp.

Russel, J.B., O'Connor, J.D., Fox, D.G., Van Soest, P.J. & Sniffen, C.J. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: I. Ruminal fermentation. J. Anim. Sci. 70, 3551-3561.

Sniffen, C.J., O'Connor, J.D., Van Soest, P.J., Fox, D.G. & Russell, J.B. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. J. Anim. Sci. 70, 3562-3577.

Sukhija, P.S. & Palmquist, D.L. 1988. Rapid method for determination of total fatty acid content and composition of feedstuffs and feces. J. Agr. Food Chem. 36, 1202-1206.

Søegaard, K., Knudsen, K.E.B., Weisbjerg, M.R., Thøgersen, R. & Nielsen, K.A. 2003. Sukker i græs. Indhold og analysemetoder. Manuskript.

Søegaard, K., Weisbjerg, M.R., Thøgersen, R. & Mikkelsen, M. 2001. Laboratoriemetoder til bestemmelse af fordøjelighed i grovfoder til kvæg med særlig vægt på stivelsesholdige helsædsafgrøder. DJF Rapport nr. 34, Husdyrbrug, 28 pp.

Thomsen, K.V. 1979. Angivelse og beregning af fordøjeligt råprotein til kvæg og får. 269. Meddelelse, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Tilley, J.M.A. & Terry, R.A. 1963. A two-stage method for the in vitro digestion of forage crops. J. Brit. Grassl. Soc. 18, 104-111.

Van Soest, P.J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Second edition, Cornell University Press, Ithaca and London, 476 pp.

Volden, H., Velle, O.M., Sjaastad, A. Aulie & Ø.V. Sjaastad. 1998. Apparent ruminal degradation and rumen escape of lysine, methionine, and threonine adminestered intraruminally in mixtures to high-yielding cows. J. Anim. Sci. 76, 1232-1240.

Weisbjerg, M.R., Bhargava, P.K., Hvelplund, T. & Madsen, J., 1990. Anvendelse af nedbrydningsprofiler i fodermiddelvurderingen. 679. Beretning, Statens Husdyrbrugsforsøg, 33 pp.

Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1993. Bestemmelse af nettoenergiindhold (FE_K) i råvarer og kraftfoderblandinger. Forskningsrapport nr. 3, Statens Husdyrbrugsforsøg, 39 pp.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Antoniewicz, A. 1997. Laboratory methods for estimation of rumen protein degradation in compounded feedstuffs and straights using protease (Streptomyces griseus), pancreatin and ficin. Proceedings, International Seminar on 'In vitro and in vivo methods in experiments on digestion processes and feed evaluation'. Antoniewicz, A. & Sokol, K. (eds.). Balice, Cracow, Poland, 3-4 oct. 1996, 36-39.

Weisbjerg, M.R., Witt, N. & Hvelplund, T. 1992. Estimering af fordøjeligheden af organisk stof i kraftfoder ved brug af in vitro metoder med vomvæske. 823. Meddelelse, Statens Husdyrbrugsforsøg, 6 pp.

Weiss, W.P. 1994. Estimation of digestibility of forages by laboratory methods. In: Fahey, G.C. (ed.). Forage quality, evaluation, and utilization. Proceedings, National Conference on Forage Quality, Evaluation, and Utilization, University of Nebraska, Lincoln, 13-15 April 1994, 644-681.

Ørskov, E.R. & McDonald, I. 1979. The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage. J. Agr. Sci., Camb. 92, 499-503.

Antinutrielle faktorer og uønskede stoffer i fodermidler samt giftige planter

5

af Peder Nørgaard [1] og Torben Hvelplund [2]

[1] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi, Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering, DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

5.1 Indledning

Antinutrielle faktorer og uønskede stoffer er egenskaber ved foderet, som i det praktiske husdyrhold kan påvirke foderoptagelse, forskellige dele af dyrenes næringsstofomsætning og bevirke uønskede biologiske eller økonomiske påvirkninger af husdyrproduktionen og de animalske produkters kvalitet (mod. e. Cheeke & Shulls, 1985). Faktorer, som kan forårsage nedsat vækst, mælkeydelse, reproduktion og fodereffektivitet og/eller påvirke dyrenes sundhed, betegnes som antinutrielle faktorer (ANF) (mod. efter de Lange et al., 2000). ANF omfatter egenskaber ved foderet, som har en negativ påvirkning af foderets smag, næringsstoffernes tilgængelighed, dyrenes næringsstofforsyning og den intermediære næringsstofomsætning. ANF spænder fra stoffer i stærkt giftige planter til stoffer, der bevirker nedsat udnyttelse af kornarternes og oliekagernes naturlige indhold af fosfat.

Betegnelsen uønskede stoffer (US) i fodermidler omfatter stoffer, der enten har en specifik virkning på dyrene eller stoffer, som har en negativ virkning på de animalske produkters værdi til humant konsum eller på deres egenskaber til forarbejdning. US forekommer typisk i lave koncentrationer set i forhold til foderets øvrige indhold af næringsstoffer som proteiner, fedt og mineraler. De offentligt (foderstoflovgivningen) tilladte maksimale indhold af uorganiske og organiske US i handelsfodermidler varierer mellem milliardtedele og tusindedele af tørstoffet, lavest for svampetoksiner og højest for cyanogene stoffer. Til sammenligning kan nævnes, at den laveste norm for et essentielt næringsstof som selen i foderrationer til drøvtyggere er mellem 0,1 til 1 milliontedel af fodertørstoffet. Et indhold af svampetoksinet aflatoksin på 0,1 milliontedel i 4 kg oliekager udfodret til en malkeko kan forårsage en toksinforurening af dens mælk på 20 gange det maksimalt tilladelige. Det tilladelige indhold af potentielle giftstoffer i foder og mælk bestemmes i mange tilfælde af det laveste indhold, der med sikkerhed kan måles analytisk i laboratoriet, idet målsætningen for forekomst af cancerogene svampetoksiner, dioxiner og pesticidrester er nul. Da analyser for forekomst af mulige US i foderet vil være teknisk vanskelig og økonomisk urealistisk (10.000-100.000 kr. i alt pr. fodermiddel) at gennemføre i større omfang, er der behov for kendskab til de enkelte fodermidlers karakteristiske indhold af US og til de typiske årsager til forureninger for dermed at kunne forebygge forekomst i køernes foder og i de animalske produkter via fravalg af fodermidler med potentielle US. Formålet med dette kapitel er at beskrive forskellige typisk forekomne typer af US, deres forekomst i fodermidler samt deres påvirkning på drøvtyggernes foderoptagelse, næringsstofforsyning, næringsstofudnyttelse, sundhed, reproduktion, vækst og mælkeydelse samt på de animalske produkters kvalitet.

5.2 Definitioner

I resten af kapitlet anvendes følgende definitioner.

Anvendte definitioner (se Tabel 5.1)	
ANF	**A**nti**n**utrielle **f**aktorer ved foderet
FSF	**F**oder**s**tof**f**orureninger
NNV	**N**edsat **n**æringsstof**v**ærdi
NAPK	**N**egativ virkning på de **a**nimalske **p**rodukters **k**valitet til forarbejdning og humant konsum
SPM	**S**ekundære **p**lante**m**etabolitter
PV	**P**atologisk **v**irkning og nedsat produktionsevne
US	**U**ønskede **s**toffer

ANF og US i fodermidler er typisk enten naturlige sekundære plantemetabolitter (SPM) eller foderstofforureninger (FSF) (Cheeke & Palo, 1995). FSF omfatter kontaminering af foderet med giftige frø og planter, uønskede kemiske stoffer, mikroorganismer samt mikrobielle sporer (se Tabel 5.1). SPM er en forskelligartet gruppe af molekyler og stoffer, som er en del af planternes tilpasning til deres miljø, men ikke en del af deres primære biokemiske cellevækst- og reproduktionsprocesser. SPM omfatter en række forskellige kemiske stofgrupper som alkaloider, cyanogene glykosider, terpentiner, fenoliske strukturer, organiske syrer samt proteiner og NPN-stoffer. Reed et al. (2000) opdeler virkningen af SPM i dels en toksisk virkning af lave koncentrationer af specifikke SPM (<2 % af plantetørstoffet) og dels en nedsat smagelighed og fordøjelighed induceret af høje koncentrationer (>2 % af plantetørstoffet), hvilket medfører en nedsat optagelse af næringsstoffer og/eller en nedsat værdi af foderets næringsstoffer (NNV).

Foderets indhold af SPM eller høje koncentrationer af FSF kan medføre beskadigelse af fordøjelseskanalen og de indre organer og dermed nedsætte deres funktionsevne, fremkalde patologiske tilstande eller være dødelig. Kroniske beskadigelser forårsaget af ANF og US betegnes i dette kapitel som en patologisk virkning (PV). Når kvæg græsser den giftige ukrudtsplante engbrandbæger har den en PV, da engbrandbæger indeholder pyrrolizidine alkaloider, som kan være dødelige i stor mængde. Negativ virkning på de animalske produkters kvalitet til forarbejdning og konsum kan f.eks. være forårsaget af fodring af lakterende køer med delvis fordærvet ensilage, der indeholder listeriaforureninger samt anaerobe Clostridium sporer. Disse typer af FSF behøver ikke nødvendigvis at medføre en synlig nedgang i køernes mælkeproduktion eller andre symptomer, men der kan være risiko for, at mælken bliver forurenet med listeriabakterier eller med anaerobe sporer, der henholdsvis nedsætter mælkens hygiejniske værdi til humant konsum samt nedsætter mælkens anvendelighed til osteproduktion. Disse former for negativ påvirkning af de animalske produkters hygiejniske værdi til humant konsum og til forarbejdning betegnes i dette kapitel som NAPK.

Tabel 5.1 *Eksempler på opdeling af uønskede stoffer (US) i sekundære plantemetabolitter (SPM) og foderstofforureninger (FSF). SPM og FSF kan være antinutrielle faktorer (ANF) og medføre nedsat næringsstofværdi (NNV), patologiske virkninger på dyret (PV) eller have en negativ virkning på de animalske produkters kvalitet (NAPK)*

Type af virkning		**US**	
		Sekundære plantemetabolitter (**SPM**)	Foderstofforureninger (**FSF**)
Antinutrielle faktorer **ANF**	**N**edsat **N**æringsstof-**V**ærdi **NNV**	Alkaloider Protease inhibitorer Kondenserede tanniner Glukosinater Fytinsyrebundet fosfat Lectiner Oxalsyre	Giftige ukrudtsplanter (ricinfrø, sennepsfrø) Foder stærkt forurenet med svampetoksiner
	Patologisk **v**irkning og nedsat produktions-evne **PV**	Alkaloider Gossypol Lectiner Fytoøstrogener Saponiner Glukosinolater Nitrat Hydrolyserbare tanniner	Giftige ukrudtsplanter Tungmetaller Listeriabakterier Svampetoksiner Svampesporer Nitrat Nitrosaminer
Negativ virkning på de **a**nimalske **p**rodukters **k**valitet til forarbejdning og humant konsum **NAPK**		Alkaloider ? Glukosinolater Betakarotin	Anaerobe sporer Listeriabakterier Tungmetaller Svampetoksiner Radioaktive isotoper Klorerede kulbrinter Nitrat ? (via nitrit)

Forekomsten af SPM eller FSF i foderet kan medføre, at et fodermiddel eller en fødeniche (græsningsareal) kan være totalt uegnet til alle drøvtyggende husdyr eller til specifikke drøvtyggende dyregrupper på grund af dets PV eller NAPK. Som et andet eksempel herpå kan nævnes bomuldsfrøprodukter, som indeholder giftstoffet gossypol, og de er tillige ofte forurenet med svampetoksinet aflatoksin. Gossypol tåles kun af husdyr med fuldt udviklet drøvtyggerfunktion, dvs. at bomuldsfrøprodukterne er uegnede til kalve pga. gossypolens PV på specielt kalve. Aflatoksinet er cancerogent og kan overføres til mælken, hvorfor visse partier bomuldsfrøprodukter også kan være uegnede til lakterende køer pga. deres NAPK.

Kompleksiteten i de omtalte effekter kan uddybes ved at betragte forekomsten af anerobe Clostridium sporer i ensilage til lakterende malkekøer. Sporerne er en FSF med en NAPK, men kan ikke betegnes som en ANF. Et andet eksempel som stærkt aflatoksin forurenede bomuldsfrøkager kan have en negativ virkning på næringsstoffordøjelsen og kan medføre kroniske patogene beskadigelser på forskellige organer og medføre en

cancerogen forurening af mælken med aflatoksin M_1. Aflatoksinet kan således betegnes både som FSF, US og ANF med såvel NNV, PV og NAPK.

Store mængder fint formalet stivelse eller sukker kan medføre en PV i form af syre- og toksinbelastning af vom og lever (kraftfoderforgiftning), men dette aspekt er ikke videre omtalt i dette kapitel (se kapitel 12, bind 2). β-karotiner i frisk græs og græsensilage kan ud over at sikre en god vitaminforsyning også medføre en uønsket gulfarvning af talget på slagtekroppene, dvs. en NAPK.

I afsnit 5.3 og 5.4 beskrives forskellige forekomne SPM og FSF i fodermidler, i afsnit 5.5, 5.6 og 5.7 beskrives NNV, PV samt NAPK af forskellige US, og i afsnit 5.8 omtales metoder til eliminering af forskellige typer af US herunder offentlige foranstaltninger.

5.3 Sekundære plantemetabolitter (SPM) i foderplanter

Mange foderplanter og deres frø indeholder små mængder af forskellige SPM, som ofte forekommer i så små koncentrationer, at de bidrager ganske lidt til drøvtyggernes energi- og næringsstofforsyning. Selvom indholdet af SPM er lavt, kan det have en antinutriel påvirkning på både næringsstofferne i det fodermiddel, de findes i, og på de øvrige næringsstoffer i den samlede foderration.

Forekomsten af SPM med antinutriel virkning i de almindeligvis anvendte græsarter er ubetydelig set i forhold til den antinutrielle virkning som følge af SPM i mange bælgplanters og korsblomstrede planters stængler, blade og frø. Enkelte foderplantearter indeholder høje koncentrationer af nogle ANF (se Tabel 5.2 og 5.3). Rødkløver har eksempelvis et højt indhold af fytoøstrogener og saponiner. Sojabønner har et højt indhold af antitrypsin (se Tabel 5.3). SPM-forekomst i planter kan henføres til, at SPM ofte udgør en del af planternes forsvar imod insekt- og svampeangreb, men kan også være en beskyttelse af planten mod at blive fortæret af dyr.

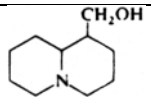
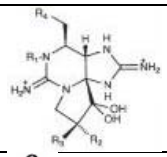
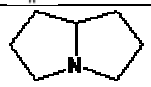
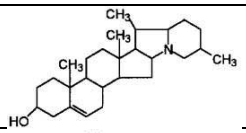
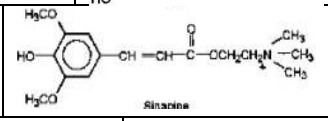
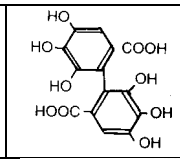
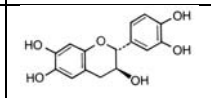
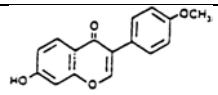
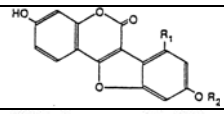
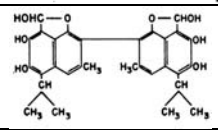
SPM kan opdeles i forskellige hovedgrupper ud fra deres kemiske struktur. Disse hovedgrupper er alkaloider, cholinestre, fenoliske polymere, terpentiner, glykosider, organiske syrer, protein- samt NPN-stoffer (se Tabel 5.2 og 5.3).

Alkaloider

Alkaloider er ofte basiske kemiske strukturer bestående af heteroaromatiske kvælstofholdige molekyler med en bitter smag (se Tabel 5.2). Alkaloiderne kan ud fra deres kemiske struktur opdeles i mange klasser med forskellige strukturer inden for hver klasse. De enkelte alkaloider i foderplanter forekommer typisk i små koncentrationer på mindre end 0,1 mg/kg tørstof, men i den giftige plante skarntyde findes ca. 20 g piperidin/kg tørstof, ligesom vårbrandbæger og engbrandbæger indeholder ca. 2-3 g pyrrolizidin pr. kg tørstof (Thorsen, 1996).

Alkaloiderne er sandsynligvis en del af planternes forsvarssystem mod mikrobielle infektioner og insektangreb. Koffein, efedrin, nikotin, kokain, morfin, stryknin (rottegift) og ricinin er velkendte eksempler på alkaloider, ligesom meldrøjernes svampetoksin og pyrrolizidin i vårbrandbæger, engbrandbæger og sort natskygge er alkaloide stoffer (se Tabel 5.2).

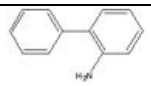
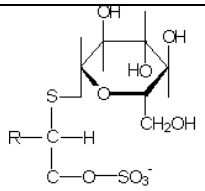
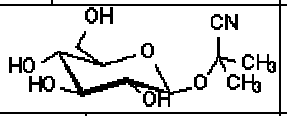
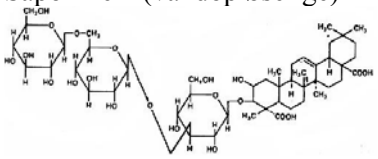
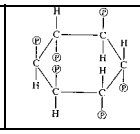
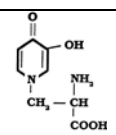
Tabel 5.2 *Kemisk struktur af nogle naturligt forekomne SPM: Alkaloider, cholinestre, fenoliske polymere samt terpentiner i foderplanter og giftige planter*

Hovedgruppe	Stof		Forekomst	Relativt indhold
Alkaloider	Lupanin[c,d]		Ældre lupinsorter Nye søde lupinsorter	+++ [e] +
	Anagyrin		Vilde lupinsorter	+++
	Piperidin		Skarntyde (giftig plante)	+++++
	Pyrrolizidine		Brandbæger (giftige planter)	+++++
	Solanin		Grønne kartofler Sort natskygge (ukrudtsplante)	++ +++
Cholinestre	Sinapin		Korsblomstrede planter - Ældre sorter - Nyere sorter: 0-0	 +++ +
Fenoliske polymere med høj molvægt (500-3000 g)	Hydrolyserbare tanniner (HT)[a] - difenolsyre		Blade på træer Forekommer ikke i græs	
	Kondenserede tanniner (CT)[a]: - Catechin		Hestebønner (CT) Ærter specielt skaller Rapsfrø[b]	+++ + +
	Lignin		Stængler og frø	Varierende
	<u>Fytoøstrogener</u> Formononetin		Rødkløver Hvidkløver Bælgplantefrø	+++ + +
	Coumenstaner		Lucerne	++
Terpentiner	Gossypol		Bomuldsfrø[d]	++++

Relativt indhold af enkelte SPM i forskellige fodermidler: +, ++, +++, ++++ lavt, moderat, højt, ekstremt højt

a) Kumar & D'Mello (1995)
b) Waghorn et al. (2002)
c) Ewing (1997)
d) Cheeke (1998)
e) Stensig et al. (1993).

Tabel 5.3 *Kemisk struktur af nogle naturligt forekomne SPM: Glykosider, proteiner og NPN-stoffer og organiske syrer i foderplanter*

Hovedgruppe	Stof		Forekomst	Relativ
Glykosider	Allyliso-tiocyanat		Nedbrydningsprodukt fra glukosinolater[e]	
	Glukosinolater[a]		<u>Korsblomstrede planter</u>: Frø fra gamle rapssorter Frø fra nye rapssorter 0-0 Kålroer	 +++ + ++
	Cyanider: Linamarin		Hørfrø,[f] Friske cassavarødder Hvidkløver	
	Sinigrin→ Isotiocyana-ter(sennepsolier)[c]	C_3H_5-NCS	Sennepsfrøprodukter (korsblomstret)	+++
	Saponiner[b] (vandopløselige) 		Lucerne, kløver Sojaprodukter Blå lupiner Frøprodukter fra guarplanten Ærter	+++ +++ +[f] + ++
	α-galaktosider[f]		Sojaprodukter Lupiner	++ +++
	Galaktomannaner		Tropiske bælgplantefrø: guarfrø	+++
Organiske syrer	Metal bindere	Oxalsyre	Roetop	++
		Fytinsyre 	Kornarter Oliekager og -skrå	++
	Umættede fedtsyrer	Ricinsyre: C18:1 + OH	Giftige ricinus frø	++++
		Erucasyre: C22:1[a]	Frø fra gamle rapssorter Frø fra nye rapssorter 0:0 Gul og hvid lupin	+++ (+) +[g]
Enzymer, proteiner og NPN-forbindelser stoffer	Allergene proteiner		Sojabønneprodukter	+
	Antitrypsin		Sojabønneprodukter Hørfrø	+++
	Lectiner[h]	Ricin, abrin, rubinin[d]	Giftige ricinus (bælgplante) frø	+++++
			Lupiner Ærter Sojabønner	++ + +
	Linase		Hørfrø[f]	
	Myosinase[e]		Korsblomstrede planter	
	Proteaseinhibitorer		Hestebønner, ærter Lupinfrø	++ +
	Mimosin[b]		Leuceina	+++
	Nitrat: NO_3^-		Kraftigt N-gødet forårsgræs[i]	+++

a) Cheeke (1998); b) Kmar & D'Mello (1995); c) Ewing (1997); d) Olsnes et al. (1974); e) Stensig (1993);
f) van Kempen & Jansman (1995); g) Petterson & Mackintosh (1994); h) Shull & Cheeke (1983); i) Waghorn et al. (2002).

I de dyrkede blå lupinsorter findes lupanin, 12-hydroxylupanin, angustifolin, og α-isolupanin samt en række andre alkaloider i mindre mængder. Det samlede alkaloidindhold varierer fra 0,1-4 % i bitre sorter, til mindre end 0,1 % af tørstoffet i de nye søde lupinsorter (van Kempen & Jansman, 1994). Lupanin findes hovedsagelig i hvide lupinsorter, og i gule sorter findes angustifolin, og alfa isolupanin. Vilde lupinsorter kan indeholde det meget giftige anagyrin, som kan have en patologisk påvirkning på fostrenes skeletudvikling (Cheeke & Shull, 1985).

Fenoliske polymere

Fenoliske polymere er betegnelsen for en række forskellige aromatiske bestanddele som lignin, tanniner og fytoøstrogener, hvori der indgår forskellige former for aromatiske fenolstrukturer (se Tabel 5.2). Lignin er en naturlig bestanddel af alle foderplanter. Indholdet i planten stiger med stigende højde og udviklingstrin. Halm har et højt indhold på 5-7 % af tørstoffet, i modsætning til ungt græs og majskerner, der har et lavt indhold på under 2 % af tørstoffet. I de strukturelle kulhydrater (NDF) udgør ligninen "cementen" , der binder de lange cellulosefibre og hemicellulosestrukturer sammen til hårde strå og skaller. Disse hårde strukturer er vanskelige at nedbryde til små partikler under tygningen. Lignin betragtes normalt som en ufordøjelig bestanddel af foderet.

Tanniner er en anden type af aromatiske og fenoliske polymere med en eller flere OH-grupper (se Tabel 5.2). Tanninerne er opbygget af komplekse aromatiske polymere, der kan udgøre op til 1 % af tørstoffet (D'Mello, 1995). Tanninerne adskiller sig blandt andet fra lignin ved, at de kan være relativt opløselige, og at de kan binde sig til proteiner. Tanninerne kan opdeles i hydrolyserebare tanniner (HT) og i kondenserede tanniner (CT). Kvæg og får er mere følsomme over for CT end geder og giraffer, hvis spyt indeholder muccoproteiner, som kan eliminere virkningen af CT. Akacieblade indeholder CT, som kan medføre nedsat vomfunktion, uldvækst og tilvækst hos får. CT tillægges en forebyggende virkning over for trommesyre hos kvæg via binding af proteiner opløst i vomvæsken, endvidere har disse tanniner en reducerende effekt på dyrs parasitbelastning (D'Mello, 1995). Tanniner kan tillige nedsætte fordøjeligheden af NDF (Waghorn, 2000). HT kan i høje koncentrationer være toksiske og bl.a. medføre risiko for urinsten hos væddere. Den toksiske virkning kan være vanskelig at forudsige pga. af vekselvirkninger mellem tannintypen og de forskellige drøvtyggende arter og deres tilvænning til tanniner (Cherney, 2000). Tanniner har været afprøvet som en mulig kilde til beskyttelse af protein mod nedbrydning i vommen og har vist positiv effekt. Proteinnedbrydningen i bælgplanteensilage synes således at være negativt relateret til tanninindholdet (Reed et al., 2000).

Fytoøstrogener er betegnelsen for en gruppe let opløselige aromatiske kemiske stoffer, der kan have en østrogenlignede virkning på drøvtyggerne. Fytoøstrogenerne har en forholdsvis lav molvægt sammenlignet med lignin og tanniner på trods af deres forholdsvis ens kemiske grundstruktur (se Tabel 5.2), og der indgår ofte glykosidbindinger i fytoøstrogener (van Soest, 1982). Fytoøstrogenerne kan kemisk opdeles i mindst 3 hovedgrupper: Flavoner, isoflavoner og coumentstaner. Coumentstaner er dominerende i lucerneafgrøder, hvor de udgør 0,005-0,03 ‰, hvorimod isoflavoner er dominerende i rødkløver, hvor de kan udgøre 5-30 ‰ af tørstoffet. Fytoøstrogenindholdet i planterne kan 10-dobles under tørke- og næringsstofstress (Seested et al., 2000). Formononetiner (isoflavonid) nedbrydes tilsyneladende ikke ved ensilering, hvorimod deres aktivitet synes stærkt nedsat, når rødkløver tørres til hø (Reed et al., 2000).

Terpentiner

Pigmentet i bomuldsplantens frø indeholder gossypol, som kemisk tilhører gruppen af aromatiske terpentiner, og det forekommer enten i en fri eller i en bundet form. Den fri form af gossypol er stærkt toksisk og kan medføre beskadigelser af en række organer (D'Mello, 1995). Endvidere kan den frie form forårsage øget sædanormalitet og nedsætte sædproduktionen hos tyre. I vommen kan der ske en kompleksbinding af frit gossypol med proteinstoffer til den bundne form af gossypol. Dette stof kan absorberes og blive nedbrudt af specifikke leverenzymer hos dyr med udviklet drøvtyggerfunktion. Bomuldsfrøprodukter kan derfor anvendes til dyr med fuldt udviklet drøvtyggerfunktion.

Glykosider

Glykosiderne omfatter glukosinolater, cyanogene cyanater, isotiocyanater og saponiner. De korsblomstrede planter som raps og kålroer er kendt for deres indhold af glukosinolater. Hørfrø, friske cassavarødder og hvidkløver indeholder cyanogene cyanater som eksempelvis linamarin (se Tabel 5.3).

Foderværdien af frø, blade og stængler fra korsblomstrede planter begrænses af deres forholdsvis høje indhold af glukosinolater (1-5 ‰ af tørstoffet). Glukosinolater har en forholdsvis lav molekylvægt, er surt virkende, er letopløselige i vandige faser og har en høj fordøjelighed på op imod 100 % (van Kempen & Jansman, 1994). Basisstrukturen omfatter et glukosemolekyle og en svovlgruppe koblet til enten en alkenyl (alkenelglukosinolat) eller indolylgruppe (indolylglukosinolat) (se Tabel 5.3). De hyppigst forekomne glukosinolater i rapsprodukter er: glukonapin, glukobrassicanapin, progoitrin, napoleiferin, glukobrassicin og 4-hydroxyglukobrassicin (Emanuelsen, 1994).

Ved tygning nedbrydes plantestrukturerne, hvorved naturligt forekomne β-glukosidaser som linase og myosinase eller mikrobielle β-glukosidaser i vommen får mulighed for at spalte de cyanogene stoffer til sukker plus aglykon (nitril) eller til andre stofgrupper. Cyanogene stoffer kan afhængigt af pH, temperatur og aktivitet af forskellige metalliske ioner nedbrydes til toksiske metabolitter, som eksempelvis aldehyder, ketonstoffer, blåsyre (HCN), isotiocyanater, nitriler og goitrin. Nitriler er kvælstofholdige CN-forbindelser, og goitrin dannes ved hydrolyse af glukosinolatet progoitrin (Emanuelsen, 1994). Den absorberede blåsyre afgiftes hurtigt i leveren til tiocyanat (SCN^-) ved brug af den svovlholdige aminosyre metionin (Kumar & Mello, 1995). Cyanopropaner og cyanobenzener er eksempler på nitriler, der normalt ikke omdannes til blåsyre. Afgiftningen af de cyanogene stoffer i foder til drøvtyggende dyr vil typisk foregå via den mikrobielle foderomsætning i vommen. Tørring af blade, rødder og stængler inden fodring kan reducere den toksiske virkning af indholdet af cyanogener.

De typiske saponiner i bælgplanterne kløver, lucerne, sojabønner og lupiner kan kemisk opdeles i 2 grupper: steroidale og triterpenoide saponiner. Saponiner er overfladeaktive stoffer med typisk mindst en hydrofil og en lipofil stofgruppe, der tilsammen gør saponiner meget overfladeaktive og let bevirker skumdannelse i f.eks. vomvæsken. Den lipofile stofgruppe er typisk enten et C27 steriod eller et C30 tripenoid, der kemisk er forbundet til et sukkermolekyle via en glykosidbinding (se Tabel 5.3). Saponinerne findes i særligt høje koncentrationer i palmeliljeplanten, der anvendes til udvinding af saponiner (D'Mello, 1995).

I en række bælgplantefrø, som eksempelvis lupinfrø og sojabønner, findes en særlig type

let fordøjelige polysakkarider: α-galaktosider, der er opbygget af forskellige sukre bundet sammen via α- og β-bindinger (D'Mello, 1995). Bakterier i tyndtarmen hos kalve kan hydrolysere galaktosid-bindingerne og forgære de hydrolyserede sukre til kuldioxid, fri brint og metan og medføre tarmgas (flatulens) (van Kempen & Jansman, 1994), hvorimod galaktosider normalt vil blive forgæret i vommen hos dyr med fuldt udviklet vomfunktion.

Organiske syrer

Fytinsyre og oxalsyre er eksempler på metalbindende syrer, der kan kompleksbinde Ca^{2++}, Zn^{2+} og Fe^{2+} og dermed nedsætte absorptionen i tyndtarmen. Oxalsyren kan tillige blive absorberet og binde Ca^{2+} i blodet. Fytinsyren binder omkring halvdelen af fosfatindholdet i frø og oliekageprodukter. Hovedparten af fytinsyren og oxalsyren nedbrydes normalt, ligesom det er tilfældet for foderprotein i vommen, men nedbrydning af foderproteinet kan foderteknologisk nedsættes betydeligt (se kapitel 20), hvorfor det må formodes også at gælde for fytinsyren. Fytinsyrebundet fosfat er ufordøjeligt i tyndtarmen (de Lange et al., 2000). Planternes indhold af umættede fedtsyrer betragtes normalt som vigtige næringsstoffer, men f.eks. erucasyren i rapsprodukter er toksisk i større mængde, og den findes specielt i rapsfrøprodukter fra ældre rapssorter samt i mindre mængde i dobbeltlave sorter (Cheeke, 1998). Ricinsyre i ricinfrø er meget tarmirriterende og kan medføre kraftig diarre**.**

Enzymer, proteiner og NPN-forbindelser

Bælgplantefrø og -blade indeholder ofte proteaseinhibitorer, lectiner, protein- og NPN-bestanddele, som kan medføre en direkte eller indirekte NNV eller give en PV (D'Mello, 1995). Visse proteinstoffer i sojabønneprodukter kan have en allergisk virkning på tyndtarmscellerne og/eller kroppens celler. Proteaseinhibitorer forekommer i lupinfrø, lectiner i sojafrø, aminosyren mimosin i leucaenablade og nitrat i kraftigt gødet forårsgræs samt i visse tropiske græsser. Derudover findes der en række enzymer som eksempelvis linase og myosinase i henholdsvis frø og blade fra korsblomstrede planter og i hørfrø. Disse enzymer kan spalte glukosinolater og andre cyanogene stoffer i frø, blade, stængler og rødder, hvis plantecellestrukturerne brydes i kombination med iblødsætning inden udfodring (se tidligere omtale og Tabel 5.3).

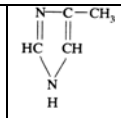
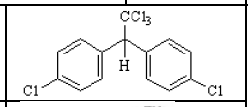
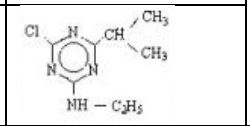
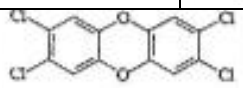
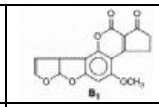
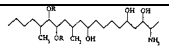
Lectinerne er glykoproteiner, som er i stand til at beskadige tyndtarmsoverfladen. Lectinerne ricin, abrin og rubinin i frø fra den giftige ricinus plante har en kraftig patologisk virkning, der kan medføre diarre hos kalve (se Tabel 5.7). Lectinerne er delvis resistente over for fordøjelsesenzymerne i tyndtarmen, og lectiner er fundet i fæces fra enmavede dyr (D'Mello, 1995).

Allergene proteiner er makromolekylært protein eller glykoproteiner, som kan inducere en immun reaktion, når de passerer gennem tarmkanalen. De allergene proteiner findes i bl.a. sojaprodukter og kan delvis elimineres ved toastning eller fjernes ved ekstraktion med etanol og vand (de Lange et al., 2000). Mælkefodrede kalve er følsomme over for allergener.

5.4 Foderstofforureninger (FSF)

Drøvtyggernes foder kan være forurenet med ukrudtsplanter, patogene mikroorganismer, mikrobielle toksiner, mikrobielle sporer, giftige NPN-forbindelser, giftige mineraler, radioaktive isotoper eller nedbrydningsprodukter fra nedbrydning af foderets næringsstoffer under dårlige lagringsbetingelser (se Tabel 5.4).

***Tabel 5.4** Eksempler på forekomst af forskellige foderstofforureninger (FSF)*

Forurening	Beskrivelse	Eksempler	Forekomst
Mineraler[a]	Halogener[i]	F	Forurenet jord
	Ikke metaller	As, Se	Forurenet jord, lav jord pH
	Metaller	Al	
	Tungmetaller[i]	Cd	Solsikkefrø
		Cd, Pb, Hg, Cr	Forurenet jord, støv, regnvand
	Radioaktive isotoper [b,i]	^{137}Cs ($T_{½}$=30 år) ^{90}Sr ($T_{½}$=29 dage) ^{131}I ($T_{½}$=8 dage)	Atomkraftværksulykker Nukleare sprængninger
NPN	Kvælstofoxider	Nitrat Nitrit	Pektinaffald[c] Myresyrekonserveret ensilage
	Nitrosaminer	4-metylimidazol 	Muggent hø, NH_3-behandlet halm[c]
Klorerede kulbrinter	Pesticidrester fra[a] - Insekticider	DDT 	Oliekager
	- Herbicider	Atrazin 	
	Dioxiner		Kunstigt tørret foder: citruskvas
Mikrobielle inducerede	Bakterier	Salmonella	Oliekager
		Listeria[e,f,g]	Dårlig konserveret ensilage Importerede oliekager
		Clostridia[e,f]	Døde dyrerester i ensilage Mask[d]
	Svampesporer	Allergene svampesporer[h]	Muggent hø og halm
		Anaerobe sporer	Dårligt konserveret ensilage
	Svampetoksiner	Aflatoksin[a,c] B_1,B_2,G_x 	Tropiske oliekager, majs
		Ochratoksin A,B	Muggent korn
		Zearaleona[a]	Hvede, byg, majs, havre
		Fumonisin 	Majs til moden høst i varme egne[i]
		Trichothecener[a]	Korn, hø, halm
		Meldrøjer	Rug, (triticale og hvede)
		Uspecifikt	Muggent kraftfoder
	Produkter fra nedbrydning af næringsstoffer	Histaminer Aldehyder Smørsyre, NH_3	Fordærvet foder Dårligt konserveret ensilage
Botaniske forureninger	Frøurenheder	Ricinusfrø (se Tabel 5.3)	Tropiske oliekager: eks. jordnødkage og -skrå , nigerkager
	Sennepsolier	Sennepsfrø[c]	Forurening af rapsfrø
	Giftige planter: - græsning - i ensilage og hø	Vårbrandbæger Engbrandbæger	Ukrudt på græsningsareal eller i afgrøde til ensilage

a) Shull & Cheek (1983); b) Anonym (1965); c) Stensig (1993); d) Roberts (1988); e) Wilkinson (1988);
f) McDonald et al. (1991); g) Fenlon (1988); h) Clarke (1988); i) Scan (2003).

Virkningen af forureningen kan spænde fra minimale forureninger af mælken med uønskede stoffer uden synlig påvirkning af de højtydende malkekøer til giftdoser med akut dødelig virkning på dyrene. Grænselinien mellem naturligt forekomne ANF og egentlige FSF kan være glidende. Som eksempel kan nævnes grundstoffet selen, som er et essentielt næringsstof, men som kan forekomme i toksisk høje koncentrationer akkumuleret i visse planter i geologiske områder med et naturligt højt vandopløseligt indhold i jorden. Derudover kan den menneskeskabte forurening medføre aflejring af tungmetaller, radioaktive isotoper eller pesticidrester på og i foderplanterne. Denne forurening kan hidrøre fra sprøjtning eller fra planternes optagelse af disse stoffer sammen med vand og plantenæringsstoffer fra jorden.

Botaniske forureninger

Botaniske forureninger kan omfatte frøurenheder i tropiske oliekageprodukter og giftige ukrudtsplanter, der optages ved afgræsning eller som en del af det konserverede grovfoder. Frøurenhederne kan være frø fra vilde ricinplanter eller vilde sennepsplanter. De botaniske forureninger kan indeholde giftige alkaloider, tarmskadelige lectiner, tarmirriterende olier, giftige isotiocyanater, saponiner samt proteaseinhibitorer (se Tabel 5.3). ANF i frøurenhederne kan i små mængder medføre akut forgiftning, kolik, diarre og lammelse (se Tabel 5.7). Vilde lupinsorter, engbrandbæger, vårbrandbæger, sort natskygge og skarntyde er eksempler på giftige ukrudtsplanter, som har et højt indhold af bitre og toksiske alkaloider (se Tabel 5.2). Kvæg og får kan under tiden græsse disse ukrudtsplanter, eller ukrudtsplanterne bliver medhøstet og iblandes høet eller ensilagen. Den bitre smag samt de præingestive, postingestive, postdigestive og postabsorptive negative erfaringer kan medføre en læring, der betyder, at kvæg, får og geder undgår at græsse planter med et særligt udseende, lugt eller smag (Provenza, 1995). Der er erfaring for, at kalve og lam, der græsser sammen med moderen, hurtigt lærer at undgå de giftige planter. Staldfodrede køer har ofte begrænsede muligheder for at fravælge de giftige plantebestanddele, hvis de botaniske forureninger indgår som en del af et pelleteret kraftfoder, et fuldfoder eller fintsnittet grovfoder.

Uorganiske forureninger

Foderplanterne kan også have et højt indhold af toksiske halogener, mineraler og tungmetaller. Det høje indhold kan skyldes, at visse planter akkumulerer specifikke grundstoffer som eksempelvis cadmium i solsikkefrø. En anden årsag kan være, at jorden eller planterne er forurenet via luft og regnvand, hvilket kan medføre kontaminering og akkumulering af giftige mineraler i foderplanterne. Forurening med radioaktive isotoper af cæsium (Cs), jod (I) og strontium (Sr) i forbindelse med atom- og brintbombesprængninger (Anonym, 1965) eller radioaktivt udslip fra atomkraftværker kan via luft og regnvand forurene store områder, hvilket skete i forbindelse med ulykken på Tjernobyl atomkraftværket i 1986. Den lange halveringstid på 30 år for ^{137}Cs isotopen medfører, at landbrugsjorden og afgrøderne kan være radioaktivt forurenet i mange år.

Klorerede kulbrinter

Klorerede aromatiske pesticider (se Tabel 5.4) har været anvendt til beskyttelse af foderplanter imod insekt- og svampeangreb. Rester fra brugen af pesticider har gennem tiden kunnet måles i en lang række af såvel danske som udenlandske fodermidler (Frederiksen, 1983; Shull & Cheeke, 1983; Plantedirektoratet, 2003b). Derudover er der også fundet dioxiner i frisk græs høstet tæt på forbrændingsanlæg samt i visse kunsttørrede fodermidler som eksempelvis citruskvas fra Brasilien. Det farlige ved mange klorerede

kulbrinter er, at de er forholdsvise bestandige imod nedbrydning i både naturen og i dyrene.

Nitrosaminer og NPN-stoffer

Ammoniakbehandling af hø og halm kan indebære en risiko for dannelse af 4-metylimidazol, hvis halmen indeholder små partier af fugtige og sukkerholdige græsser (Kristensen et al., 1991). Pektinaffald indeholder en forholdsvis stor nitratrest fra den industrielle udvinding af pektin, dog ikke i mængder som gør det uegnet som foder i mindre mængder.

Mikrobielt inducerede forureninger

Svampetoksiner (mykotoksiner) er toksiske sekundære metabolitter fra svampe, der vokser på foderplanter på markerne eller under deres lagring og konservering. Fra gammel tid har man kendt til meldrøjer (svampeart) i rug, der giver en forurening med svampetoksiner. Forurening med mikroorganismer samt deres toksiner kan medføre en yderligere toksificering. Drøvtyggere er generelt mindre følsomme end enmavede dyr på grund af den mikrobielle nedbrydning af patogene mikroorganismer samt en delvis afgiftning af toksiner i vommen. Den mikrobielle kontaminering på foderet kan medføre nedsat appetit til foderet og NNV, ligesom de absorberede toksiner kan medføre kroniske beskadigelser af indre organer (Clarke, 1988).

Ensilage kan også være forurenet med mug, svampetoksiner, svampesporer (Clarke, 1988), med patogene listeria- eller botulismebakterier samt med anaerobe sporer fra Clostridium bakterier og med et højt indhold af smørsyre. De toksinproducerende botulismebakterier vokser i og omkring dyrerester i ensilagen (Roberts, 1988). Et råddent og mørkfarvet lag af ensilagen øverst i ensilagestakken eller lige inde under plastikken i wrapballer kan indeholde høje koncentrationer af listeriabakterier (Fenlon, 1988; McDonald et al., 1991).

Salmonella- og listeriabakterier samt svampe af familierne Fusarium, Penicillin og Aspergillus forekommer naturligt på foderplanterne på markerne i de tempererede klimazoner (Scan, 2003). Et ugunstigt vådt og fugtigt vejr omkring høst, utilstrækkelig tørring efter høst, utilstrækkelig konservering eller ugunstige lagringsbetingelser kan medføre en fremvækst af lagersvampe af typerne Penicillin og Aspergillus. Svampene kan producere en række forskellige toksiner og/-eller allergene sporer (se Tabel 5.4). Specielt oliekageprodukter og frø fra troperne kan være voldsomt kontamineret med aflatoksin B_1 og/eller salmonellabakterier. Aflatoksin B_1 dannes normalt ikke under danske temperaturforhold. Forureningen af grovfoder og frø med svampetoksiner kan ske på marken, men oftest sker svampevæsken og svampetoksinproduktionen under lagringen frem til forarbejdning eller udfodring. En utilstrækkelig tørring kombineret med høj luftfugtighed og høje temperaturer (20-30 ^{o}C) giver gunstige betingelser for svampevækst.

Svampetoksinindholdet i frø, oliekager/skrå og kornprodukter kan udgøre 20-22000 µg svampetoksin/kg fodertørstof. De almindeligst beskrevne typer af svampetoksiner er aflatoksiner, ochratoksiner, trichothecener, zearalenoner og fumonisiner. Aflatoksiner, ochratoksiner, trichotecener og fumonisiner er typisk vandopløselige, hvorimod zearalenononer er fedtopløselige. Aflatoksiner, ochratoksiner, trichotecener og zearalenoner har en molvægt på 300 til 400 g. Deres kemiske struktur er bygget op omkring aromatiske ringe med forskellige karakteristiske sidegrupper, der giver grundlaget for underinddelingen af f.eks. aflatoksiner i B_1, B_2, G_1, G_2 og M_1, ochratoksinerne i A og B, α- og β-zearalenol samt trichothenerne i T-2 og Deoxynivalenoler. Fumonisinerne har en

større molvægt på omkring 700 g, og deres kemiske grundstruktur udgøres af alkaner med forskellige karakteristiske sidegrupper for undergrupperne B_1 og B_2 (se Tabel 5.4).

Forskellige arter af lagersvampene Penicillium og Aspergillus producerer henholdsvis ochratoksiner og aflatoksiner. Aspergillusarterne producerer kun toksiner ved tropiske temperaturer på 25-30^o C, hvorfor bomuldsfrøprodukter og jordnødprodukter ofte er aflatoksin B_1 forurenede. Der er imidlertid også rapporter om fund af aflatoksin M_1 i mælk fra svenske køer fodret med myresyrekonserveret korn (Givens et al., 2000), ligesom enkelte specielle tilfælde synes at antyde, at aflatoksin B_1 kan forekomme i dårligt konserveret korn i Danmark. De forskellige marksvampearter af Fusarium producerer en lang række forskellige svampetoksiner. Af særlig interesse er zearalenone, trichothecener og fumonisiner og moniliformin (Scan, 2003). Drøvtyggerne er mindre følsomme over for disse toksiner end enmavede husdyr, som heste, grise og fjerkræ.

Svampevæksten kan medføre nedbrydning af proteiner, sukker og stivelse og dermed betyde NNV. Toksinproducerende svampe er blevet isoleret fra frø fra de fleste kornarter, oliekageprodukter, græs, græsensilage, majsensilage, helsædsensilage af hvede, hø og halm. Muggent hø og halm ses ofte ved utilstrækkelig tørring inden presning i baller (Givens et al., 2000). Danske undersøgelser af hvede (Nielsen, 2002) og af majsensilage Møller & Thøgersen (2001) viser, at fusariumtoksiner kan forekomme i lave koncentrationer i dansk avlet foder. Fusarium udgør en mindre risiko ved anearob ensilering, idet ensileringen tilsyneladende eliminerer den toksiske virkning af dens toksiner, hvorimod toksinerne tilsyneladende har stor stabilitet ved tør aerob opbevaring. Zearalenonindholdet i majsensilage nedbrydes tilsyneladende ikke i ensilagestakken. Zearalenon kan medføre forhøjet østrogenindhold i blodet, medføre nedsat fertilitet og reduceret mælkeproduktion.

5.5 Antinutrielle virkninger

Forekomsten af en række SPM eller FSF i et fodermiddel kan medføre en NNV på specifikke næringsstoffer i det pågældende fodermiddel eller en NNV af hele rationen. NNV kan omfatte nedgang i foderoptagelsen, reduceret næringsstoftilgængelighed, reduceret næringsstoffordøjelseshastighed, et øget endogent næringsstoftab, øget stofskifteaktivitet i lever og nyrer og som konsekvens heraf et øget behov for specifikke næringsstoffer til at sikre en hensigtsmæssig ernæring og produktion. Belastningen af fordøjelseskanalen kan sænke tarmkanalens kapacitet til at fordøje foderets næringsstoffer og dermed reducere både foderoptagelse, næringsstoffernes fordøjelighed og den samlede næringsstofforsyning. Belastningen af de indre organer med omsætning af US kan medføre nedsat kapacitet til omsætning af andre næringsstoffer i leveren, nedsat vækstevne, nedsat mælkeydelseskapacitet eller øget næringsstofforbrug og forbrænding. Den samlede virkning vil kvægbrugeren kunne registrere ved en nedsat fodereffektivitet, mælkeydelse, reproduktion og tilvækst. (Cheeke & Palo, 1995; Waghorn et al., 2002).

Effekten af visse ANF kan delvis elimineres ved rigelig forsyning med sundt foder, fodring med tilskudsfoder eller ekstra mængde af specifikke næringsstoffer. Begrænset adgang til godt foder kan medføre, at de drøvtyggende husdyr under græsning æder giftige planter i mangel af sunde, at sultne køer og får æder delvis fordærvet listeriaforurenet ensilage i mangel af velkonserveret ensilage, samt at sultne køer foræder sig i våd kløver. Den væksthæmmende virkning af fodring med glukosinolatholdige rapsprodukter til

drøvtyggere i vækst kan delvis elimineres ved ekstra tilskud af jod.

Bælgplanter, som f.eks. ærter og lupiner, har generelt mange proteinholdige SPM, der medfører NNV via nedsat protein- og kulhydratfordøjelse i tyndtarmen (se Tabel 5.5). Imidlertid vil disse afgiftes helt eller delvist i vommen på drøvtyggere. Kalve er derfor mest følsomme over for disse stoffer.

Den mikrobielle omsætning i drøvtyggernes vom afgifter de fleste US, men kan også øge giftvirkningen af nogle US. Skaderne fra US med virkested i tyndtarmen er typisk mindre for drøvtyggende husdyr end for enmavede husdyr.

Den mikrobielle aktivitet i drøvtyggernes vom kan føre til forskellige typer af omsætninger:

1. Nedbrydning af uønskede protein- og NPN-bestanddele samt af fytinsyre i vommen
2. Delvis afgiftning af gossypol, alkaloider, svampetoksiner og visse glykosider
3. Ufuldstændig nedbrydning af fytoøstrogener og cyanoger til stoffer med større PV og NAPK end de oprindelige stoffer.

US kan i hel -, delvis modificeret - eller delvis nedbrudt form blive absorberet. Herefter kan der i leveren foregå en total nedbrydning, en fuldstændig afgiftning, en delvis afgiftning, eller de giftige stoffer kan passere uændret gennem leveren. Produkterne fra leverens afgiftning kan herefter blive udskilt via nyrerne, aflejret i mælken eller blive deponeret i lever-, muskel- eller fedtvæv.

Mund

Planternes indhold af ANF eller FSF kan ændre smagen af foderet negativt, så foderet ikke optages, omsætningen af ANF kan medføre negative postabsorptive reaktioner, der over tid medfører, at dyrene undgår at indtage specifikke planter ud fra deres udseende, lugt, smag eller struktur. Høje koncentrationer af tanniner og svampetoksiner i foderet har en negativ virkning på fodermidlernes smag, ligesom fårene kun æder halmens bløde blade og efterlader de lignificerede hårde og delvis ufordøjelige stængler. Den skadelige virkning af ANF er sandsynligvis mindre for drøvtyggere end for andre husdyr, da drøvtyggerne ofte sluger foder delvis utygget, og den store findeling finder først sted efter en delvis mikrobiel nedbrydning og afgiftning i vommen, inden den endelige fysiske nedbrydning ved drøvtygning finder sted. Da heste bruger længere tid på at æde høet end kvæg, kan det måske forklare, hvorfor heste er mere følsomme end kvæg mht. at udvikle åndedrætsallergi pga. svampesporer i muggent hø.

Vom

Lignin og tanniner i foderet kan medføre en nedgang i plantefibrenes tilgængelighed, proteinernes opløselighed i vom og fordøjelighed i tyndtarmen (Cheeke & Palo, 1995). I vommens anaerobe miljø nedbrydes og forgæres 80-90 % af foderets fordøjelige kulhydrater og 50-90 % af foderproteinerne, hvorimod vommens mikrobielle biomasse kun delvis mætter dobbeltbindinger i umættede fedtsyrer. Det stof, der nedbrydes, er enten energikilde eller elektron-acceptor (se kapitel 8). Nedbrydningen forudsætter tillige, at de nødvendige mikrobielle enzymer til nedbrydning eller transport ind i cellerne er til stede. Vommens mikroorganismer har en bred vifte af enzymsystemer, der kan spalte diverse glykosid-, ester- og peptidbindinger, hvorved en lang række af de hyppigst forekomne glykosid-, protein- og NPN-baserede ANF (se Tabel 5.2 og 5.3) spaltes i metaboliserbare forbindelser. Derimod giver det anaerobe miljø i vommen kun mulighed for en delvis afgiftning af de enkelte stofgrupper ved de aromatiske alkaloider, fenolpoly-

merestofgrupper og svampetoksiner. Enkelte meget lipofile ANF som eksempelvis terpentinerne og de klorerede kulbrinter ændres ikke kemisk, men kan blive konjugeret med proteinstoffer i vommen, hvorved leverens muligheder for videre afgiftning forbedres. Aflatoksin B_1 og ochratoksin A omdannes til henholdsvis aflatoksin M_1 og ochratoksin α i vommen inden absorption. Marquardt & Frohlich (1992) refererer flere undersøgelser, der viser, at afgiftningen af ochratoksin til ochratoksin α i vomvæske fra høfodrede køer og får var væsentlig større end ved kornfodring med lavt pH (pH_{vom}~5,5). Andre undersøgelser har påvist, at fodring med korn indeholdende 120 µg aflatoksin/kg kan forstyrre den mikrobielle foderomsætning i vommen, medføre lavere VFA-koncentration, svagere vommotilitet og nedsat cellulolytisk aktivitet.

For nedbrydning af ANF kan der være behov for en særlig mikrobiel adaptation eller en eventuel podning med vomindhold fra allerede tilvænnede dyr. Dette er vist i forbindelse med den mikrobielle nedbrydning af den toksiske aminosyre emimosin, som findes i bladene fra bælgplanten leuceana. Bakterier fundet i vommen hos geder på Hawaii kan afgifte mimosin, men disse bakterier findes ikke i vommen hos kvæg og får mange andre steder i verden (Kumar & D'Mello, 1995), som derfor har behov for at blive podet med vomvæske fra de tilvænnede geder på Hawaii for at kunne nedbryde mimosin. Den store variation i alkaloidernes kemiske struktur, de relativt lave koncentrationer af de enkelte kemiske forbindelser sammenholdt med mikroorganismernes ofte lave energetiske udbytte ved nedbrydning begrænser etableringen af en tilstrækkelig stor mikrobiel population til en effektiv nedbrydning af de enkelte giftige stoffer (Weimer, 1998).

Den mikrobielle nedbrydning kan også resultere i dannelse af mellem- eller slutprodukter, der har større PV og NAPK end de oprindelige ANF i foderet (se Tabel 5.6). De klassiske eksempler herpå er produkterne fra nedbrydningen af isoflavoner. Disse produkter har ofte større østrogenvirkning end isoflavonerne i foderet, ligesom de cyanogene stoffers PV forøges ved den mikrobielle nedbrydning. Et andet eksempel er den kemiske reduktion af nitrat, hvor det meget giftige mellemprodukt nitrit kan overføres til blodet inden den videre reduktion til ammoniak (Dawson & Allison, 1988).

Derudover kan det specielle kemiske miljø i vommen afgifte høje koncentrationer af selen og kobber via dannelse af ufordøjelige komplekse kemiske forbindelser med andre mineraler, hvorved den toksiske virkning på drøvtyggernes indre organer delvis elimineres.

Løben

Enzymerne linase og myrosinase findes i en række cyanogenholdige planter og kan spalte henholdsvis glukosinolater og linamarin (se Tabel 5.3), men taber virkningen i løbens sure miljø. Hvis fodermidler sættes i blød inden udfodring, kan enzymerne imidlertid nedbryde de cyanogene stoffer til bl.a. blåsyre, hvorved blåsyre vil blive absorberet og er særdeles toksisk for specielt kalve uden fuldt udviklet drøvtyggerfunktion (Stensig et al., 1993).

Tabel 5.5 *Uønsket virkning af naturligt forekomne stoffer i forskellige foderplantefamilier og i giftige ukrudtsplanter på fordøjelseskanalen, indre organer, reproduktionen samt på de animalske produkters kvalitet*

Virkning på	Græsser og korn	Bælgplanter		Korsblomstrede planter -Rapsprodukter	Hørfrø	Giftige ukrudtsplanter
		Kløver Lucerne	Oliekageprodukter			
Mund - bitter smag nedsat foderoptag			0/---	--	--	-----
Vom - Saponiner		---?	-			0/---
Tyndtarm - Lectiner - Galaktosider - Proteaseinhibitorer - Tanniner - Fytinsyre	 0/-		 -/-- -- ---/- -/--/--- -	 -- -	 -- ?	 ---/0 0/--
Lever og indre organer - Alkaloider - Cyanogene stoffer - Nitrat	 0/-	 -/0	 0/--	 --	 --	 ---/0 ---/0
Nedsat reproduktion - Fytoøstrogener		---	-			?
Nedsat produktkvalitet (NAPK)	0/(-)			-/--		?

0 ingen uønsket virkning
-, --, --- svag, middel og stærk uønsket virkning
0/--- variation mellem forskellige plantearter og sorter.

Tyndtarm

Passage af protease inhibitorer, lectiner og allergene proteiner til tyndtarmen kan øge den endogene udskillelse af fordøjelsesenzymer og medføre øget tab af tarmepitelceller og en reduktion af fordøjeligheden af foderproteinet og det mikrobielle protein i tarmen. Yderligere kan en lang række ANF nedsætte næringsstoffernes tilgængelighed for nedbrydning og absorption i tyndtarmen, medføre øget endogent proteintab eller nedsætte tyndtarmens fordøjelseskapacitet (D'Mello, 2000).

Lever og nyrer

Leveren er det primære organ til afgiftning af de absorberede uønskede stoffer eller metabolisering til stoffer, som kan udskilles af nyrerne. I leveren findes en lang række substrat specifikke enzymsystemer, der kan afgifte og metabolisere terpentiner (gossypol), alkaloider, isotiocyanater, cyanider og mikrobielle toksiner samt en lang række andre giftige stoffer. Enzymerne i leveren kan generelt hurtigt induceres over nogle dage, hvilket muliggør et hurtigt afgiftningsrespons i forbindelse med absorption af toksi-

ner fra tarmkanalen. I modsætning til den mikrobielle metabolisering i formaverne er enzymsystemerne i leveren under dyrets genetiske kontrol med forholdsvis store variationer mellem individer på grund af det evolutionære selektive pres (Cheeke & Palo, 1995). Langtidsvirkningerne ved brug af stryknin viser, at dette stof nedbrydes efter tilvænning, og at dyrenes afgiftningsprocesser kan opbygges over tid.

Mange af de absorberede toksiner er fedtopløselige forbindelser, som skal metaboliseres til vandopløselige metabolitter for at kunne blive udskilt i urinen. Det første enzymatiske trin i nedbrydningen er typisk at inducere en reaktiv OH-, SH-, NH_2- eller COOH-gruppe. Inducering af en funktionel hydroxydgruppe på aromatiske strukturer er typisk et effektivt trin i nedbrydning og oxidationen af aromatiske strukturer (Cheeke & Palo, 1995). Ifølge Cheeke & Palo (1995) har bladædende drøvtyggere typisk en stor leverkapacitet pr. kg kropsvægt og er evolutionært bedre tilpasset til at afgifte toksiske SPM end græssende drøvtyggere. Får, geder og hjorte er følgelig generelt mindre følsomme over for plantetoksiner end kvæg (se kapitel 2).

Der sker kun en begrænset afgiftning af alkaloider, gossypol, giftige mineraler, nitrosaminer, klorerede kulbrinter og af svampetoksiner i vommen. Disse afgiftes primært af leveren, og deres primære giftvirkning omfatter overvejende forstyrrelser i centralnervesystemet (CNS), skader på de indre organer og fostre. Jævnfør ovenstående er får og geder næsten ikke følsomme over for pyrrolizidine alkaloider (PA) på grund af stor leverkapacitet i modsætning til kvæg. Afgiftning af eksempelvis PA fra brandbæger sker i leveren af blandede oxidaser, der bl.a. spalter PA til vandopløselige pyrroler, som ofte er mere giftige for organismen end PA, men som på grund af vandopløseligheden kan udskilles via urinen (Cheeke & Shull, 1985; Thorsen, 1996).

Mælkekirtel

Mange af de absorberede nedbrydningsprodukter, fra omsætningen i fordøjelseskanalen og fra omsætningen i leveren, kan udskilles i mælk eller ophobes i kød. Som eksempler herpå kan nævnes nitrit, trimetylamin, tiocyanater, svampetoksiner og CLA (Shull & Cheeke, 1983). Hydrogeneringen af umættede fedtsyrer til CLA i vommen samt visse CLA'ers hæmmende virkning på mælkefedtsyntesen i yveret er eksempel på det komplekse samspil mellem forskellige bestanddele i foderet, den mikrobielle omsætning i vommen og mælkedannelsen i yveret.

5.6 Patologisk virkning af US

US kan medføre akut eller kronisk patologisk beskadigelse og nedsat funktionsevne af vitale organer. PV afhænger af giftigheden af det aktuelle US, koncentrationen i foderet, mængde af indtaget foder samt dyrets følsomhed. Unge ikke drøvtyggende dyr er de mest følsomme, hvorimod lavtydende køer er mindre følsomme. Fodring med foder, der er stærkt forurenet med mikrobielle toksiner, bakterier, nitrosaminer og alkaloider, kan være dødelig for alle dyr, hvorimod fodring med svagt forurenet foder kan medføre nedsat fodereffektivitet, nedsat produktion og forurening af de animalske produkter som mælk og kød. Ifølge Weismer (1998) har giftige planter større betydning i kødproduktion med kvæg på græs end i mælkeproduktionen, idet de giftige planter specielt findes på de tørre marginale græsningsområder, som udgør fødenichen for mange kød-kvægsbesætninger.

SPM og FSF kan have dødelig virkning, medføre akutte, kroniske og irreversible patologiske forandringer i organer, nedsat foderoptagelse, NNV, nedsat reproduktion,

vækst og mælkeydelse samt NAPK. Metaboliseringsprodukterne fra afgiftningen af SPM og FSF i vommen og i leveren kan medføre kroniske forandringer, patologiske beskadigelser af tarmepitel, levervæv, nyrevæv, fostre, hud eller på CNS afhængig af, om de er hydrofile eller lipofile.

Svampetoksiner (mykotoksiner) er årsag til sygdomme (mykotoksikose) og død både blandt husdyr og mennesker, men svampetoksiner medfører oftest en kronisk belastning som følge af en varierende forurening af specielt kraftfoderet. Svampetoksiner i foderet giver også risiko for nyreskader, problemer med luftvejene, irritation af øjne og hud på både dyr og mennesker omkring dyrene. De fysiologiske virkninger af svampetoksiner er talrige, og de kan variere fra akutte til kroniske toksiske skader på lever, nyrer, CNS, huden og reproduktionsevnen samt til en vis aflejring af toksiner eller deres metabolitter i de animalske fødevarer som kød og mælk (Scan, 2003). Aflatoksin B_1, B_2, G_1, G_2 samt ochratoksin A og B kan fremkalde betændelse, forstørrelse og beskadigelse af lever og nyrer, og aflatoksin B_1 og G_1 er endvidere stærkt cancerogene. Metabolismen af svampetoksinerne i vom og lever kan modificere de kemiske strukturer til en mindre giftighed.

Den dødelige orale dosis af aflatoksin B_1 (g aflatoksin B_1/kg legemsvægt) udtrykt ved LD_{50} (dosis ved 50 % dødelighed) er væsentligt højere for får (2) end for kalve (1-1,5), svin (0,6), kaniner (0,3), men lavere end ved kyllinger (6,5) (Pier, 1992).

US kan også have en indirekte NNV via et forøget stofskifte og beskadigelse af organer, men uden synlig påvirkning af dyrenes produktion og sundhedsstilstand. Dette er f.eks. tilfældet med mindre forureninger af foderet med svampetoksinet aflatoksin B_1, der omsættes i vommen til det for malkekoen mindre toksiske aflatoksin M_1, som imidlertid også udskilles i mælken i et omfang på mellem 1 og 5 %.

Vom

Drøvtyggerne har generelt en stor evne til at eliminere den PV fra SPM og svampetoksiner. Den væsentligste afgiftning foregår via den mikrobielle omsætning i vommen. Et velkendt eksempel på vommens evne til afgiftning er, at dyr med udviklet drøvtyggerfunktion kan eliminere den patogene virkning af gossypol i bomuldsfrøprodukter, der er stærkt patogene for kalve og enmavede dyr.

En høj forgæringsaktivitet med en stor gasproduktion kombineret med en stor indtagelse af overfladeaktive saponiner og letopløselige proteiner kan fremme dannelse af stabilt skum i vommen, hvorved opræbningen af vomgassen hæmmes. Dette medfører akkumulering af gas, trykstigning, hæmning af åndedræt og kvælning – trommesyge (Dawson & Allison, 1988). Kumar & D'Mello (1995) anfører, at flere undersøgelser viser, at det høje indhold af letopløselige proteinstoffer i bælgplanter sandsynligvis er den væsentligste årsag til trommesyge. D'Mello (1995) refererer undersøgelser, som peger på, at hvis får æder tanninholdige (CT) planter samtidig med, at de græsser bælgplanter, er der mindre risiko for trommesyge og parasitbelastning. Højtydende køers store foderoptagelse under sommergræsning på dugvåde kløverrige græsmarker eller staldfodring med friske lucerneafgrøder, som praktiseres i økologiske kvægbesætninger, udgør en høj risiko for trommesyge, der kan være vanskelig at forebygge.

Tyndtarm

Lectiner har en karakteristisk evne til at danne reversible kompleksbindinger til sukkermolekyler i tarmepitelets glykoproteiner og interferere med absorptionsprocesserne.

Resultatet kan omfatte beskadigelse af tyndtarmens villi og nedsætte deres kapacitet til at absorbere næringsstoffer (se Tabel 5.6) samt forårsage en øget syntese af tarmmucosaproteiner og dermed øge det endogene proteintab (de Lange et al., 2000). Visse lagerproteiner i bælgplantefrø er i stand til at passere epitelet i tyndtarmens mucosa og påvirke kalves immunforsvarssystem. Dette kan medføre allergiske reaktioner i form af en unormal fordøjelsesfunktion, som kan medføre nedsat absorption samt være prædisponerende for diarre (D'Mello, 2000).

Lever og nyrer
Alkaloider og svampetoksiner kan medføre både mikroskopiske og makroskopiske lever- og nyreskader. Utilstrækkelig afgiftning af giftige absorberede toksiner kan medføre kroniske celle- og vævsforandringer og have cancerogene effekter for både dyret og de mennesker, der konsumerer kød eller mælk fra toksinbelastede dyr (Cheeke & Shull, 1985).

Respiration
Nitrit absorberet fra vommen, som kan forekomme ved fodring med f.eks. stærkt kvælstofgødet græs, kan oxidere Fe^{2+} i blodets hæmoglobin til Fe^{3+} og dermed danne methæmoglobin, der medfører nedsat iltforsyning af kroppens celler. Blåsyre kan inaktivere cytokromsystemerne, og ligesom methæmoglobin medfører dette underforsyning af kroppens celler med ilt og kan dermed være dødelig (Waghorn et al., 2002).

Centralnervesystem (CNS)
Alkaloide stoffer, svampetoksiner, bakterietoksiner samt 4-metylimidazol kan have en forstyrrende virkning på CNS og medføre lammelser, kramper og diarre (Shull & Cheeke, 1983). En række alkaloider er i små doser velkendte stimulanser eller bruges som smertestillende lægemidler, men de er stærkt giftige i større doser. Samtidig er det karakteristisk, at der i organismen kan ske en stor tilvænning til at omsætte større doser alkaloider. Det er jo velkendt, at mus og rotter nærmest kan blive immune over for stryknin.

Flere hundrede danske får døde for nogle år siden, da en fåreavler udfodrede delvis fordærvet wrapensilage af sent høstet hvedehelsæd til sultne får, på grund af listeriaforgiftning. Lam og unge får (yngre end 4½ år) omkring tandskifte er mest følsomme over for listeriaforurenet foder, idet Listeriabakterierne menes at kunne trænge igennem mundens slimhinde og over i blodbanerne, hvor de forårsager forstyrrelser i CNS.

Skjoldbruskkirtel
En del metabolitter fra nedbrydningen af glukosinolater medfører nedsat trijodotyronin (T_3) produktion og sekretion samt forøget vækst af skjoldbruskkirtlen. Goitrin kan optages i skjoldbruskkirtlen i stedet for jod og medfører nedsat T_3-produktion, som ikke kan elimineres via øget jodforsyning. SCN^- hæmmer optagelsen af jod, men dette kan delvis elimineres via øget jodtilførsel. En lavere T_3-sekretion reducerer stofskiftet og kan hæmme unge dyrs vækst. Kvæg med fuldt udviklet drøvtyggerfunktion er mindre følsomme end kalve over for disse nedbrydningsprodukter (desuden henvises til kapitel 12).

Reproduktion og fosterudvikling
Absorberede nedbrydningsprodukter fra omsætningen af fytoøstrogener og zearalenoner i vommen kan medføre patologiske kroniske forandringer i kønsorganer, varig sterilitet og forstyrrelser af den østrale cyklus (se Tabel 5.7). Indtagelse af listeria forurenet foder og visse alkaloider kan medføre fosterskader og abort.

Tabel 5.6 *Uønskede stoffers påvirkning af fordøjelseskanalen og den intermediære omsætning*

Påvirkning	Uønsket stof	Organ	Virkning
Nedsat foderoptagelse	Alkaloider [n] Glukosinolater[j] Svampetoksiner[l]	Mund	Bitter smag→ spytsekretion↓ Postabsorptive negative feedback[f]→ optag af specifikke planter og fodermidler undgås
	Tanniner (CT) [h]		Bitter smag + øget udskillelse af muccoproteiner ved geder og giraffer
	Smørsyre		Smagelighed↓→ foderoptag↓
	Lignin		Hårde partikler↓→ foderoptag↓
Nedsat tilgængelighed af næringsstoffer	Lignin	Vom	Nedsat tilgængelighed af fiber
	Tanniner[a,h]		CT→ proteinnedbrydning↓→ trommesyge↓[a] Nedsat fordøjelighed af NDF[k]
		Tyndtarm	Nedsat proteinfordøjelighed
	Fytinsyre		Nedsat fosfatabsorption
Øget endogen udskillelse	Protease[b] inhibitorer Lectiner Allergene proteiner	Tyndtarm	Endogent proteintab↑
Nedsat funktion af fordøjelseskanal	Alkaloider (perlolin) [e] Oxalacetat [e] Essentielle olier [e] Svampetoksiner [e,l]	Vom	Fibernedbrydning↓ & VFA-produktion↓
	Lectiner[c] Allergene proteiner	Tyndtarm	Kompleksbinding til sukkermolekyler/protein i membraner→ beskadigelse af tarmvilli →absorptionsevne↓
	Guaran		Viskositet ↑→stivelsesfordøjelse↓
Afgiftning	*Proteaseinhibitorer* Enzymer Lectiner Oxalsyre Mimosin[d,i]	Vom	Nedbrydning
	Alkaloider:		Eksempel: Reduktion til metylderivater[e]
	Gossypol		Kompleksbinding med proteiner[d]
	Glukosinolater		→CN^-, goitrin (tiooxazolidinetion), nitriler
	Selenoverforsyning		Omdannelse til ufordøjelig metabolit[i]
	Svampetoksiner[i]		*Kemisk omdannelse og nedbrydning*[e]: Ochratoksin A→ fenylalanin+ochratoksin α Aflatoksin B_1→ M_1
	Linase	Løbe	Nedbrydes øjeblikkelig i surt miljø[b]
	HCN[m]	Lever	HCN+ $S_2O_3^{2-}$, metionin →SCN^- + SO_3^{2-}
	Bundet gossypol		Nedbrydning[d,f]
	Akaloider[f]		Nedbrydning, spaltning, hydroxylering
Øget giftvirkning	Fytoøstrogener	Vom[d,e,g]	Nedbrydning til østrogenlignende stoffer
	Linamarin		Nedbrydning til cyanider
	Glukosinolater[e]		Nedbrydning til goitrine+ cyanider[i]+nitriler
	Sinapin		Sinapin→ 3-metylamin
	Nitrat[e]		NO_3^-→ NO_2^-→ NH_3

a) Kumar & D'Mello (1995); b) Stensig, (1993); c) D'Mello (1995); d) Shull & Cheeke (1983); e) Dawson & Allison (1988); f) Cheeke (1998); g) Seested et al. (2000); h) Foley et al. (1999); i) Craig (1995); j) Emanuelson (1995); k) Cherney (2000); l) Givens et al. (2000); m) Smithard (2002); n) Arnold (1981) .

Tabel 5.7 *Patologisk virkning af uønskede stoffer på forskellige organer samt følsomme dyregrupper*

Organ	Uønsket stof	Virkning	Følsom
Vom	Saponiner	Skumdannelse→ophobning af gas→ kvælning	Sultne malkekøer
	Aflatoksin B_1	Nedsat motilitet	
Tyndtarm	Allergene proteiner	Glubulinproteinerne glycinin kan passere unedbrudt gennem tarmepitel→ immun-reaktion, beskadigelse af tarmvilli, diarre	Kalve
	Proteaseinhibitorer: Antitrypsin	Trypsinaktivitet↓→ trypsinudskillelse↑→ endogent proteintab↑→ nedsat vækst	
	α-galaktosider	Mikrobiel gasproduktion (flatulens)→ for-stoppelse, diarre	
	Lectiner	Beskadigelse af tarmepitel/villi	
	Sennepsolier Eks. ricinsyre	Akut forgiftning, kolik, diarre, lammelse, koma	
	Solanin	Diarre	
	Sinapaine	Fe-absorption↓[a]	
Lever	Svampetoksiner	Kroniske vævsskader	
	Nitriler	Forøgelse af levers vægt[i]	
	Gossypol	Kroniske vævsskader	Kalve
	Cu	Kroniske skader på får	
Respiration	Cyanider[b] (blåsyre)	Inaktivering af cytokrom oxidase system i mitokondrier [h]	Kalve
	Sinapaine	Muligvis øget Fe-behov	
	Nitrit (NO_2^-)	NO_2^{-} [1] + hæmoglobin→methæmoglobin[h]	
Nyrer	Ochratoksin Aflatoksin	Mikroskopiske og makroskopiske forandringer	
	Tanniner[e]	udskillelse i urin→ nyresten ved væddere	
	Gossypol	Vævsskader	Kalve
Central-nervesystem	Pyrrolizidiner[b]	Nervegift→ nedsat lungefunktion	
	4-metylimidazol[f]	"Crazy cow" syndrom	
	Mikroorganismer	Listeria- og botulismebakterier[c]	
Skjoldbruskkirtel	Goitrin[h] Tiocyanat:SCN^-	Optages af forstadier til T_3→ T_3↓ Konkurrerer med I om optag→ I_{behov}↑ →T_3,T_4↓ → væksten↓[g]	Unge dyr
Reproduktions-organer	Metabolitter fra me-tabolisering af *fytoøstrogener* i vommen Zearalenon	Overført til blod→ forstyrrelse i østrogen-cyklus→ovolulation↓, kroniske forand-ringer af kønsorganer, opsvulmen og rødmen af kønsdele, forstørrelse og hy-pertrophy af yveret	Kvier og malkekøer
	Glukosinolater ?	Risiko for nedsat reproduktionsevne[g]	Malkekøer
Fostre	Alkaloider (visse lupinsorter)	Multiple congenital deformaliteter, kvæg[b]	Drægtige dyr
	Anagyrin	Fejludvikling af skelet[d]	
	Svampetoksiner Listeria[d] bakterier	Abort	

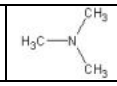
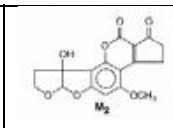
a) Ewing (1997); b) Cheeke (1998); c) Clarke (1988); d) Fenlon (1988); e) Kumar & Mello (1995); f) Kristensen et al. (1991); g) Emanuelson (1995); h) Waghorn et al. (2002); i) Cheeke & Shull (1985).

5.7 Negativ virkning af US på de animalske produkters kvalitet

Kun enkelte SPM, som eksempelvis glukosinolater og sinapin fra korsblomstrede planter, bidrager til NAPK, hvorimod FSF sandsynligvis udgør den væsentligste risikofaktor for NAPK.

SPM og FSF kan have en direkte negativ virkning på de animalske produkters egenskaber til forarbejdning og til humant konsum. NAPK kan omfatte ændringer af de animalske produkters farve, konsistens, smag, nedsat kvalitet til forarbejdning, indhold af reststofkoncentrationer af uønskede stoffer og tungmetaller (se Tabel 5.8).

Tabel 5.8 *Forskellige uønskede stoffers påvirkning af de animalske produkters kvalitet*

Kvalitets egenskab	Uønsket egenskab	Uønsket virkning	Fodringsbetingede risici
Uønsket smag	Trimetylamin[c] 	Bismag-fiskesmag?	Korsblomstrede planter
Nedsat råvarekvalitet	Anaerobe sporer[d]	Overførsel af anaerobe Clostridium sporer i ensilage via fæces→ mælk→Uregelmæssige huller i osten	Wrapballe-ensilage[i] Dårlig ensilage pga. dårlig forgæring eller dårlig opbevaring (våd ensilage)
Nedsat hygiejnisk værdi til konsum[b]	Listeria[a]	Forurening af mælk via Listeriabakterier i fæces	Fodring med ensilage
	Salmonella[b]	Forurening af slagtekroppen med salmonellabakterier fra indholdet i fordøjelseskanalen i forbindelse med slagtning	Salmonella forurenet foder
	Tungmetaller[b]	Deponering i mælk og kød[b]	
	Nitrosaminer[b]	Nitrit i ensilage overføres via vomvæg til blod og udskilles i mælk	Kraftigt N-gødet forårsgræs Brug af visse ensileringsmidler
	Klorerede kulbrinter [b,d]	Eks. DDT, lindan, dioxin	
	Goitrin (hydrolyseprodukt fra progoitrin[c]) SCN $^{-}$ [c] Nitrile	Spor i mælk[c] I og SCN $^{-}$	Rapsprodukter
	Aflatoksin M_1 [b,d,e] 	1-5 % af aflatoksin B_1 i foderet udskilles i mælken som aflatoksin M_1 [b,f]. Der er målt op til 0,5µg/l mælk[d]	Tropiske oliekager
	Ochratoksin-α[h]	Op til 3 % af ochratoksin A udskilles i mælken	Muggent korn
	α-zearalenon[h]	0-6 ng/l mælk	Kornprodukter

a) Fenlon (1988); b) Shull & Cheeke (1983); c) Emanuelsen (1995); d) Frederiksen, (1983); e) Hermansen (1995); f) Munksgård et al. (1987); g) Cheeke & Shull (1985); h) Scan (2003); i) Thøgersen et al. (1996).

Absorberede svampetoksiner, pesticidrester, dioxiner, nitrosaminer, nitrit, tungmetaller, radioaktive isotoper samt nedbrydningsprodukter fra glukosinolater kan via blodet overføres til mælken eller aflejres i kødet og dermed forurene de animalske produkter (Shull & Cheeke, 1983). Påvisning og kontrol med forskellige former for US med NAPK vanskeliggøres af forholdsvis meget lave koncentrationer kombineret med komplicerede, laboratoriemæssigt dyre og vanskelige analysemetoder med begrænset analysesikkerhed.

Svovlholdige forbindelser

Goitrin (0-0,02 mg/l), tiocyanater (0,02-0,2 mM), nitriler, sinapin og trimetylamin kan blive udskilt i mælken i lave koncentrationer. Fodring med dobbeltlave rapssorter tillægges dog ingen væsentlig negativ virkning på mælkens værdi til humant konsum og påvirker ej heller dens smag i et måleligt omfang. Der er endnu en række ubeskrevne/ukendte mekanismer for sammenhæng mellem glukosinolat, cyanogene glukocider og sinapineindholdet i foderet, deres fordøjelse og absorption, den intermediære metabolisme og udskillelsen i mælken, men mængden, som udskilles i mælken, udgør en meget lav andel af indholdet i foderet. En sidevirkning af goitrin er, at mælkens jodindhold aftager omvendt proportionalt med mælkens indhold af goitrin. De højeste observerede tiocyanatindhold i komælk er 0,2 mM SNC^- eller svarende til udskillelse af 1-8 % af den molære indtagelse af glukosinolater i foderet (Emanuelsen, 1994). Ifølge Emanuelsen (1994) synes selv de højest målte koncentrationer af goitrin og cyanid (SNC^-) ikke at udgøre en sundhedsmæssig risiko ved mælken fra køer fodret med rapsprodukter og specielt ikke for de dobbeltlave rapssorter. Lave koncentrationer på 0,03 mM tiocyanat er målt i mælk fra ikke rapsfodrede køer, og flere undersøgelser har vist, at stigende tiocyanatindhold i mælken øger den friske mælks holdbarhed ved bl.a. at virke præventivt imod bakterieaktivitet i mælken.

Svampetoksiner

Der er målt fra 1-6 ng α-zearalenon pr. l mælk i 3 % af de undersøgte mælkeprøver i England (Scan, 2003). Aflatoksin og ochratoksin er påvist overført fra foder til mælk med op til henholdsvis 7 % og 3 % af foderets samlede indhold. Munksgaard et al. (1987) fandt, at 2-4 % af aflatoksinet i foderet blev overført til mælken fra køer med en gennemsnitlig daglig ydelse på 28 kg. Veldman et al. (1992) fandt, at en stigende andel af foderets aflatoksin B_1 blev overført, efter omdannelse til aflatoksin M_1, ved stigende mælkeydelse. Mejeriforeningen og Fødevaredirektoratet analyserer løbende mælkeprøver for indhold af aflatoksin M_1. Analyseresultaterne viser et markant faldende indhold over de sidste år, hvor der er sket et fald fra ca. 20 ng pr. kg ned til detektionsgrænsen på 2 ng pr. kg mælk (Jensen et al., 2003). Jørgensen et al. (2000) fandt i en 5-årig (1993-1997) stikprøveundersøgelse af mælk et konstant lavt niveau på mindre end 10 ng/kg. Mejeriforeningens løbende analyser viser, at 99 % af analyserne på leverandørmælken siden 1998 har haft et aflatoksinindhold på under 10 ng/kg mælk (Jensen et al., 2003). Mælkens indhold af aflatoksin aftager imod nul i løbet af et par ugers fodring med foder uden aflatoksin (Larsen, 1998). Ifølge Whitlow et al. (2000) er lave koncentrationer af aflatoksin i mælken samtidig indikation på en subklinisk nedgang i køernes mælkeydelse og reproduktionsevne pga. den stofskiftebelastning, som omsætningen af aflatoksin påfører køerne. Larsen (1998) refererer Jones et al. (1994) for anbefaling om, at slagtekvæg bør fodres med aflatoksinfrit foder i mindst 3 uger inden slagtning. Givens et al. (2000) anfører, at svampetoksiner sandsynligvis udgør en ringe sundhedsrisiko for drøvtyggerne, men at subkliniske svam-

petoksikoser udgør en potentiel risiko for forurening af de animalske produkter.

Klorholdige kulbrinter

Mange af de klorerede kulbrinter aflejres i lever, mælkefedt og talg. I tresserne blev der målt 0,08 mg DDT/kg i dansk smørfedt. Siden begyndelsen af 1970'erne er der sket et dramatisk fald i mælkens indhold af pesticidrester som eksempelvis DDT i takt med ophør af brugen af DDT i forbindelse med insektbekæmpelsen (Frederiksen, 1983; Jørgensen et al., 2000). Jørgensen et al. (2000) fandt ved en 5-årig stikprøveundersøgelse DDT-rester i højere koncentration end detektionsgrænseværdien i 21 % af oksekødprøverne, 19 % af smørprøverne og 13 % af osteprøverne. Der blev tillige påvist lindan i 4 ud af 11 prøver af udenlandsk smør samt i 32 % af de udenlandske osteprøver, hvorimod der ikke blev fundet lindan i prøver af dansk produceret smør og ost. Hexa-chlorbenzen (HCB) er fundet i relativt mange prøver, men dog i forholdsvis lave koncentrationer. Oksefedt og udenlandsk smør fik påvist indhold af HCB i det højeste antal prøver (27 %). Det gennemsnitlige indhold af HCB i animalsk fedt er beregnet til mellem 0,001 og 0,004 mg/kg. Resultaterne af ovennævnte undersøgelser dokumenterer dog klart, at pesticidrester og dioxiner kan blive overført fra køernes foder til mælken og til slagtekroppen (Feil & Ellis, 1998).

Anaerobe sporer

Mælkens kvalitet som råvare til fremstilling af ost forringes, hvis mælken har et højt indhold af anaerobe *Clostridium tyrobutyricum* sporer. Der er påvist en positiv sammenhæng mellem indhold af sporer i den tildelte ensilage, antal sporer i køernes gødning og antal *Clostridium tyrobutyricum* sporer i mælken (Dasgupta & Hull, 1989). Jensen (2001) fandt dog ingen klar sammenhæng mellem ensilagens sporeindhold og sporeindholdet i mælken. *Clostridium tyrobutyricum* sporerne i mælken medfører risiko for sen ostepustning under lagring og modning pga. fremvækst af gasproducerende smørsyrebakterier. Indtil for nogle år siden blev Clostridium sporernes vækst hæmmet med nitrattilsætning, hvilket ikke længere er acceptabelt af hensyn til ostens sundhedsmæssige værdi til humant konsum.

5.8 Metoder til eliminering af US herunder offentlige foranstaltninger

Kvægbrugeren kan have en direkte produktionsøkonomisk interesse i at undgå forekomst af uønskede stoffer i husdyrenes foder pga. af potentielle patologiske skader, nedsat vækst, produktion og reproduktion samt nedsat foderudnyttelse. Den offentlige foderstofkontrol har til formål at sikre, at enhver, der indkøber foderstoffer, kan anvende dem uden at skade de dyr, der fodres med dem. Lovgivningen skal også sikre, at animalske fødevarer, der produceres på grundlag af dyrene, ikke er til fare for de mennesker, som indtager dem. Den offentlige fødevarekontrol har til formål at sikre en høj hygiejnisk kvalitet af de animalske produkter, hvilket omfatter forebyggelse af patogene mikroorganismer, cancerogene svampetoksiner, patogene nedbrydningsprodukter, nitrosaminer, pesticidrester, tungmetaller samt radioaktive isotoper. Forurening af miljøet med næringsstoffer som eksempelvis fosfat har haft stigende fokus de senere år, ligesom nedsat dyrevelfærd pga. af fødens patologiske risici for husdyrene er under stigende offentlig regulering. Foder- og fødevarelovgivningen i EU integreres fremover mere efter principperne for "Jord til Bord" for at sikre sporbarhed og høj fødevaresikkerhed.

Metoder til eliminering af ANF og US

Virkningerne af ANF og US kan forebygges ved at undgå visse fodermidler og fødenicher til specifikke dyregrupper, valg af fo-

derplantearter og sorter med et lavt indhold af SMP.

Konservering, lagring og forarbejdning kan både forstærke og formindske den antinutrielle virkning af SPM og/eller kan bidrage til øget FSF, hvorfor det er vigtigt med en effektiv konservering (se kapitel 3), optimal forarbejdning og lagring inden udfodring. Der kan være stor forskel fra fodermiddel til fodermiddel, hvilket af de førnævnte områder, der er mest kritisk, ligesom varmebehandling af frø og frøprodukter kan have meget forskellig påvirkning af de forskellige typer af ANF og foderforureninger. Varmebehandling (toastning) er generelt effektiv til at eliminere proteinbestanddeles antinutrielle virkning samt levende mikroorganismer, men er stort set uden virkning på indholdet af toksiner, sporer, tungmetaller, nitrosaminer, klorerede kulbrinter og radioaktive isotoper. Forebyggelse imod mikrobielle forureninger er meget afhængig af en tør og kølig lagring ved lav vandaktivitet i foderet. Effektiviteten i forebyggelsen af listeria og anaerobe sporer i ensilage er afhængig af afgrøde, høsttidspunkt, sukker- og tørstofindhold ved nedlægning, effektiv sammenpresning og lufttæt indpakning frem til udfodring (se kapitel 3). De foderteknologiske muligheder for at eliminere NNV og NAPK af svampetoksiner i foderet er med den nuværende viden om foderstofteknologi meget begrænsede (Marquardt & Frohlich, 1992), hvorfor en effektiv forebyggende indsats imod svampevækst på marken og under lagringen er vigtig.

Den uønskede virkning af proteinholdige ANF og af levende bakterier kan næsten elimineres ved varmebehandling, men med risiko for beskadigelse af foderproteinerne med NNV til følge (se Tabel 5.9). Fenoliske forbindelser som eks. tanniner er vanskelige at uskadeliggøre ved varmebehandling, og både vombakterier og leverenzymer har svært ved at nedbryde disse forbindelser.

Specifikke aftaler mellem mælkeproducenter, mejerier og foderstofindustrien

Den potentielle risiko for, at anaerobe sporer fra dårligt konserveret ensilage overføres til mælken, har betydet, at flere osteproducerende mejerier i Schweiz har forlangt, at deres mælkeleverandører ikke fodrer deres lakterende køer med ensilage. Problematikken med sporer i mælken er også aktuel i Danmark af hensyn til osteproduktionen. Mejeriforeningen, Dansk Kvæg og foderstofbranchen har aftalt frivillige lavere grænseværdier for aflatoksinindhold i foderstoffer, end foderstoflovgivningen betinger (Jensen, 2003). Som konsekvens heraf indgår der ikke kokos- og bomuldsfrøprodukter i danske kraftfoderblandinger på grund af den ofte høje forekomst af aflatoksin B_1 i disse fodermidler.

Offentlige og erhvervsmæssige foranstaltninger

De offentlige foranstaltninger omfatter et fælles EU-regelsæt om fodermidler til specifikke husdyrgrupper. Plantedirektoratet udgiver løbende en revideret "Bekendtgørelse om foderstoffer", hvor der er tabeller over fodermidler samt tabeller med grænseværdier for indhold af en lang række US (Plantedirektoratet, 2003a). Det er bl.a. forbudt at sælge foder indeholdende rester af fæces, urin samt frø eller oliekager behandlet med plantebeskyttelsesmidler. I 1998 kom der også forbud mod at anvende animalske fodermidler eller at iblande animalske fodermidler i foder til drøvtyggere med henblik på at forbygge overførsel af bovine spongiforme encephalopatier (BSE) fra foder til drøvtyggere, og dermed undgå BSE-forurening af animalske produkter til humant konsum (Plantedirektoratet, 2003a).

Tabel 5.9 *Alternative metoder for eliminering af uønskede stoffer i det indtagne foder*

Type	Opbevaring og konservering	Varme-behandling	Fysisk/kemisk	Alternativer
Naturligt forekomne stoffer i planter				
Alkaloider	0	+ kraftfodermidler		Planteavl
Fenoler etc.	+[c]	+		
Fytoøstrogener	+[h]	?		Planteavl, sorter
Cyanogene stoffer[d]	0[e]	++[c]		Planteavl, sorter
Gossypol	0	+		Planteavl, sorter
Nitrosaminer	++	0		
Metalbindere		(+)		Enzymtilsætning
Umættede fedtsyrer	(+)[b]			Effektiv konservering og opbevaring, sorts-valg
Proteiner[f]			Etanol/vand	Planteavl, sortsvalg
- Protease/-enzyminhibitorer	0	+++ +++	Ekstraktion effektiv ved	
- Enzymer	+	+++	sojaprodukter[e]	
- Lectiner		++		
- Allergenes	?			
Foderstofforureninger				
Mikrobielle toksiner				
- på foderplanter				Dyrkning, sortsvalg
- tørfoder	+++			Tørring,
- ensilage	+++[g]			Tæt ensilering
Bakterier:				
- grovfoder	+++	0		God foderhygiejne
- kraftfodermidler	++	+++		
Anaerobe sporer				Optimal ensilering
- ensilage	+++			Se kapitel 3
Klorerede kulbrinter	(+)	0		Undgå forurening
Pesticidrester	(+)[a]	0		Undgå sprøjtning
Radioaktive isotoper	(+)	0		Binding m. Berliner-blåt
Tungmetaller	(+)	0		Undgå forurening af agerjord og planter

0, +, ++: Ingen, lille, stor eliminering af uønskede stoffer ved de forskellig behandlingsmetoder

a) Undgå pesticidforurening af fodermidler
b) Undgå harskning
c) Konservering og tørring (Cheeke & Shull, 1985)
d) Blåsyre kan frigøres ved iblødsætning (Stensig, 1993)
e) de Lange et al. (2000)
f) D'Mello (1995)
g) Givens et al. (2000)
h) Seested et al. (2000).

Derudover findes der et snævrere regelsæt for hvilke foderstoffer, der må anvendes i statsanerkendte økologiske kvægbesætninger. Plantedirektoratet foretager løbende kontrol af indhold og botanisk sammensætning af kraftfoder produceret og markedsført af foderstofindustrien. Der udtages årligt omkring 1000 stikprøver af kvægfoderblandinger. Disse analyseres for blandt andet indhold af animalske bestanddele (protein), patogene mikroorganismer, botaniske urenheder, pesticidrester, tungmetaller, aflatoksin B_1, ochratoksin, dioxiner og dioxinlignende PBC'er, ligesom økologisk foder analyseres for genmodificerede organismer (GMO) (Plantedirektoratet, 2003b).

Det offentliges grænseværdier for maksimalt indhold af uønskede stoffer i fodermidler bestemmes i høj grad af den analysemæssige sikkerhed, hvormed en måling af indhold kan gennemføres i forbindelse med udtagning af kontrolprøver. Indholdet af aflatoksin i foderblandinger er reduceret gennem de sidste 25 år hjulpet på vej af stadigt mere og mere effektive metoder til detektering af aflatoksin i foder og fødevarer. Grænseværdierne for indhold af svampetoksiner, pesticidrester, toksiske kulbrinteforureninger og tungmetaller er blandt andet bestemt af den analytiske sikre detektionsværdi for et specifikt US i en given stikprøve.

5.9 Antinutrielle faktorer og uønskede stoffer i modelkoens foder

Bogens modelko (se kapitel 1) fodres dagligt med 4,6 kg valset byg, 3,2 kg dobbeltlave rapskager og kløvergræsensilage ad libitum. Tabel 5.10 beskriver, hvorvidt disse fodermidler og den samlede foderration kan forventes at bidrage til anitinutrielle virkninger på koens næringsstofudnyttelse, mælkeproduktion, reproduktion, sundhedstilstand eller negative virkninger på mælkens kvalitet til humant konsum eller til videre forarbejdning.

Kløver udgør kun ca. 20 % af plantematerialet i ensilage med foderkode 521 (Møller et al., 2000). De potentielle risici for NNV og PV fra fytoøstrogener og cyanogene stoffer i kløveren (se Tabel 5.5) er ubetydelige. Rapskagerne er dobbeltlave, dvs. et lavt indhold af både erucasyre og glukosinater. En daglig fodring med 3 kg rapskager må dog forventes at have en mindre reduktion i køernes T_3-produktion i skjoldbruskkirtlen, ligesom der må forventes et forhøjet indhold af tiocyanater i mælken (se Tabel 5.8). Der forekommer normalt ingen SPM i græs eller korn med PV eller NAPK. Græsensilagens relativt høje tørstofindhold på 35 % og den relativt lave andel kløver giver gode muligheder for en vellykket ensilering i form af et lavt pH, et lavt smørsyreindhold samt et lavt indhold af anaerobe Clostridium sporer. Listeriaforurening af ensilagen forekommer typisk i form af et mørkt farvet overfladelag under plastikken i wrapballer, eller hvis tildækningen i ensilagestakken har været utilstrækkelig (se kapitel 3). Der er en teoretisk risiko for forurening af ensilagen med små mængder af den giftige ukrudtsplante vårbrandbæger.

Kornet og rapskagerne kan være blevet forurenet med svampetoksiner fra henholdsvis marksvampe og lagersvampe i forbindelse med regnfuldt vejr omkring høst, en utilstrækkelig tørring eller ved en forholdsvis fugtig lagring. De mulige svampetoksiner kan forventes at blive delvis afgiftet i koens vom og lever. Omkring 1-7 % af de delvis afgiftede toksiner kan forventes at blive udskilt i koens mælk, dog uden synlige tegn på NNV eller PV på koen. Der er ingen risiko for aflatoksin M_1-forurening af mælken, da koen ikke fodres med tropisk dyrkede fodermidler.

Tabel 5.10 *Mulige US i modelkoens (se kapitel 1) foder i form af SPM og risici for forskellige FSF samt den forventede NNV og PV på modelkoen og den forventede samt de potentielle risici for forurening af modelkoens mælk*

Fodermidler		Kløvergræsensilage		Valset byg	Rapskager 00
		Græs	Kløver		
Foderkode[a]		521		201	145
US	SPM		Saponiner Fytoøstrogener Tanniner	Fytinsyrebundet fosfat	Glykosinolater Sinapine Myosinase Tanniner
	Potentielle FSF	Anaerobe sporer Listeria Giftige dele af Vårbrandbægre		Salmonella Trichothecener (marksvamp) Zearalenon (marksvamp) Ochratoksin A (lagersvamp)	Trichothecener ?
NNV				Nedsat P-udnyttelse ?	Øget I-behov
PV				Mulig nedsat reproduktion pga. af zearalenon	Nedsat T_3-produktion
NAPK af mælk	Normalt	Anaerobe sporer			Tiocyanat Nedsat jodindhold Spor af goitrin
	Vil kunne forekomme	Nitrit Listeria i mælk		Ochratoksin-α	

a) Møller et al. (2000).

5.10 Afslutning

De almindeligt anvendte friske græsafgrøder har generelt et lavt indhold af naturligt forekomne uønskede stoffer. Rå bælgplantefrø kan indeholde en lang række af sekundære metabolitter, der har en særlig stor negativ virkning i tyndtarmen og i kroppen på kalve og lam, hvorimod udvoksede drøvtyggere med normal vomfunktion er mindre følsomme herfor. Foderteknologisk sænkning af nedbrydningsgraden af f.eks. foderets proteinbestanddele sænker generelt den uønskede virkning af ANF. Forurening af foderet med mikrobielt producerede toksiner, pesticidrester og tungmetaller, der kan overføres til de animalske produkter uden synlige påvirkninger af dyrenes sundhedstilstand og produktionsevne indebærer en latent risiko for sænkning af den sundhedsmæssige kvalitet af fødevarerne til humant konsum. Derudover kan håndtering af muggent foder i stalden påføre mennesker risiko for allergi og respiratoriske lidelser (Clarke, 1988).

Der kan være direkte modstridende effekter af offentlige begrænsninger. Eksempelvis kan nedsat pesticidanvendelse ved bekæmpelse af ukrudt medføre øget udbredelse af giftige ukrudtsplanter. Økologiske malkekøer fodres ofte med rapsfrø, lupinfrø, kløver og lucerne samt med korn og frøprodukter, hvor der kan være en potentiel risiko for forekomst af svampetoksiner produceret af marksvampe. I økologisk kvæghold fodres der således med en række fodermidler med risiko for NNV, PV eller NAPK.

Kompleksibiliteten i forståelsen af ANF kan eksempelvis være, at visse flavoider (fytoøstrogener) ved stor indtagelse kan forstyrre drøvtyggernes reproduktionsevne, men daglig indtagelse af flavoidholdig mælk kan

måske forbygge visse bryst- og prostatacancerformer (Cheeke, 1993). I lighed hermed kan indtagelse af store mængder umættede fedtsyrer indirekte hæmme de lakterende køers mælkefedtsyntese, men samtidig øge mælkens indhold af CLA, der kan have en gunstig kolesterolsænkende virkning og måske virke forebyggende for visse cancerformer.

5.11 Referencer

Anonym 1965. Følgerne for landbruget af radioaktivt nedfald i en katastrofesituation. Grundbog. Landbrugsministeriets oplysningsudvalg vedrørende beredskabsmæssige foranstaltninger. Landbrugsministeriets Oplysningsudvalg, 61 pp.

Arnold, G.W. 1981. Grazing behaviour. In: Morley, F.H.W. (ed.). Grazing animals. World Animal Science, B1., Elsevier sci. Pub. Comp. 79-104.

Cheeke, P.R. 1993. Impacts of livestock production on society, diet/health and the environment. Danville, Illinois, USA, Interstate Pub. 241 pp.

Cheeke, P.R. 1998. Natural Toxicants in Feeds, Forages, and Poisonous Plants. 2. edition. Interstate. Pub., Danville, USA, 479 pp.

Cheeke P.R. & Palo R.T. 1995. Plant toxins and mammalian herbivores: co-evolutionary relationships and anti-nutritional effects. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds.). Recent developments in the nutrition of herbivores: Proceedings of the 4th International Symposium. Held in Clermont-Ferrand, France, 437-456.

Cheeke, P.R. & Shull, L.R. 1985. Natural Toxicants in Feeds, Forages, and Poisonous Plants. Interstate. AVI Pub. Company, Connecticut, USA, 492 pp.

Cherney, D.J.R. 2000. Characterization of forages by chemical analysis. In: Givens, D.I., Oven, E., Axford, R.F.E. & Omed, H.M. (eds.). Forage evaluation in ruminant nutrition. Wallingsford, UK, CABI Pub. 281-300.

Clarke, A.F. 1988. Mycology of silage and mycotoxicosis. In: Stark, B.A. & Wilkinson, J.M. (eds.). Proc. of a conference on "Silage and Health" held in Bristol Veterinary School, Langford, Bristol, UK. Chalcombe Pub. 19-34.

Craig, A.M. 1995. Detoxification of plant and fungal toxins by ruminant microbiota. In: Engelhardt, W. von, Leonhard-Marck, S., Breves, G. & Giesecke, D. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, Growth and Reproduction. Held in Willingen, Germany, 271-288.

D'Mello, J.P.F. 1995. Anti-nutritional substances in legume seeds. In: D'Mello, J.P.F. & Devendra, C. (eds.). Tropical legumes in animal nutrition. Wallingsford, UK, CAB international, 135-172.

D'Mello, J.P.F. 2000. Anti-nutritional factors and mycotoksins. In: D'Mello, J.P.F. (ed.). Farm animal metabolism and nutrition. Wallingford, UK, CAB International, 383-403.

Dasgupta, A.P. & Hull, R.R. 1989. Late blowing of swiss cheese: incidence of Clostridium tyrobutyricum in manufacturing milk. Aust. J. Dairy Technol. 44, 82-87.

Dawson, K.A. & Allison, M.J. 1988. Digestive disorders and nutritional toxicity. In: Hobson, P.N. (ed.). The rumen microbial ecosystem. Elsevier Applied Science, London, 445-459.

de Lange, C.F.M. 2000. Overview of determinants of the nutritional value of feed ingredients. In: Moughan, P.J., Verstegen, M.W.A.V. & Visser-Reyneld, M.I. (eds.). Feed evaluation, Principles and practice. Wageningen, Netherlands, Wageningen Press, 17-32.

de Lange, C.F.M., Nyachoti, C.M. & Verstegen, M.W.A. 2000. The significance of antinutrial factors in feedstuffs for monogastric animals. In: Moughan, P.J., Verstegen, M.W.A.V. & Visser-Reyneld, M.I. (eds.). Feed evaluation, Principles and practice. Wageningen, Netherlands, Wageningen Press, 169-188.

Emanuelson, M. 1994. Problems associated with feeding rapeseed meal to dairy cows. In: Garnsworthy, P.C. & Cole, D.J.A., (eds.). Recent advances in animal nutrition 1994, 189-214.

Ewing, W.N. 1997. The feeds directory, Vol. 1 Context. British Library Cataloguing in Publication Data, 118 pp.

Feil, v.J. & Ellis, R.L. 1998. The USDA perspective on dioxin concentrations in dairy and beef. J. Anim. Sci. 76, 152-159.

Fenlon, D.R. 1988. Listeriosis. In: Stark, B.A. & Wilkinson, J.M. (eds.). Proc. of a conference on "Silage and Health" held in Bristol Veterinary School, Langford, Bristol, UK, Chalcombe Pub. 7-18.

Foley, W.J., Iason, G.R. & McArthur, C. 1999. Role of plant secondary metabolites in the nutritional ecology of mammalian herbivores: How far have come in 25 years. In: Jung, Jr. H.-J.G. & Fahey, G.C. (eds.). Nutritional ecology of herbivores. Proc. of the Vth. int. symp. on the nutrition of herbivores. Held in San Antonio, Texas, USA. American Society of Animal Science, 130-209

Frederiksen, H.J. 1983. Foderkvalitet med henblik på sundhed og mælkekvalitet. In: Østergaard, V. & Neimann-Sørensen, A. (eds.). Optimale foderrationer til malkekoen. Foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion. 551 Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg. København, Frederiksberg Bogtrykkeri, 5.1-5.39.

Givens, D.I., Owen, E. & Adesogan, A.T. 2000. Current procedures, future requirements and the needs for standardization. In: Givens, D.I., Oven, E., Azford, R.F.E. & Omed, H.M. (eds.). Forage evaluation in ruminant nutrition. Wallingsford, UK, CABI Pub. 449-474.

Hermansen, J.E. 1995. Aflatoksin in milk in relation to use of aflatoksin decontaminated feed. 54. Intern rapport, DJF, 16 pp.

Jensen, J.F., Møller, J., Jensen, V., Harring, T., Billeskov, I. & Lunn, G. 2003. Statusrapport pr. maj 2003 fra Følgegruppen for aftalen vedr. foder til kvæg, Landskontoret for kvæg maj 2003, LK-meddelelse 1001a, 4 pp.

Jensen, T.H. 2001. Anaerobe sporer i ensilage, gødning og mælk. Master speciale, Institut for husdyrbrug og husdyrsundhed, KVL, 127 pp.

Jørgensen, K., Larsen, E.H., Petersen, A., Lund, K.H., Hibert, G., Andersen, N.L, Hallas-Møller,T. & Larsen, J.C. 2000. Kemiske forureninger. Overvågningssystem for levnedsmidler 1993-1997. Del 2. Fødevaredirektoratet, Ministeriet for Fødevarer, Landbrug og Fiskeri. Quickly Tryk, 132 pp.

Kristensen, V.F., Enevoldsen, C., Witt, N., Nielsen, P., Kraul, I., Friis, C. Nielsen, T.K. & Wolstrup, C. 1991. Forgiftning forårsaget af ammoniakbehandlet grovfoder, 17. Fællesberetning, Statens Planteavlsforsøg og Statens Husdyrbrugsforsøg, 41 pp.

Kumar, R. & D'Mello, J.P.F. 1995. Anti-nutritional factors in forage legumes. In: D'Mello, J.P.F. & Devendra, C. (eds.). Tropical legumes in animal nutrition. Wallingsford, UK, CAB international, 95-133.

Larsen, B.W. 1998. Betydning af mykotoksiner i fodermidler til malkekvæg, slagtesvin og æglæggende høner. Bachelorprojekt, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, KVL, 57 pp.

Marquardt, R.R. & Frohlich, A.A. 1992. A review of recent advances in understanding ochractoxicosis. J. Anim. Sci. 70, 3968-3988.

Nielsen, G.C. 2002. Fusarium og toksiner. Indlæg på Seminar om planteværn arrangeret af Landbrugets Rådgivningscenter, 4 pp.

McDonald P, Henderson, A.R. & Heron, S.J.E. 1991. The Biochemistry of silage. 5 ed. Great Britain: Chalcombe Pub., 13 Highwoods Drive, Bucks SL7 3PU, 340 pp.

Munksgaard, L., Larsen, J., Werner, H., Andersen, P. & Viuf, B. 1987. Carry-over of aflatoksin from cows' feed to milk and milk products. Milchwissenschaft 43, 165-167.

Møller, J. & Thøgersen, R. 2001. Fusarium er sjældent et problem hos kvæg, LK-meddelelse nr. 930, Landskontoret for kvæg den 12-12-2001, arkiv 4173, 4 pp.

Møller, J., Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegård, K., Hvelplund, T., & Børsting, C.F. 2000. Fodermiddeltabel. Sammensætning af fodermidler til kvæg. Rap. 91. Landbrugets Rådgivningscenter, Landskontoret for kvæg, 52 pp.

Olsnes, S., Refsnes, K. & Pihl, A. 1974. Mechanism of action of the toxic lections abrin and ricin. Nature 249, 627-631.

Petterson, D.S. & Mackintosh, J.B. 1994. The chemical composition of lupin seed in Australia. In: First Australian lupin technical symposium, 39-48.

Pier, A.C. 1992. Major biological consequences of aflatoxicosis in animal production. J. Anim. Sci. 70, 3964-3967.

Plantedirektoratet. 2003a. Bekendtgørelse om ændring af bekendtgørelse om foderstoffer. Bekendtgørelse nr 276 a 22/4-2003. Fødevareministeriet, Plantedirektoratet, j.nr. 0115-5, Schultz Grafisk, 11 pp.

Plantedirektoratet. 2003b. Beretning 2002. Red. L. Bakkesen. Ministeriet for Fødevarer, Landbrug og Fiskeri, 66 pp.

Provenza, F.D. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. Range Management (USA), 48, 2-17.

Reed, J.D., Krueger, C., Rodriguez, G., & Hanson, J. 2000. Secondary plant compounds and forage evaluation. In: Givens, D.I., Oven, E., Azford, R.F.E. & Omed, H.M. (eds.). Forage evaluation in ruminant nutrition. Wallingsford, UK, CABI Pub. 433-448.

Roberts, T.A. 1988. Botulism. In: Stark, B.A. & Wilkinson, J.M. (eds.). Proc. of a conference on "Silage and Health" held in Bristol Veterinary School, Langford, Bristol, UK. Chalcombe Pub. 35-44.

Scan 2003. "European commission. Opinion of the scientific committees on animal nutrition and undesirable substances in feed. Health & consumer protection directorate-general. Directorate C- Scientific Opinions. C2- Management of scientific committees; scientific co-operation and networks." Brussels, 51 pp.

Seested, S., Nørgaard, P. & Ranvig, H. 2000. Faktorer med indflydelse på indholdet af fytoøstrogener i kløver og lucerne og dets påvirkning af den hunlige frugtbarhed hos drøvtyggere. Dansk Veterinærtidsskrift 83, 6-12.

Shull, L. & Cheeke, P. 1983. Effects of synthetic and natural toxicants on livestock. J. Anim. Sci. 57, 330-354.

Smithard, R. 2002. Secondary plant metabolites in poultry nutrition, chap 14. In: D'Mello, J.P.F. (ed.). Poultry Feedstuffs: Supply, Composition and Nutritive Value. CAB international, 237-238.

Stensig, T, Strudsholm, F., Nielsen, E.S., Kjeldsen, A.M, Weisbjerg, M.R., Kristensen, V.F., Andersen, H.R., Hermansen, J.E. & Møller, E. 1993. Beskrivelse af fodermidler. Karakteristika og anvendelse til kvæg, Nr. 26. Landsudvalget for Kvæg, 260 pp.

Thorsen, E. 1996. Giftige planter i kvægets foder. Bacherlorprojekt, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, KVL, KVL. 74

Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Nielsen, E.S. & Strudsholm, F. 1996. Undersøgelse af anaerobe sporer i ensilage, LK-medd. 126, Landskontoret for kvæg den 13-5-1996, Arkiv 4230, 10 pp.

van Kempen, G.J.M. & Jansman, A.J.M. 1994. Use of EC produced oil seeds in animal feeds. In: Garnsworthy, P.C. & Cole, D.J.A. (eds.). Recent advances in animal nutrition 1994, 31-56.

van Soest PJ. 1982. Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books, Inc. Corvallis, OR, 374 pp.

Veldman, A., Meijst, A., Borggreve, J. & Heeres-van der Tol, J. 1992. Carry-over of aflatoksin from cows' food to milk. Anim. Prod. 55, 163-168.

Waghorn, G.C., Adams, R. & Woodfield, D.R. 2002. Deleterious substances in grazed pasture. In: Freer, M. & Dove, H. (eds.). Sheep Nutrition, CSIRO plant Industry, Australia, 333-356.

Weimer, P.J. 1998. Manipulating rumen fermentation: A microbial ecological perspective. J. Anim. Sci. 76, 3114-3122.

Whitlow, L.W., Hagler, W.M.H.B.A. & Diaz, D.E. 2000. Mycotoksins in feeds and their effects on dairy cattle. Moorman's Feed Facts 10, 1-5.

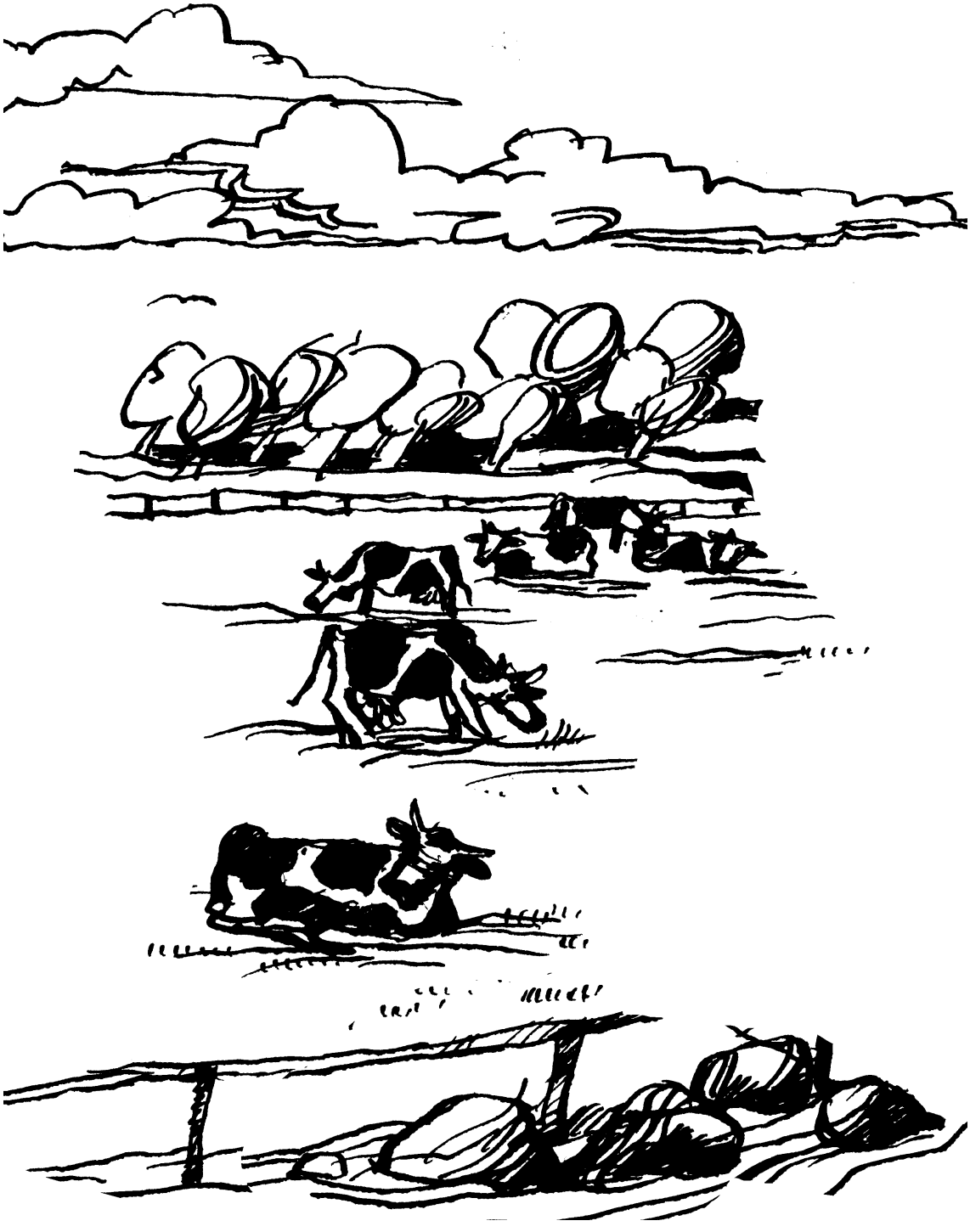
Wilkinson, J.M. 1988. Silage and Health. In: Stark, B.A. & Wilkinson, J.M. (eds.). Proc. of a conference on "Silage and Health" held in Bristol Veterinary School, Langford, Bristol, UK. Chalcombe Pub. 1-8.

Optagelse af foder og drøvtygning

6

af Peder Nørgaard

Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole

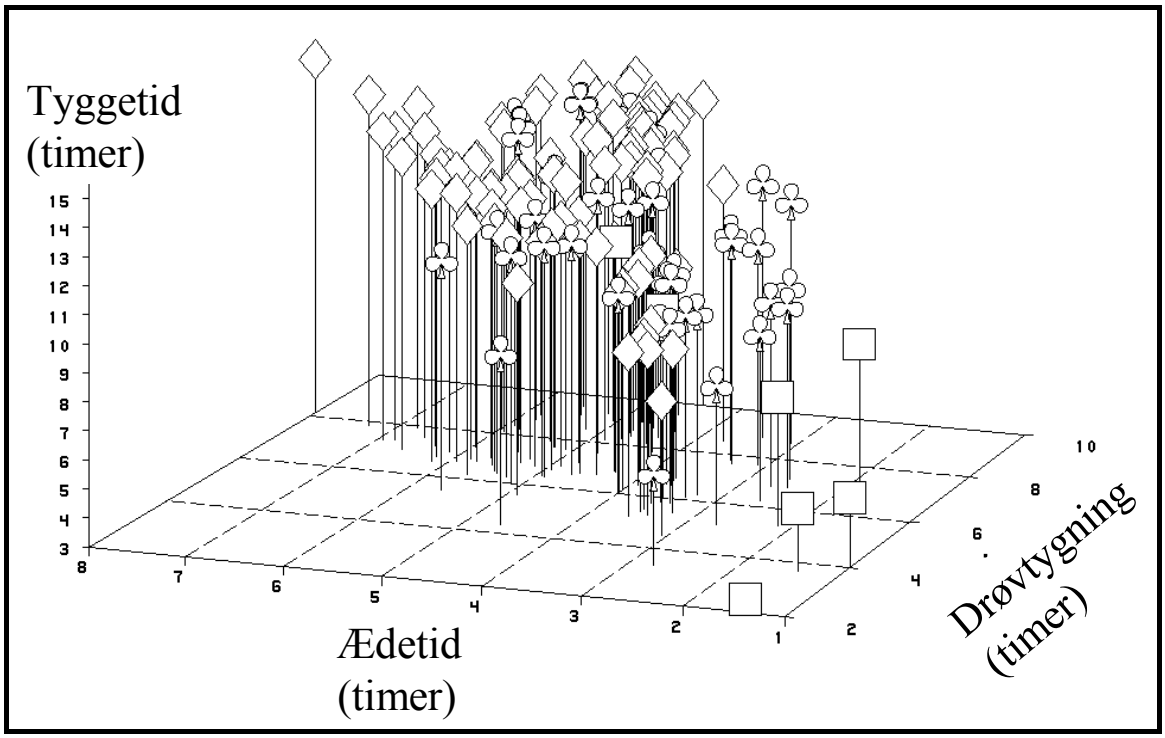


Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi. Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering, DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

6.1 Indledning

Drøvtyggere æder og tygger drøv mere end halvdelen af døgnet. Den daglige tyggetid er bestemt af både typen og mængden af foder. Foderoptagelsens omfang og intensitet i løbet af døgnet er bestemt ud fra mængden af foder, som tildeles og bidrager med en tredjedel af den samlede tyggeaktivitet. Hvis dyret æder alt det tildelte foder, betegnes fodringen som restriktiv, hvorimod fodring efter ædelyst (ad libitum) er betegnelsen for en fodring, hvor en del af det tildelte foder levnes. Dyrets præference for kraftfoder og roer i forhold til ensilage og stråfoder betyder ofte, at koen typisk æder hele den tildelte mængde kraftfoder og roer umiddelbart efter udfodringen og levner en del af den tildelte mængde ensilage og stråfoder. Koen fodres derfor restriktivt med kraftfoder og roer, hvorimod den fodres ad libitum med ensilage og stråfoder. Ad libitum fodring betyder således, at der er foder i krybben hele døgnet. Maksimal foderoptagelse opnås ved ad libitum fodring svarende til, at køerne levner mindst 10-20 % af det tildelte foder.

Velfungerende lakterende køer æder typisk 4-7 timer dagligt og drøvtygger 6-10 timer, som vist i Figur 6.1.



Figur 6.1 *Daglig ædetid (placering af pind på bundplanets 1. akse), drøvtygningstid (placering af pind på bundplanets 2. akse) samt samlet tyggetid (pindenes højde) ved køer fodret ad libitum med grovfoder plus restriktiv tildeling af kraftfoder (◊), restriktiv fodring med både grovfoder og kraftfoder (□) eller fuldfoder (♧).Hver pind angiver en observation af daglig ædetid, drøvtygningstid samt samlet tyggetid fra forsøg publiceret af: Beauchemin et al., 1991, 1994a, 1994b; Beauchemin & Buchanan-Smith, 1989, 1990; Beauchemin & Rode, 1994, 1997; Bodugari et al., 2001; De Boever et al., 1993a,b; Dado & Allen, 1993, 1995, 1996; Grant et al., 1990a,b; Grummer et al., 1987; Kaiser & Combs, 1989; Liboux & Peyraud 1998; Nørgaard, 1981; Santini et al., 1983; Shaver et al., 1988; Soita et al., 2000; Sudweeks et al., 1980; Woodford & Murphy, 1988a,b; Woodford et al,. 1986.*

Foderoptagelse og drøvtygning indgår som en integreret del i fordøjelsen af foderet. Ved tyggeprocesserne under foderoptagelse og drøvtygning findeles de store grovfoderpartikler fra en længde på 1-10 cm til små partikler med en længde på ½-2 mm. Disse partikler er tilstrækkeligt små til at kunne passere ud af vommen og videre til bladmaven, løben og tyndtarmen. Findelingen af foderet under tyggeprocesserne virker som generator for den daglige sekretion af 100-200 l spyt. Opgylpningen af foderboller fra vommen under drøvtygning stimuleres af de samme faktorer, som stimulerer formavemotorikken (Beauchemin, 1991).

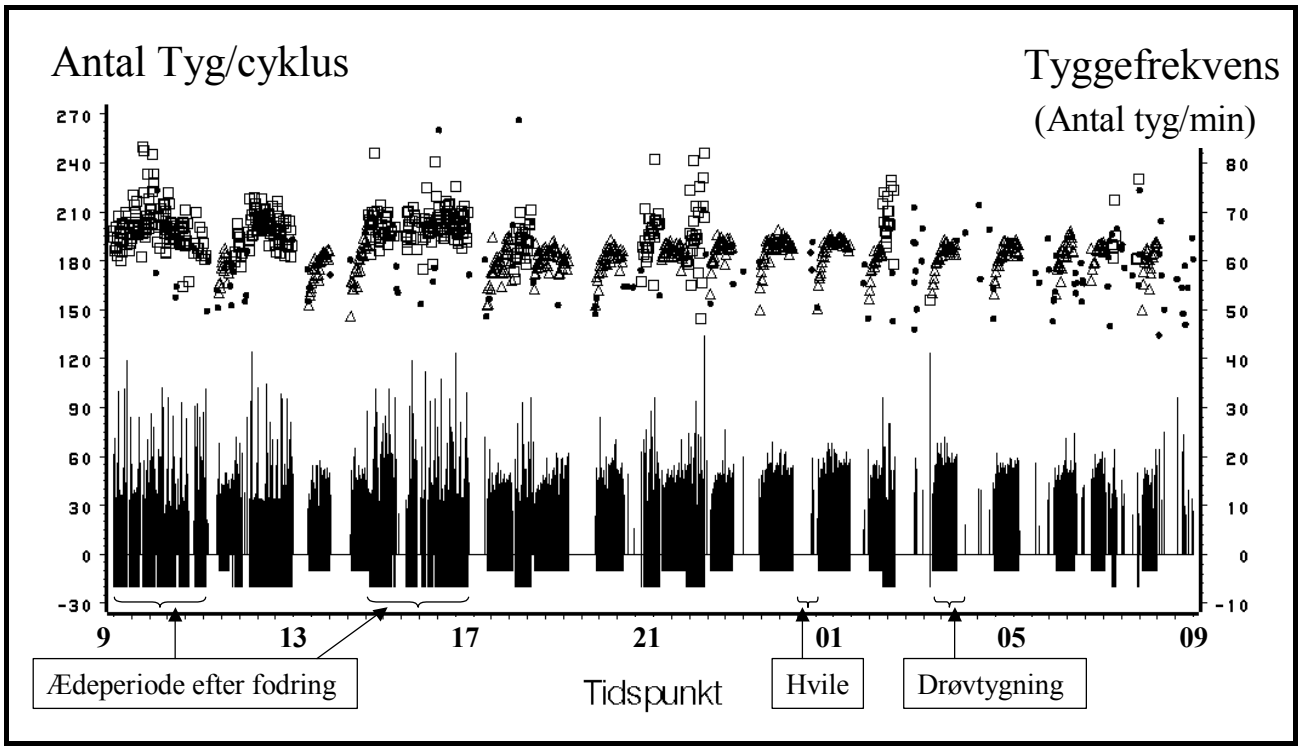
Hastigheden, hvormed foderet ædes og varigheden af den daglige æde- og drøvtygningsadfærd, er bestemt af optagelsen af groft fiberholdigt foder (kg grovfoder træstof/dag), fiberindholdet, smagbarheden og dyrets sult. Ad libitum fodring med ensilage, hø og halm kan stimulere køerne til at drøvtygge i 10-12 timer dagligt. Fodring af højtydende malkekøer med store mængder kraftfoder og andet stærkt findelt foder kan medføre stor foderoptagelse, lille drøvtygningsaktivitet, lav spytsekretion, svag vommotorik, surt vommiljø og langsom mikrobiel biokemisk nedbrydning af foderets cellevægsbestanddele. Den samlede virkning af fodring med store mængder kraftfoder medfører et lavt fedtindhold i mælken samt øget risiko for udvikling af fordøjelsesbetingede lidelser (Nørgaard, 1996). Varigheden af den daglige foderoptagelse og drøvtygning afhænger af optagelsen af grovfoder og er tillige en indikator for, om forgæringsprocesserne i formaverne forløber hensigtsmæssigt, ligesom tyggeaktiviteten afspejler dyrets energibalance og sundhedsstatus ved ad libitum fordring med grovfoder.

6.2 Optagelse af foder

Foderoptagelse

Drøvtyggeres præference for at æde et givet foder afhænger af positive og negative erfaringer i forbindelse med indtagelse af foder med lignende visuelle karakteristika (Provenza, 1995). Ved græsning bides og rykkes totter af græsset. Foderoptagelse er en proces, hvor foderet omsluttes af kæber, læber og tunge i forbindelse med, at det føres ind i mundhulen. Her tilføres 1-7 l spyt/kg tørstof i forbindelse med tygningen, og efterfølgende synkes foderet sammen med spyttet i boller til vommen via spiserøret (Bailey, 1961). Som undtagelse kan nævnes kalvens optagelse af mælk og anden væske, der suges ind i mundhulen og føres videre til løben via spiserør og bollerende.

Foderoptagelsen er ved ad libitum fodrede drøvtyggere fordelt på 6 til 15 måltider over døgnet (Figur 6.2). Ved 2 gange daglig fodring er der typisk 2 hovedmåltider efter morgen- og eftermiddagsfodringen, hver med en varighed på 1-2 timer. Derudover kan der være 4 til 10 mindre måltider á 5-30 minutters varighed i løbet af dagtimerne og enkelte i løbet af natten (Dulphy et al., 1980). Ved restriktiv fodring bestemmes antallet af måltider i større udstrækning af antallet af fodertildelinger.

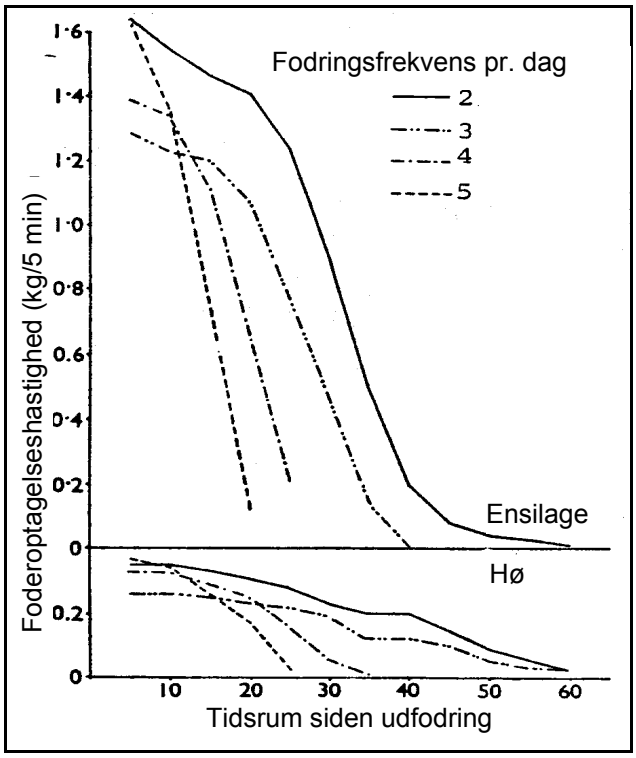


Figur 6.2 *Fordeling af de 12 daglige æde- og 16 drøvtygningsperioder hos en ko fodret restriktivt med græsensilage kl. 9.00 og 15.30. Højden af de enkelte lodrette pinde (\|) angiver antal tyg pr. æde-, drøvtygnings-, eller slikkecyklusser (venstre akse). Lodrette pinde ved cyklusser identificeret som foderoptagelse og drøvtygning er forlænget ned under x-aksen til henholdsvis -20 og -10 (venstre akse). Basis tyggefrekvensen (tyg/minut) i de enkelte æde- (□), drøvtygnings- (△) og slikke- etc. (■) cyklusser er angivet på højre akse.*

Initial ædehastighed

Ædehastigheden er generelt højest lige i starten af et måltid og lavest ved afslutningen af et måltid (Figur 6.3). Den initiale ædehastighed er ædehastigheden i starten af et måltid (Faverdin et al., 1995). Den initiale ædehastighed er indikator for dyrets sult og foderets appetitlighed. Kraftfoder ædes generelt hurtigst og halm langsomst. Ved sultne køer varierer den initiale ædehastighed (g tørstof/min) fra 300 g kraftfodertørstof pr. minut til 50 g halmtørstof pr. minut. Formaling og pelletering af grovfoder kan øge ædehastigheden fra 20 g ufindelt træstof pr. minut til 300 g tørstof pr. minut. Effekten af findeling af grovfoderet på ædehastigheden øges med partikelstørrelse og træstofindhold, da formalet træstof ædes lige så hurtigt som andet formalet tørstof. Halm ædes langsommere end frisk græs og hø og har generelt en lav smagelighed (Baumont, 1996) blandt andet på grund af et højere indhold af strukturgivende fibre som NDF og ADF. Den initiale ædehastighed ved fodring med halm og hø kan øges ved snitning. Hansen (1997) fandt initiale ædehastigheder fra 7-20 g ADF/minut for kvier med en vægt på 400 kg fodret med halm tilsat stigende mængde melasse. Tilsætningen af melasse øgede den initiale ædehastighed og tilsyneladende halmens smagelighed. Det blev tillige fundet, at halmen blev ædt hurtigere ved eftermiddagsmåltidet set i forhold til morgenmåltidet. Mølbak (1999) målte ædehastigheden ved fodring med helsædsensilage til ikkelakterende køer fodret med stigende mængde kraftfoder, svarende til en ensilagetildeling på 85 % af ad libitum indtagelse. Æde-

hastigheden ved testmåltider på 15 minutters varighed før udfodring aftog fra 7,4 til 4,2 g ADF/min ved stigende tildeling af kraftfoder.



Figur 6.3 *Køers foderoptagelseshastighed som funktion af tidsrum siden udfodring ved forskellig fodringsfrekvens med ensilage og hø (Suzuki et al., 1969).*

Ædehastighed

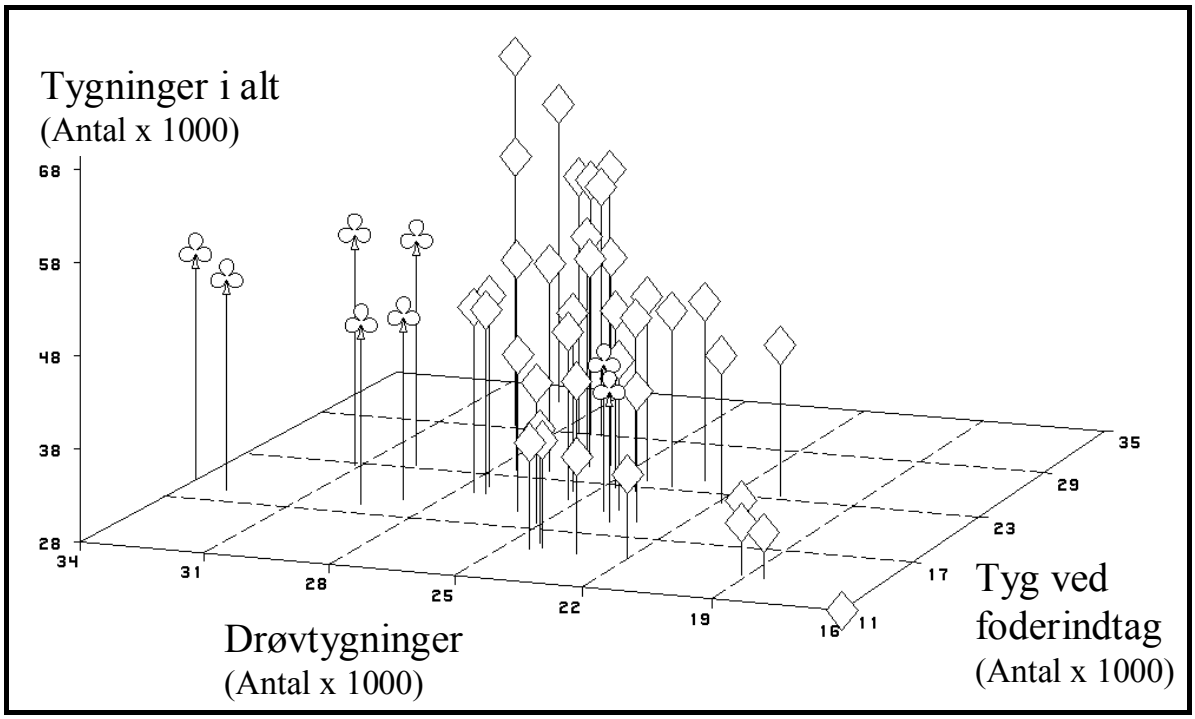
Ædehastigheden kan måles over et måltid på 5 minutters til 2 timers varighed som den mængde foder, der konsumeres pr. tidsenhed. Ædetiden på døgnbasis, eller den tid koen bruger på at indtage en portion foder (min/kg tørstof), kan beregnes som den reciprokke ædehastighed (g fodertørstof/min). Køer anvender typisk 3-4 minutter på at æde 1 kg kraftfoder og ½ time på at æde 1 kg hø. Ædehastigheden er højest i starten og lavest i slutningen af et måltid (se Figur 6.3). Ædehastigheden afhænger både af dyret, foderet, udfodringen og af det omgivende miljø. Restriktivt fodrede dyr æder hurtigt små portioner kraftfoder, hvorimod ad libitum fodrede dyr æder fiberrigt og usnittet foder som f.eks. langt halm langsomt. Grove, fiberholdige hårde strå med en bitter smag optages langsomt eller fravælges til fordel for blødt og sødt græs. Hansen (1997) og Andersen (1998) har ved ædehastighedsundersøgelser på køer, kvier og får påvist, at tilsætning af en melasseopløsning (50-100 g/kg tørstof) på halmen kan øge ædehastigheden (g halm tørstof/min) via en forbedring af halmens sensoriske egenskaber og smag.

Fodermidler med en lille partikelstørrelse, som eksempelvis kraftfoder ædes med en høj hastighed på 100-300 g/min, hvorimod grove og fiberholdige fodermidler, som eksempelvis hø og halm i en lang fysisk form, ædes langsomt med en hastighed på 20-50 g tørstof/min (Beauchemin, 1991; Nørgaard, 1981) og stimulerer køerne til at drøvtygge.

Ædehastigheden (g tørstof/min) af vådt foder som ensilage med et tørstofindhold på under 40 % er generelt 5-20 % lavere end hø og ensilage med tørstofindhold på over 40 % (de Boever et al., 1993a,b). Ædehastigheden af grovfoder kan øges, og ædetiden reduceres ved snitning af grovfoderet.

6.3 Drøvtygning

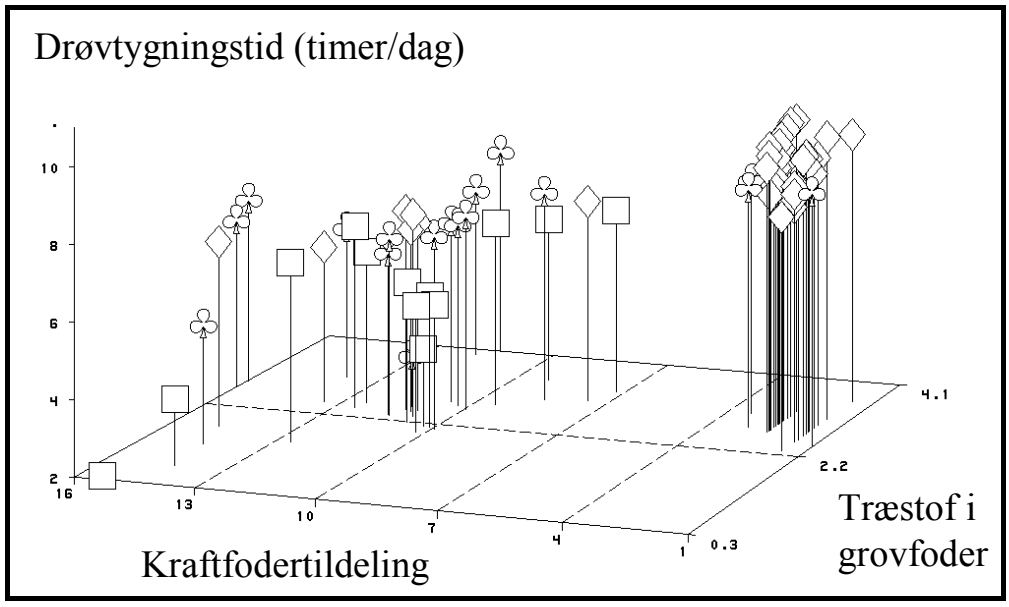
Ved drøvtygning opgylpes portioner (boli) fra toppen af vommens flydelag til munden. Koen tygger herefter 30-60 sekunder på partiklerne i bollen, inden den synkes. Bailey (1961) udtog disse boller direkte fra munden lige efter opgylpning eller lige inden synkningen og fandt en vægt af de opgylpede boller på 30-90 g og en vægt af boller lige inden synkning på 10-40 g. Kvæg opgylper dagligt 100 til 600 flydelagsboller og foretager typisk 19.000-34.000 tyggebevægelser (drøvtygninger) under drøvtygningen som vist i Figur 6.4.



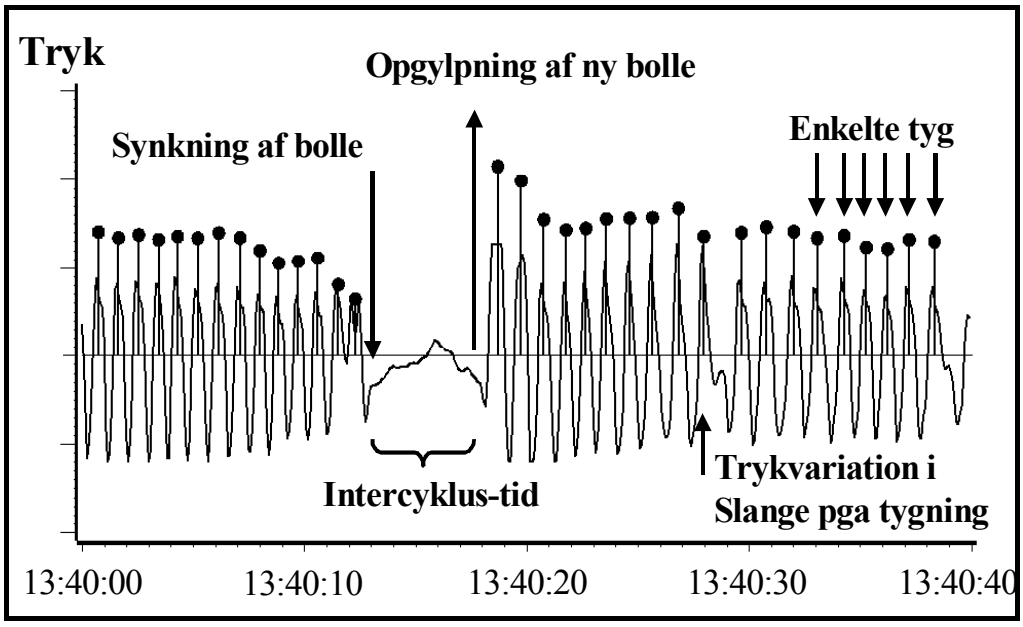
Figur 6.4 *Registrerede antal daglige tyggebevægelser under drøvtygning (placering af pind i bundplanets 1. akse) og foderoptagelse (placering af pind i bundplanets 2. akse), og tygninger i alt (pindenes højde) ved køer fodret med usnittet grovfoder (♧) eller med snittet grovfoder (◇).*
(Beauchemin et al., 1991, 1994a, 1994b; Beauchemin & Buchanan-Smith, 1989, 1990; Beauchemin & Rode, 1994; Dado & Allen, 1993, 1995,1996).

Antallet af drøvtygninger øges med stigende optagelse af grovfoderfibre i en lang fysisk form. De højeste daglige antal timer med drøvtygning er målt ved malkekøer fodret med moderate mængder kraftfoder og en stor daglig indtagelse af grovfoderfibre (Figur 6.5). Der er publiceret forholdsvis få målinger af det daglige antal tyggebevægelser, hvilket blandt andet kan skyldes manglende udvikling af teknisk udstyr og algoritmer til identificering af de enkelte tyggebevægelser under foderoptagelse og drøvtygning.

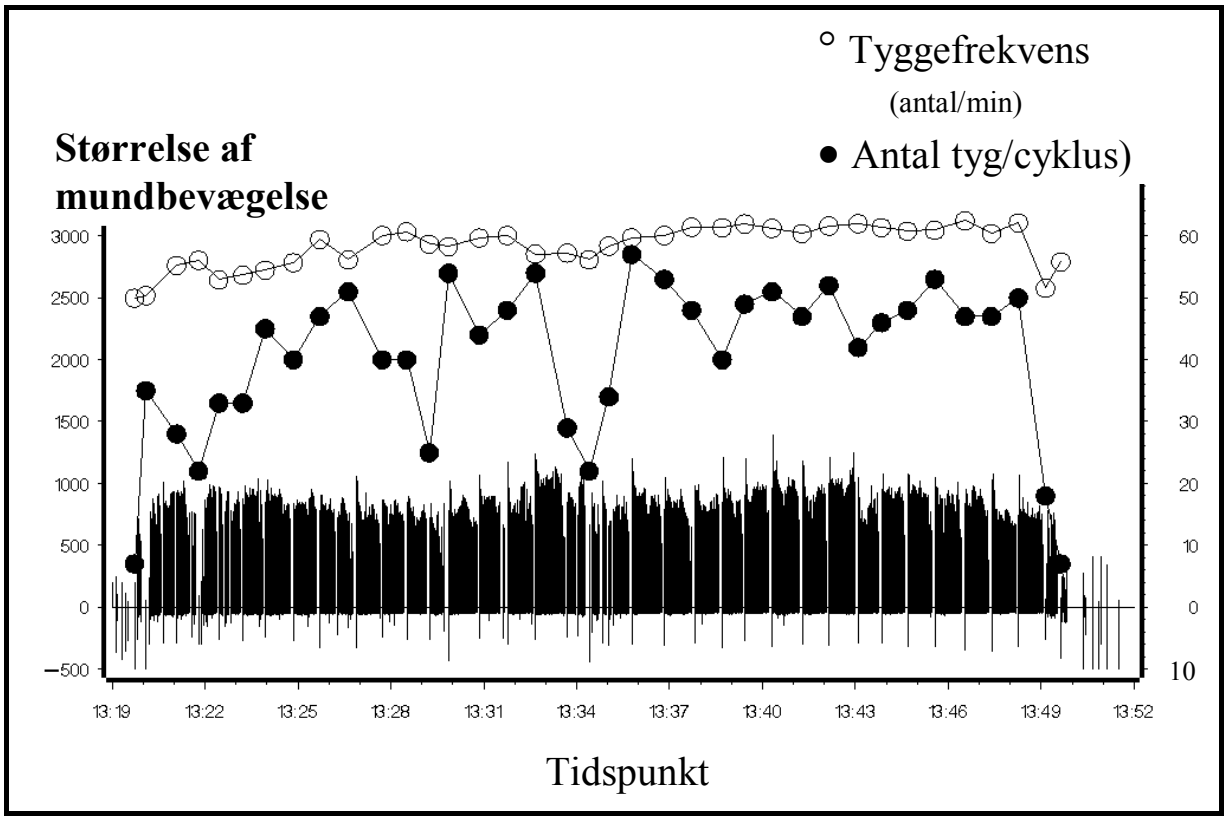
Mens foderbollen drøvtygges, produceres spyt, som konstant løber ned i vommen, hvorimod sekretionen aftager imod hvileniveau, når foderbollen synkes, og tyggeaktiviteten ophører (Figur 6.16). Det formodes, at de mindste partikler i foderbollen løbende synkes sammen med spyttet, hvorfor vægten af foderbollen, som synkes, er lavere end foderbollen, som opgylpes. Det at synke en foderbolle og opgylpe en ny foderbolle varer i alt 4-8 sekunder, og denne tid betegnes intercyklus-tid, som vist i Figur 6.6 og 6.7. Drøvtygningen sker typisk i perioder af ½-1 times varighed, hvor der opgylpes 30-60 foderboller som vist i Figur 6.7. Ved tygningen findeles de store grovfoderpartikler, hvorved adgangen for vommens mikroorganismer fremmes. Kæbebevægelserne under drøvtygning er generelt regelmæssige med hensyn til deres frekvens og størrelse set i forhold til under foderoptagelse og andre typer kæbebevægelser (se Figur 6.8). En del af forklaringen ligger i, at drøvtygningen hovedsagelig sker, medens koen ligger ned i hvile (Nørgaard et al., 2002) i modsætning til foderoptagelse, hvor koen typisk står op og er anspændt i forbindelse med foderoptagelsen.



Figur 6.5 *Daglig drøvtygningstid ved køer som funktion af kraftfodertildeling (kg tørstof/dag) (placering af pind i bundplanets 1. akse) og optagelsen af grovfodertræstof (kg/dag) (placering af pind i bundplanets 2. akse) ved ad libitum fodring med grovfoder plus restriktiv tildeling af kraftfoder (◇), restriktiv fodring med både grovfoder og kraftfoder (□) og fuldfoder (♧).*
(Beauchemin et al., 1994a, 1994b; Beauchemin & Buchanan-Smith, 1989, 1990; Dado & Allen, 1995; Grummer et al., 1987; Le Liboux & Peyraux, 1998; Nørgaard, 1989a; Santini et al., 1983; Sudweeks et al., 1980; Woodford & Murphy, 1988a,b).



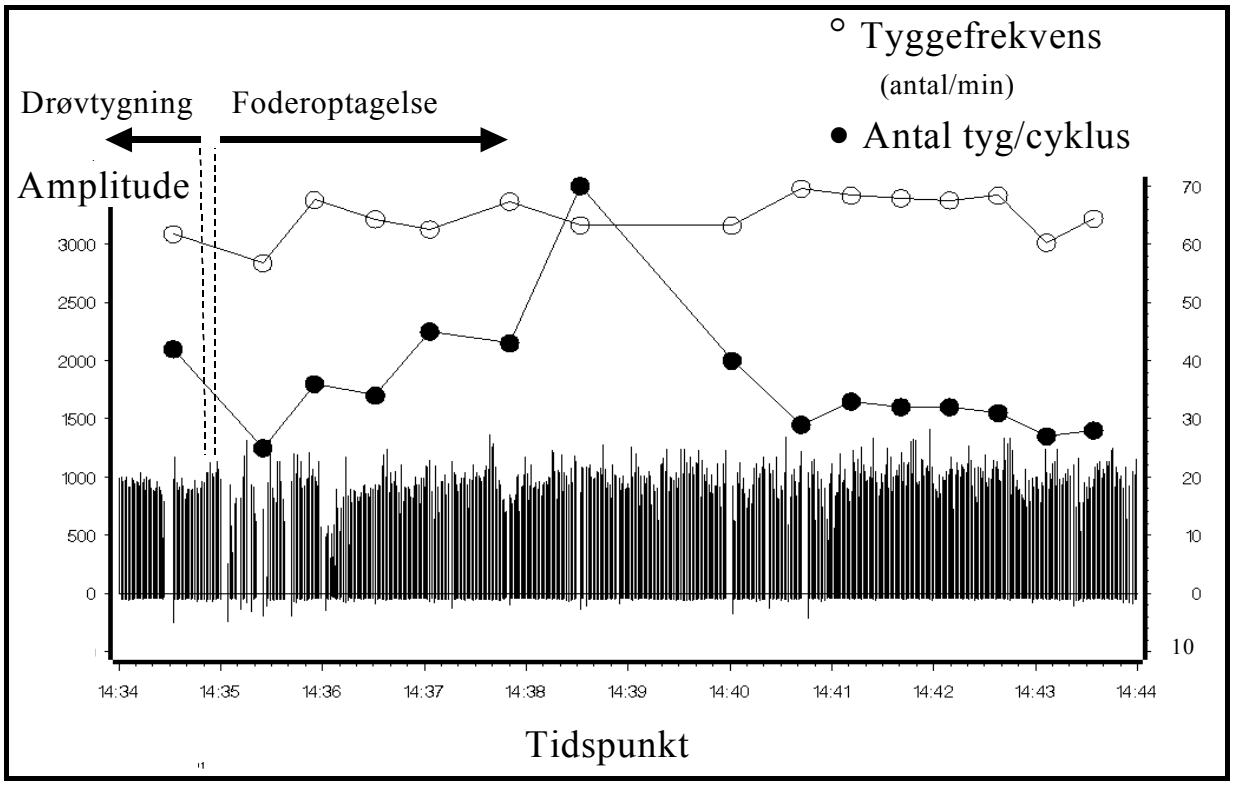
Figur 6.6 *Tryk oscillationer under drøvtygning målt i en væskefyldt slange placeret rundt om koens mule som illustreret i Figur 6.11. Hvert tyg genererer en trykvariation (oscillation) i væsken i slangen, og den relative højde af de enkelte tygge oscillationer = "Amplitude" er markeret med lodrette pinde (i), hvis højde er forholdsvis konstant. Tyggefrekvensen er næsten konstant på omkring 70 tyg/min. Tygningen afbrydes kl. 13:40:13, foderbollen synkes, og tygningen på den næste bolle indledes kl. 13.40:18. Tidsrummet fra synkningen af en foderbolle til opgylpningen af næste bolle betegnes intercyklus-tid.*



Figur 6.7 *Den relative størrelse – amplitude – af de enkelte mundbevægelser (tygninger) er angivet med lodrette pinde (|) og tyggefrekvensen i de enkelte drøvtygningscyklusser i løbet af en drøvtygningsperiode fra kl. 13:19 til kl. 13:39. Størrelsen af de enkelte tygninger er angivet ved højden af de lodrette pinde over nullinien (|), og længden af de enkelte pinde nedad under nullinien angiver tidsintervallet (akse til højre (sekunder)) mellem de enkelte tyg, hvor lange pinde >4 sekunder angiver intercyklus-tiden mellem 2 boli. Antallet af tyg pr. drøvtygningscyklus (●) (højre akse) varierer mellem 10-60, hvorimod tyggefrekvensen (○) (højre akse) stiger jævnt fra 50 i starten af perioden til 62 tyg pr. minut i slutningen af perioden.*

Tyggeperioder

Tyggeaktivitet foregår i 8-20 perioder med en varighed fra 5 minutter til 2 timer jævnt fordelt over døgnet, som illustreret i Figur 6.2. Periodernes varighed øges med stigende daglig drøvtygningstid, som vist i Figur 6.9. Figuren viser et plot af observeret gennemsnitlig varighed på døgnbasis af drøvtygningsperioderne som funktion af antal perioder og daglig drøvtygningstid. Ved ad libitum fodring med et foder med et højt tyggetidsindeks vil koen døgnet igennem veksle mellem at æde, holde pause og drøvtygge i perioder fra 5 til 60 minutters varighed. På Figur 6.2 ses et langt måltid fra kl. 15.30 til 16.53, efterfulgt af en pause på et kvarter inden en drøvtygningsperiode af 35 minutters varighed indledes. Denne drøvtygningsperiode afløses kl. 17.55 af en kort ædeperiode på 13 minutter, hvorefter koen 3 minutter senere kl. 18.22 begynder at drøvtygge i 46 minutter. Herefter holder koen en tyggepause på 35 minutter, inden næste drøvtygningsperiode indledes kl. 19.43. Drøvtygningsperioden efterfølges af en ny pause på 14 minutter, inden koen igen kl. 20.44 æder i 24 minutter, holder en pause på 3 minutter og drøvtygger efterfølgende i 37 minutter, æder i 22 minutter og drøvtygger i 30 minutter inden en pause på 36 minutter.

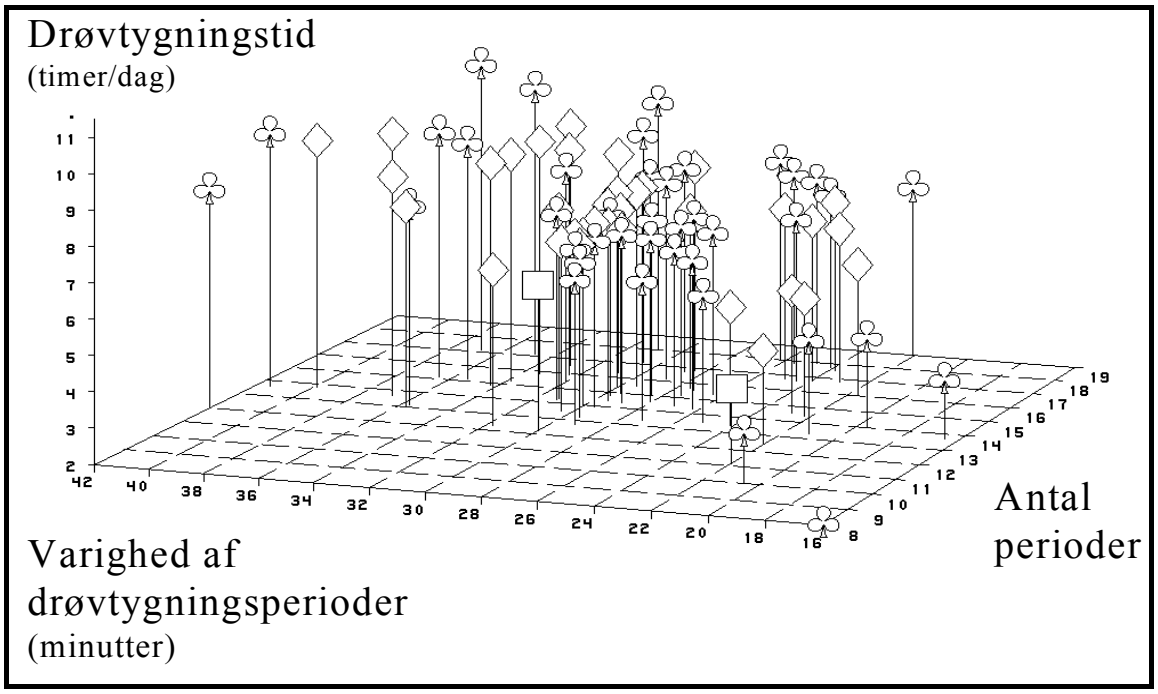


Figur 6.8 *Plot af tyggefrekvens, antal tyggebevægelser i slutningen (til venstre) af en drøvtygningsperiode og den efterfølgende foderoptagelsesperiode tyg pr. cyklus og den relative amplitude (størrelse af mundbevægelser) ved de identificerede. Den relative størrelse af de enkelte kæbebevægelser er angivet (|), tidsintervallet mellem de enkelte tyggebevægelser (|) er illustreret med pinde under linie (enhed højre akse i sekunder), antal tyg/cyklus (●) samt tyggefrekvens (○) i de enkelte cyklusser ved skift fra drøvtygning til foderoptagelse kl. 14:35.*

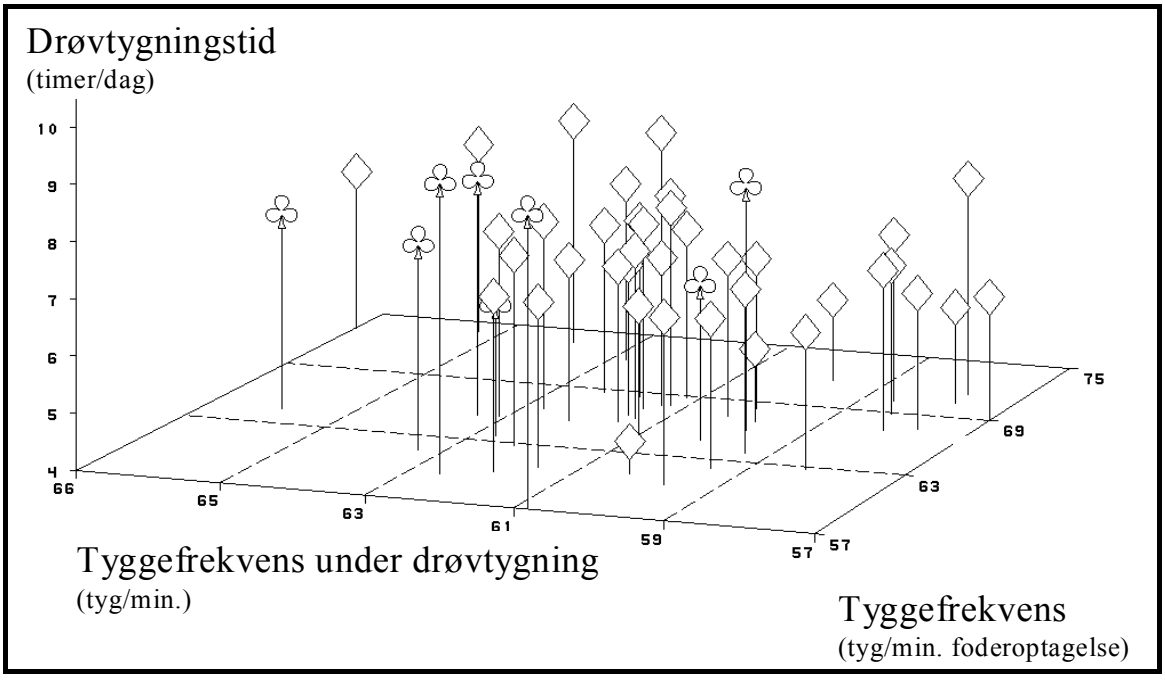
De enkelte tyggeperioder består af 10-100 segmenter (cyklus) med intensiv tygning efterfulgt af korte pauser på 2 til 10 sekunders varighed. Under drøvtygning er varigheden af disse segmenter meget regelmæssige, og de betegnes ofte som cyklusser, som illustreret i Figur 6.6. Figur 6.7 viser, at der typisk er 30 til 60 tygninger pr. drøvtygningscyklus og mindre variation i antal tyg pr. minut**.**

Drøvtygningstid

Drøvtygning stimuleres ved fodring med grovfoder i en lang fysisk form som eksempelvis græs, græsensilage og hø. Køernes drøvtygning stimuleres af optagelse af fiberrigt grovfoder i en lang fysisk form, hvorimod fint formalede fodermidler med en lille partikelstørrelse og et lavt fiberindhold som eksempelvis kraftfodermidler kun giver en svag stimulering af drøvtygningen. Freer & Campling (1965) fandt ved fodring af goldkøer udelukkende med kraftfoder eller fint formalet hø 1-2 timer med tripplekontraktioner i netmaven (se Figur 6.12) uden regelmæssige kæbebevægelser.



Figur 6.9 *Observeret daglig drøvtygningstid, antal daglige drøvtygningsperioder (placering af pind i bundplanets 2. akse) og deres gennemsnitlige varighed (placering af pind i bundplanets 1. akse) med køer fodret med usnittet grovfoder (♧), med snittet grovfoder (◇) eller pelleteret grovfoder (□) (Beauchemin et al., 1991, 1994a, 1994b; Beauchemin & Buchanan-Smith, 1989, 1990; Beauchemin & Iwaasa, 1993; Beauchemin & Rode, 1994; Campling, 1966; Dado & Allen, 1993, 1995, 1996; Liboux & Peyraud, 1998; Luginbuhl et al., 2000; Nørgaard, 1989b; Woodford & Murphy, 1988a).*



Figur 6.10 *Observerede tyggefrekvenser under drøvtygning (placering af pind i bundplanets 2. akse) og foderoptagelse (placering af pind i bundplanets 1. akse) ved forskellige daglige drøvtygningstider med lakterende køer fodret med usnittet grovfoder (♧) eller snittet grovfoder (◇). (Beauchemin et al., 1991, 1994a, 1994b; Beauchemin & Buchanan-Smith, 1989, 1990; Beauchemin & Rode, 1994; Dado & Allen, 1993, 1995).*

Beauchemin et al. (1994c) fandt, at køer fodret med 5 kg hele bygkerner, hvedekerner eller majskerner plus et mineralstoftilskud drøvtyggede henholdsvis 31, 26 og 16 minutter pr. kg korntørstof. I lighed hermed fandt Morgan & Campling (1978) forøget daglig drøvtygningstid ved tilskud af 3 kg hel byg, hel havre eller formalet havre til køer fodret restriktivt med 4 kg hø. Stigning i den daglige drøvtygningstid var på henholdsvis 9, 13, og 3 min pr. kg hel bygkerne-, hel havrekerne- og formalet havretørstof. Morgan & Campling (1978) fandt i samme undersøgelse 55 % af den udfodrede mængde bygkerner og 30 % af den udfodrede mængde havrekerner i gødningen. En regressionsanalyse på 15 publicerede undersøgelser med 68 observationer og med en variation i kraftfoderoptagelsen fra 2 til 18 kg/dag som supplement til forskellige typer grovfoder viste en drøvtygningstid på 28±8 min/kg NDF i kraftfoderet med tendens til højere værdier ved fodring med dampvalset byg sammenlignet med formalet (se kapitel 17). Formaling af ingredienserne til kraftfoderblandinger reducerer partikelstørrelse fra f.eks. 3,7 mm for hele bygkerner til 1-2 mm for byg formalet gennem et 2,4 mm sold i en hammermølle (Bölöni, 1980). Den gennemsnitlige partikelstørrelse i formalet kraftfoder er dermed væsentligt større end den typiske partikelstørrelse i fæces målt ved sigtning på 0,3 mm (Martz & Belyea, 1986) og 1-2 mms længde målt ved billedbehandlingsteknik, hvilket kan forklares ved, at kraftfoderpartikler har været gylpet op og er blevet reduceret via drøvtygningen. Figur 6.5 viser plot af observationer over daglig drøvtygningstid som funktion af kraftfodertildeling og mængde træstof i grovfoderet. Den daglige drøvtygning varierer fra 2 til 11 timer. De højeste observerede daglige drøvtygningstider på 11 timer er målt på køer med en daglig optagelse af grovfodertræstof på 3-4 kg og ved en kraftfodertildeling på 1-4 kg tørstof. Den korteste daglige drøvtygningstid 2 timer/dag er målt, hvor grovfoderet har været pelleteret, eller optagelsen af grovfodertræstof har været lav. Figuren viser ingen observationer af drøvtygning ved høje kraftfodertildelinger på over 16 kg, ligesom optagelsen af grovfodertræstof maksimalt udgør 4 kg dagligt. En stor daglig optagelse af fiberrigt grovfoder forudsætter meget sultne køer i negativ energibalance, hvilket er svært at opnå ved daglige kraftfoderoptagelser på over 12 kg.

Den gennemsnitlige tyggefrekvens er generelt lavere under drøvtygning end i forbindelse med foderoptagelse (Figur 6.10). Beauchemin et al. (1994a,b) målte gennemsnitlige daglige tyggefrekvenser fra 57 til 66 tyg pr. minuts drøvtygningstid ved malkekøer. De laveste tyggefrekvenser er observeret i korte drøvtygningsperioder målt på køer fodret med små eller moderate mængder grovfodertræstof. De højeste tyggefrekvenser under drøvtygning er målt i forbindelse med lange drøvtygningsperioder på malkekøer med en forholdsvis stor daglig optagelse af grovfodertræstof. Snitning af grovfoder har tilsyneladende ingen systematisk virkning i de observerede tyggefrekvenser ved hverken foderoptagelse eller drøvtygning

6.4 Tyggeaktivitet

Daglig tyggetid

Den samlede tyggeaktivitet omfatter findeling af foder under foderoptagelse og drøvtygning. Varigheden af foderoptagelsen ved ad libitum fodring med grovfoder udgør typisk 30-45 % af den samlede tyggetid på 2-16 timer dagligt som vist i Figur 6.1. Den daglige tyggetid øges generelt med øget foderoptagelse og øget optagelse af ikke formalede grovfoderfibre. Freer & Campling (1965) fandt ved ad libitum fodring af goldkøer udelukkende med formalet foder en daglig tyggetid på kun 2-3 timer. Findeling af grovfoderet via snitning, formaling og

pelletering reducerer grovfoderets stimulerende virkning på den tid, dyrene bruger på at æde og drøvtygge.

De korteste publicerede daglige tyggetider hos lakterende køer er målt ved restriktiv fodring 12 gange dagligt (Nørgaard, 1989a). Den daglige ædetid, drøvtygningstid og samlede tyggetid stiger ved stigende andel lang halm i rationen (Tabel 6.1). De højeste daglige tyggetider på 16 timer er målt på køer fodret ad libitum med lucernehø plus 4 kg kraftfoder (Beauchemin et al., 1994b). Varigheden af den daglige ædetid og drøvtygningstid er delvis koblede. Kombinationer af mere end 4 timers foderoptagelse og færre end 4 timers daglig drøvtygning er ikke observeret i de publicerede undersøgelser, som er vist i Figur 6.1. Figur 6.1 viser ingen observationer fra ad libitum fodring, hvor lakterende køer har ædt foderet på mindre end 3 timer og samtidig drøvtygget mindre end 7 timer dagligt. Sammenblanding af ensilage og kraftfoder til en fuldfoderblanding påvirker tilsyneladende ikke antallet af timer anvendt til foderoptagelse, drøvtygning og samlet tygning ved de forholdsvis få undersøgelser, som er vist i Figur 6.1. Den daglige tyggetid ved malkekøer aftager med stigende tildeling af kraftfoder. Martz & Belyea (1986) refererer et forsøg med malkekøer fodret ad libitum med lucernehø høstet før eller efter blomstring. Den daglige tyggetid aftog fra 16 til 11 timer ved en stigende andel kraftfoder fra 20 til 71 %. Ved samme kraftfoderandel var den daglige tyggetid 2 timer kortere ved fodring med lucernehø høstet på et tidligt udviklingstrin sammenlignet med lucernehø høstet sent. En lav daglig tyggeaktivitet (<10 timer) ved ad libitum fodring indicerer høj og rigelig energiforsyning med risiko for fedning og for vomacidose.

Tabel 6.1 *Daglig tyggetid, vommotorik, pH i vom samt nedbrydningshastighed af formalet halm i vommen ved malkekøer fodret restriktivt 12 gange dagligt med formalet foder plus stigende % langhalm i foderrationen (Nørgaard, 1989a,b)*

		Andel lang halm (%)		
	Enhed	4	10	20
Foderoptagelse	kg tørstof/døgn	16	16	16
Ædetid	min/døgn	83	85	104
Drøvtygningstid	min/døgn	130	220	400
Samlet tyggetid	min/døgn	220	310	510
Vommotorik	antal kontraktionsserier/min	1,1	1,1	1,3
pH i vomsaft		5,8	6,1	6,2
Nedbrydning af formalet halm in sacco i vom	% nedbrudt tørstof efter 48 timer	19	32	35

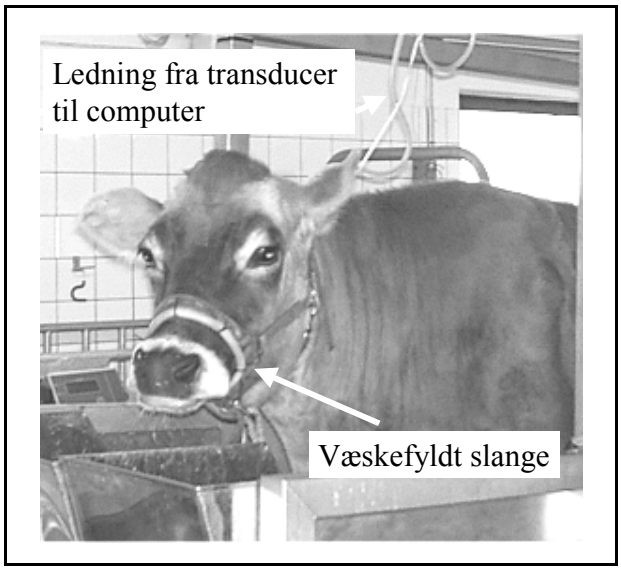
De højeste observerede daglige tyggetider på 18-20 timer er målt på lakterende køer i negativ energibalance og med en høj daglig optagelse af grovfoderfibre på 4-5,5 kg grovfodertræstof. Nørgaard et al. (2001) observerede hypertyggeaktivitet på 18-19 timer dagligt ved høfodrede højdrægtige får i negativ energibalance med lavt blodsukker og stærkt forhøjede ketonstofkoncentrationer i blodet. Varigheden af den daglige tyggeaktivitet ved ad libitum fodrede dyr kan anvendes som biologisk indikator for drøvtyggernes næringsstofstatus og energibalance. Mange timers daglig tyggeaktivitet (>16 timer/dag) ved lakterende køer eller får indicerer en utilstrækkelig energiforsyning og et stort behov for tilskudsfoder. Resultater fra Beauchemin & Rode (1994; 1997) viste, at et stigende foderniveau til lakterende køer medførte en større daglig tilvækst fra 0 til 0,7 kg/dag og en lavere daglig tyggetid svarende til en nedgang i den daglige tyggetid på 4-5 timer/kg tilvækst ved ad libitum fodring med grovfoder suppleret med restriktiv tildeling af kraftfoder.

Tyggebevægelser

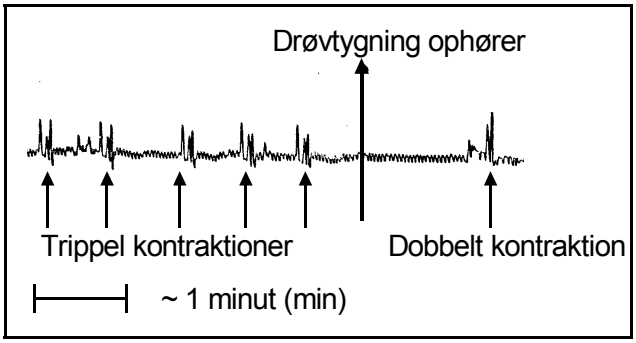
Lakterende køer tygger dagligt 10.000-25.000 gange i forbindelse med optagelsen af foderet, (Figur 6.4), hvilket svarer til en tyggefrekvens på 60-75 gange pr. minut og en basis tyggerytme på 70 til 90 tyg pr. minut (se Figur 6.2). Køerne kan holde korte pauser i tygningen, som sænker den gennemsnitlige tyggefrekvens, uden at basis tyggerytmen ændres. Tyggefrekvensen og -rytmen er typisk 5-20 % lavere under drøvtygning set i forhold til under foderoptagelse. Tyggefrekvensen er ofte lavest i starten af en drøvtygningsperiode, der påbegyndes efter ½-1 times hvile uden tyggeaktivitet, som vist i Figur 6.2.

Målemetoder

Registrering af tyggeaktiviteten kan ske ved visuel iagttagelse af dyrenes adfærd blandt andet via brug af videoteknik, ved måling af kæbebevægelserne (se Figur 6.11 og 6.6), registrering af de karakteristiske lyde under foderoptagelse og drøvtygning (Schleisner et al., 1999). Ædeperiodernes varighed kan tillige registreres ved placering af vægte under fodertruget (Dado & Allen, 1993), ligesom drøvtygningsadfærden kan måles ved registrering af perioder med trippelkontraktioner i netmaven (Figur 6.12).



Figur 6.11 *Tyggegrime med væskefyldt slange rundt om koens mule og med ledning fra væske-tryktransducer til computer, hvor væsketrykdataene opsamles og lagres.*



Figur 6.12 *Trykvariationer i netmaven i slutningen af en liggende drøvtygningsperiode og efter ophør af drøvtygning (Nørgaard, 1989a).*

Lakterende køer foretager dagligt samlet 28.000 til 70.000 tyggebevægelser, som vist i Figur 6.4. Der sker en parallel stigning i antallet af daglige tyggebevægelser under drøvtygning og foderoptagelse. Dette kan bl.a. forklares ved, at drøvtygningen forudsætter en grovfoderoptagelse. Grovfoder stimulerer både tyggeaktiviteten under foderoptagelse og drøvtygning. Antallet af tyggebevægelser under foderoptagelse er typisk 10-30 % lavere end antallet af tyggebevægelser under drøvtygning på trods af, at køerne typisk anvender 20-40 % mere tid på drøvtygning end på foderoptagelse. Køerne tygger typisk 10-20 % hurtigere under foderoptagelse end under drøvtygning. Figur 6.2 illustrerer, hvorledes tyggefrekvensen i de enkelte drøvtygningsperioder typisk starter ved en lav frekvens på 50 tyg/minut for de første boli i en drøvtygningsperiode og gradvis stiger til et niveau på godt 60 tyg/minut i slutningen af de enkelte perioder. Til sammenligning er tyggefrekvensen ved hovedmåltider kl. 9 og 15 fra 65 til 70 tyg pr. minut.

Tyggetidsindeks

De enkelte fodermidler kan tillægges en additiv tyggetid (min/kg tørstof), som beskrevet i kapitel 17. Denne tyggetid refererer til en standard ko med en størrelse på 600 kg, en fodring tæt på ad libitum og som konsekvens heraf en langsommere ædehastighed og længere ædetid end ved restriktiv fodring. Små drøvtyggere som får og kvier tygger længere tid på et kg hø end køer med en vægt på 600 kg. I franske tyggetidsundersøgelser på får og kvier relateres tyggetiden til dyrenes metaboliske vægt (min/kg tørstof/vægt^{0,75}). Nørgaard (1983) foreslog en vægtkorrektion af tyggetiderne for de enkelte fodermidler ud fra dyrenes metaboliske vægt: aktuel tyggetid = standard tyggetid (min/kg tørstof) × (550/vægt)^{0,75}. Mertens (1997) har påvist, at ved ad libitum fodring er NDF-optagelsen proportional med drøvtyggernes legemsvægt, hvilket forudsætter, at tyggetiden pr. kg NDF stiger proportionalt med den reciprokke legemsvægt. Med dette udgangspunkt kan den aktuelle tyggetid (vægt) alternativt beregnes som: standard tyggetid (min/kg tørstof) × (600/vægt). En af usikkerhederne i denne korrektion består i dyrenes varierende huld. En stigning i huldkarakteren fra 3 til 4 svarer typisk til en vægtstigning på 12-16 %, uden at størrelsen af munden eller formaverne øges.

6.5 Foderoptagelse og tyggetidsindeks

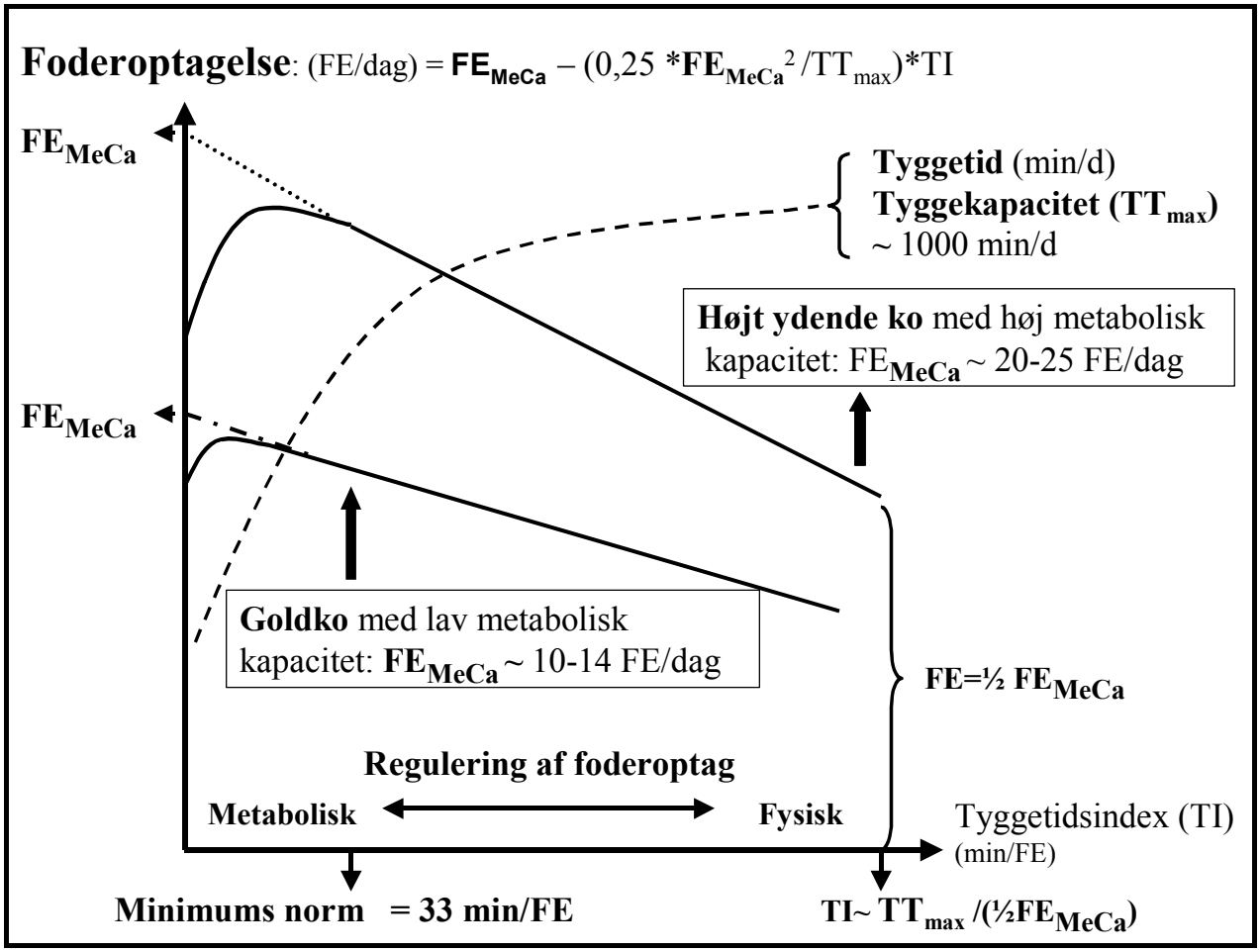
Køernes optagelse af nettoenergi (FE/dag) ved ad libitum fodring med grovfoder aftager med stigende tyggetidsindeks (TI) (min/FE) for den samlede foderration som vist i Figur 6.13, hvor TT_{max} betegner den maksimale daglige tyggekapacitet (min/døgn). Den lineære relation (formel 6.1) gælder for rationer hvor:

$$30 \text{ min/FE} < TI < 2 \times TT_{max} / FE_{MeCa}$$

og ved en daglig foderoptagelse:

$$\tfrac{1}{2}\, FE_{MeCa} < FE < FE_{MeCa} \times (1\text{-}7{,}5 \times FE_{MeCa} / TT_{max}).$$

FE_{MeCa} beskriver dyrets eller dyregruppens teoretiske maksimale foderoptagelse (FE/d) i en teoretisk fodringssituation, hvor foderets fylde i fordøjelseskanalen er nul, og rationens tyggetidsindeks er nul. Lakterende køer har højere FE_{MeCa} værdier end ikke-lakterende køer, ligesom ungtyre med høj vækstkapacitet har højere FE_{MeCa} værdier end stude ved samme vægt, men med en mindre vækstkapacitet (Nørgaard & Mølbak, 2001).



Figur 6.13 *Køers foderoptagelse ved ad libitum fodring med grovfoder som funktion af koens metaboliske kapacitet (FE_{MeCa}), tyggekapaciteten (TT_{max}) og rationens tyggetidsindeks (TI) (min/FE) ved en højtydende ko med stor metabolisk kapacitet samt en goldko med lav metabolisk kapacitet. Model modificeret efter Nørgaard & Mølbak (2001).*

Formel 6.1

$$FE = FE_{MeCa} - b \times TI\ (min/FE) = FE_{MeCa} - (0.25 \times FE_{MeCa}^{2}/TT_{max}) \times TI\ (min/FE)$$

Formel 6.2

$$b \sim 0.25 \times FE_{MeCa} \times FE_{MeCa}/TT_{max}$$

Hældningen (b) på kurverne i Figur 6.13 udtrykker nedgangen i foderoptagelsen ved stigende tyggetidsindeks af rationen. Estimaterne for b og FE_{MeCa} er tæt korrelerede på tværs af forskellige dyregrupper med varierende foderoptagelseskapacitet (formel 6.2). b-værdien kan således estimeres som en funktion af dyregruppens FE_{MeCa} værdi og TT_{max}, der typisk er 1000-1200 min/-døgn. Ved matematisk at gange igennem med FE og efterfølgende differentiere ligning (1), kan den maksimale varighed af den daglige tyggeaktivitet (TT_{max}) beregnes. Der kan forventes en daglig tyggetid på TT_{max} ~ 16-17 timer ved ad libitum fodring med et ernæringsmæssigt afbalanceret grovfoder med et tyggetidsindeks (min/FE) > 2 × TT_{max} /FE_{MeCa}. Nørgaard & Mølbak (2001) påviste FE_{MeCa} værdier for malkekøer på 20-25 FE ved fodring med rationer med et tyggetidsindeks på 20-30 min/FE. Maksimal daglig tyggeaktivitet (TT_{max}) på 1000 min/-dag kan forventes ved fodring med rationer,

hvor tyggetidsindeks > 80-100 min/FE. Tilsvarende fandt Nørgaard & Mølbak (2001) lave FE_{MeCa} værdier på 10-14 FE ved udvoksede, ikke drægtige og ikke-lakterende køer. Maksimal daglig tyggeaktivitet findes ved ad libitum fodring med et ernæringsmæssigt velafbalanceret grovfoder med et tyggetidsindeks >140-160 min/FE.

6.6 Spytsekretion

Drøvtyggernes spyt er en tyndtflydende, let slimet, basisk væske med et pH på omkring 8,4, et osmotisk tryk tæt på blodets værdi og et askeindhold på omkring 1 %. De vigtigste bestanddele er vand, muccoproteiner, natrium, bikarbonat, fosfat, kalium, klorid, kalcium, magnesium og urea (se Tabel 6.2) samt andre små molekyler og hormoner. Det høje indhold af natrium, fosfor, klorid og urea i spyttet bidrager til recirkuleringen fra blod til fordøjelseskanalen. Der overføres således dagligt 100-200 l væske, 500-700 g natrium, 50-100 g fosfor som fosfat samt 2-30 g N i urea fra blodet til vommen via spyttet. Til sammenligning optager køer dagligt 40-100 l vand, 15-40 g natrium, 40-80 g fosfor og 100-500 g N via foderet. Spyttet bidrager således væsentligt til sikring af et gunstigt vommiljø med hensyn til væskegennemstrømning, pH og osmotisk tryk samt indhold af natrium, bikarbonat, fosfater samt i mindre udstrækning kvælstof. Et lavt Na/K forhold i spyttet er typisk påvist i forbindelse med udbinding af køer på forårsgræs med et lavt natrium- og et højt kaliumindhold. Det lave Na/K forhold i spyttet kan medføre et lavt Na/K i vomvæsken, der medfører en reduceret transport af Mg over vomepitelet til blodet og dermed øges risikoen for en lav Mg status og udvikling af græstetani. Spyttets pH, osmotiske tryk samt dets indhold af bikarbonat og urea er tæt relateret til henholdsvis pH, osmotisk tryk, bikarbonat- og ureaindhold i blodet, som vist i Tabel 6.3.

Tabel 6.2 *Karakteristika ved blandet spyt fra køer (Bailey & Balch, 1961; Kay, 1966; Pratas, 1992)*

	Enhed	Variation
Tørstof	%	1,0-1,04
pH		8,2-8,5
Natrium	mM	90[a]- 160
Kalium	mM	5-80[a]
Ca	mM	1-2
Mg	mM	1-2
Bikarbonat	mM	120-134
Fosfat	mM	5 - 30
Klorid	mM	4-20
Urea[b]	mM	1 -10

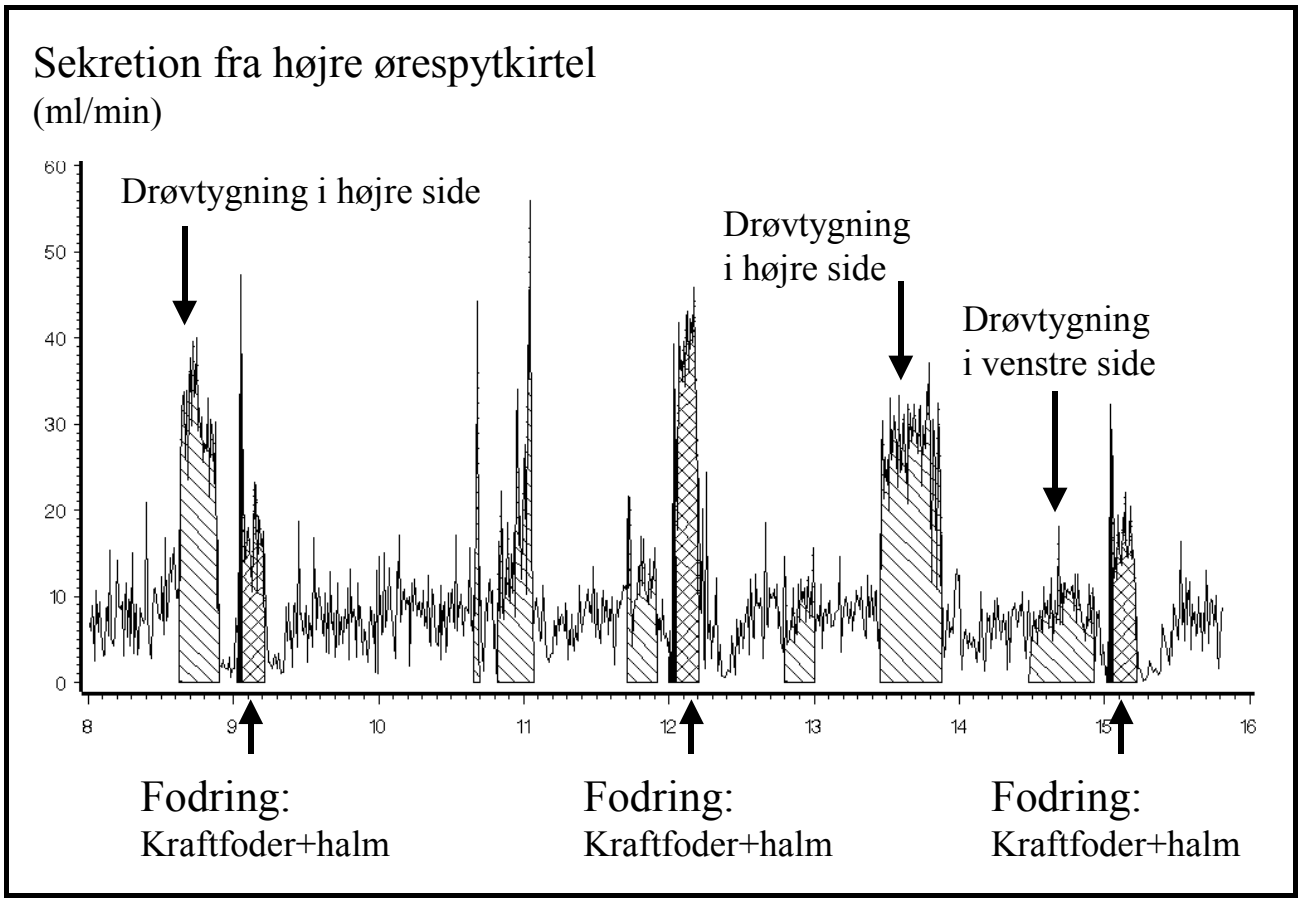
a) [Na] + [K] ~ 166 (Bailey & Balch , 1961)

b) $[urea]_{spyt} \sim 0{,}65 * [urea]_{blodplasma}$ (Bailey & Balch, 1961).

Ved foderoptagelse og drøvtygning sker der en reflektorisk stimulering af spytsekretionen fra en række forskellige kirtler bl.a. ørespytkirtlen som vist i Figur 6.14. Ørespytkirtlerne i højre og venstre side bidrager typisk med samlet 30-50 % af den samlede sekretion (Nørgaard, 1995). Sekretionen af spyt under foderoptagelse kan måles ved opsamling af den samlede mængde foder og væske, der flyder ind i vommen via spiserøret, som beskrevet af Cassida & Stoke (1986). Sekretionshastigheden varierer fra nogle få ml pr. minut efter afslutningen af et langt måltid til ½ l pr. minut i forbindelse med optagelse af velsmagende grovfoder (Eriksen et al., 1996).

Tabel 6.3 *Lineær sammenhæng mellem pH, osmotisk tryk samt indhold af laktat og urea i blod, urin og spyt*

	Egenskab x målt i	Spytværdier Y_{spyt}		Lineær regression: $Y_{spyt}=a+b\,x$			Kilder
		Min.	Maks.	a	b	R^2	
Urea, mM	Blod	0,2	4,3	-0,2	0,65	0,95	Baily & Balch, 1961
Laktat, mM	Blod	1,6	12	-0,07	0,65	0,995	Randhawa et al., 1981
Osmotisk tryk, (mosm/l)	Blod	261	360	26	0,90	0,93	-
pH	Blod	7,3	8,2	-6,3	1,9	0,96	-
pH i urin	Urin	7,4	8,32	1,9	0,81	0,93	Roth et al., 1985



Figur 6.14 *Sekretion fra højre ørespytkirtel på en ko, der æder 600 g kraftfoder (sort) og derefter 600 g byghalm (krydsskraveret) efter fodring kl. 9, 12 og 15 (Nørgaard, upubliceret). Flowet af spyt fra højre ørespytkirtel under drøvtygning (skraveret) er højest, når den opgylpede foderbolle befinder sig i højre side af munden, hvorimod flowet (skraveret) fra højre ørespytkirtel næsten ikke påvirkes af, at koen drøvtygger på en bolle i venstre side af munden.*

Ved dehydrering og stigning i det osmotiske tryk i blodet og i vomsaften aftager sekretionshastigheden (Carter & Grovum, 1990). Den højeste sekretion på 250-500 ml/minut finder sted i starten af hovedmåltidet, hvor ædehastigheden er størst (Eriksen et al., 1996). Den laveste sekretion finder sted umiddelbart efter afslutningen på et langt måltid, hvor sekretionen er tæt på nul, og dyrene er delvis dehydrerede (Figur 6.14). Bailey & Balch (1961) fandt, at sekretionen i hvile steg fra 20 til 70 ml/min i løbet af en time efter afslutningen på et langvarigt måltid. I perioder med drøvtygning secerneres 150-200 ml spyt/min.

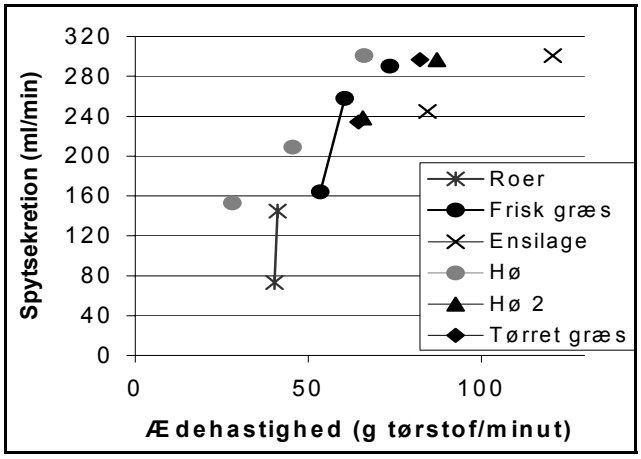
Eriksen et al. (1996) opsamlede nedsvælgede foderboller ved spiserørets udmunding i vommen på SDM-malkekøer fodret med forskellige typer grovfoder og forskellig mængde kraftfoder. Eriksen et al. (1996) beregnede spytsekretionen som tilvæksten i væske fra foder til de opsamlede boli i vommen (Tabel 6.4). Sekretionen under ædning af lucernehø og byghalm i en lang fysisk form var 14 g spyt/g ADF, hvorimod der kun blev secerneret 1,1 g spyt/g kraftfodertørstof. Det blev ligeledes beregnet, at spytsekretionen i starten af måltiderne var fra 250-500 ml/min. Dette svarer til en ædehastighed af 250/14=18 g ADF/min til 36 g ADF/min.

Tabel 6.4 *Malkekøers ædehastighed og spytsekretion målt ved opsamling af foderboli i vommen under optagelse af forskellige fodermidler*

		Spytsekretion[c]			
	Ædehastighed[d]	Hastighed	Mængde, (l/kg)		
Fodermiddel	(g tørstof/min)	(ml/min)	Tørstof	ADF	Kilde
Kraftfoder[a)]	200-400		1,1		Eriksen et al., 1996
Lucerneensilage, fint snittet[a)]	51	183	3,6	10	-
Lucernehø[a)]	52	220	4,2	15	-
Byghelsædsensilage snittet[a)]	46	215	4,7	15	-
Byghalm+melasse[a)]	37	242	6,5	16	-
Majsensilage[b)]	56	166	3,1	20	Cassida & Stoke, 1986
Lucerneensilage[b)]	55	188	3,4	19	-
Fuldfoder, 4 uger efter kælvning	40	130	3,2		-
Fuldfoder, 8 uger efter kælvning	53	173	3,2		-

a) Strategifodring på samme foderniveau og et grovfodermiddel ad libitum plus kraftfoder, romersk kvadrat med 4 lakterende Holstein Frisian køer
b) 40-50 % af fuldfoderblanding
c) Opsamling af nedsvælgede foderboller ved spiserørets udmunding i vom efter udtømning af 1/3 af vomindhold og samtidig registrering af tidspunkt for opsamlinger
d) Masse af foderboli= spyt + foder.

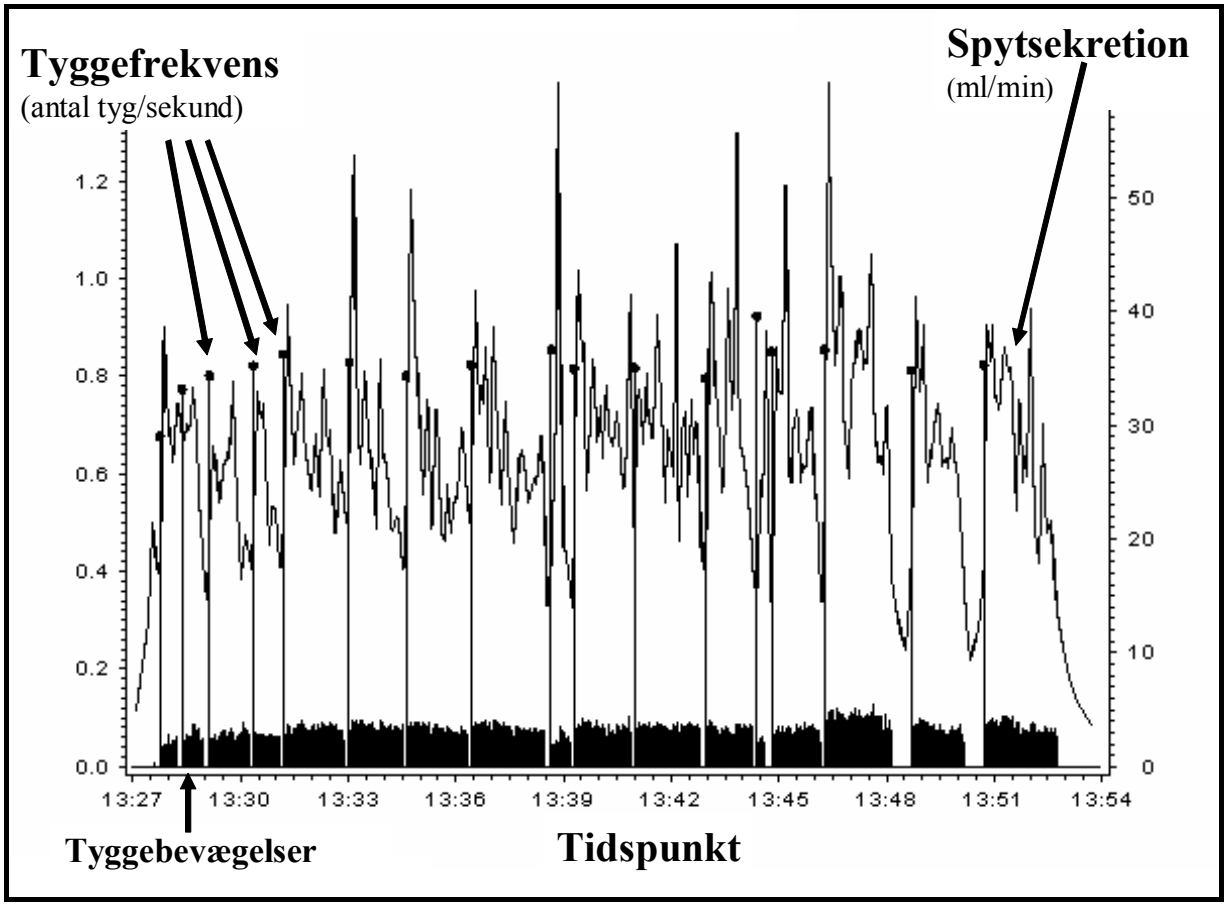
Der er fundet en tæt sammenhæng mellem foderets fiberindhold, ædehastigheden og spytsekretionen. Spytsekretionen ved optagelse af grovfoder var gennemsnitligt 10-20 g spyt/g ADF (Tabel 6.4). Ved de højeste ædehastigheder på 28 g ADF/min i starten af måltiderne blev der målt en spytsekretionshastighed på op til 390 g spyt/min. Secernering af spyt til både kraftfoder og grovfoder var næsten konstant med henholdsvis 1,1 kg spyt pr. kg kraftfodertørstof og 14 kg spyt-/kg ADF i grovfoder uafhængig af ædehastighed, tidspunkt og varighed af måltidet. En aftagende ædehastighed følges tilsyneladende af en lavere spytsekretionshastighed, som illustreret i Figur 6.15. Cassida & Stokes (1986) (Tabel 6.4) påviste hos malkekøer fodret ad libitum med fuldfoder baseret på majsensilage eller lucerneensilage en 30 % højere spytsekretionshastighed 8 uger efter kælvning sammenlignet med 4 uger efter kælvning. En lavere spytsekretion kan fysiologisk forklares ved svagere impulser fra appetitcenteret i kombination med et øget osmotisk tryk i blodet, der nedsætter sekretionen af spyt (Carter & Grovum, 1990).



Figur 6.15 *Køers spytsekretion og ædehastighed ved optagelse af forskellige typer foder (Bailey, 1961).*

En stigning i det osmotiske tryk i blodet giver en øget tørst. Det ses ofte, at dyrene drikker vand efter en halv times foderoptagelse. Foderoptagelsen er tillige koblet til motorikken i formaverne. Fodring med kraftfoder til sultne køer giver typisk en høj netmavemotilitet på 2 kontraktionsserier pr. sekund (Balch, 1958; Bailey & Balch, 1961; Nørgaard, 1989a). Det må forventes, at en høj ædehastighed forekommer i kombination med hyppige kontraktionsserier.

Under drøvtygning stimuleres spytsekretionen fra tunge- og begge ørespytkirtler reflektorisk ved bolusens udvidelse af spiserøret ved passagen op til munden (Carter & Grovum, 1990). Den samlede spytsekretionshastighed (ml/min) under drøvtygning kan måles ud fra stigningen i væskeindholdet fra opgylpning til synkning til vommen. Bailey (1961) estimerede ved brug af denne teknik den samlede spytsekretionshastighed på drøvtyggende køer til 150-180 ml/min, hvilket var væsentligt lavere end sekretionen målt under foderoptagelse, hvor spyttet secerneres fra begge ørespytkirtler. Sekretionshastigheden er tilsyneladende forholdsvis konstant under drøvtygning i modsætning til den aftagende sekretionshastighed i den sidste del af lange måltider. Ved opgylpning under drøvtygning placeres foderbollen enten i højre eller i venstre side af munden. Den reflektoriske stimulering af spytsekretionen sker kun i den side af munden, hvor foderbollen ligger, hvilket ses ved sammenligning af spyt-flow under drøvtygning vist i Figur 6.16. Ved fistulering, som beskrevet af Nørgaard et al. (1996), og måling af spytsekretionen fra en ørespytkirtel ses således kun en øget sekretion under drøvtygning (Figur 6.14), hvis foderbollen er placeret i den side af munden, hvor ørespytkatetret sidder.



Figur 6.16 *Sekretion af spyt fra højre ørespytkirtel, registrerede tyggebevægelser (|||) og tyggefrekvens i de enkelte cyklusser og tidspunkt for opgylpning af de enkelte foderboller (***i***) i forbindelse med drøvtygning af en foderbolle placeret i højre side af munden ved en ko.*

Sekretionen af spyt stimuleres også af surt materiale i munden. Nørgaard (1995) påviste således, at infusion af en 0,2 M VFA-opløsning, pH =3,3 ind i munden på får medførte en reflektorisk stigning i sekretionen fra ørespytkirtlen på 250-500 %. Flere undersøgelser med infusion af VFA-opløsning ind i vommen på får og kvæg viste en 10-70 % lavere spytsekretionshastighed i hvile, dvs. når dyret hverken æder eller tygger drøv. I en enkelt undersøgelse er det påvist, at tilsætning af en sur VFA-opløsning til ensilage resulterede i en 50-200 % stigning i sekretionen fra en ørespytkirtel under foderoptagelse (Nørgaard, 1995).

Tyggeprocesserne under foderoptagelse og drøvtygning giver den primære stimulering af spytsekretionen. Øget tyggetid medfører en stigning i spytsekretionen på 150 ml/min tyggetid, beregnet ud fra forskellen mellem sekretion under tygning (ca. 200 ml/min) og sekretion under hvile (50 ml/min).

6.7 Vommotorik

Motorikken i vommen omfatter primære cykliske kontraktionsserier af de enkelte blindsække i vommen og netmaven, som vist under drøvtygning i Figur 6.12, samt sekundære kontraktioner i forbindelse med opræbning af vomgas (Ruckebusch, 1988).

Frekvensen af primære kontraktionsserier (PKS) varierer ved sultne køer med 2/3 fyldt vom fra 0,5 før fodring til 2 pr. minut under optagelse af kraftfoder (Bailey & Balch, 1961). En PKS i hvile og under foderoptagelse indledes med, at netmaven trækker sig sammen 2 gange med 2-3 sekunders interval. Okine et al. (1994) og Okine & Mathison (1991) fandt, at den anden netmavekontraktion varede fra 5 til 7 sekunder. Under drøvtygning sker der 3 kontraktioner af netmaven pr. PKS, hvor den første kontraktion løfter flydelagsmaterialet op til spiserørets udmunding, hvorefter der opgylpes en foderbolle til drøvtygning. Måling af trykvariationer i netmaven kan således anvendes til registrering af drøvtygning og tidspunkter for opgylpning af de enkelte foderboller. Frekvensen af PKS (FPKS) øges ved stigende fyldning af vommen med groft flydelagsmateriale i form af lange, grove og hårde partikler. FPKS er generelt højest under foderoptagelse og lavest under hvile (Tabel 6.5). FPKS stiger med stigende daglig drøvtygningsaktivitet, se Figur 6.17. Okine et al. (1994) observerede en stigende varighed og amplitude af PKS ved goldkøer fodret med stigende mængde snittet hø.

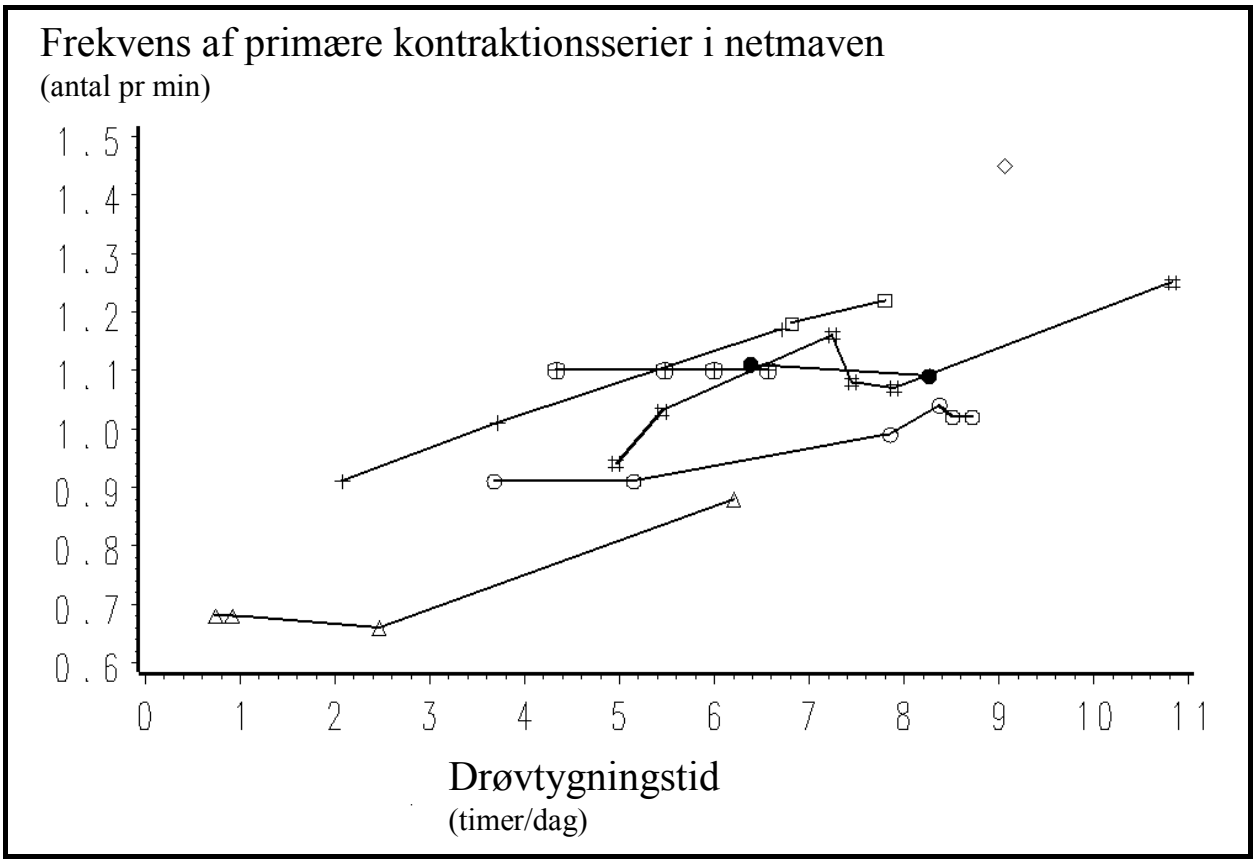
Freer et al. (1962) fandt en 6-25 % højere frekvens af PKS i hvile ved køer, der stod op i forhold til køer, som lå ned. Dado & Allen (1995) fandt højere FPKS-værdier ved drøvtyggende lakterende køer efter reduktion af det effektive vomvolumen ved indlægning af et groft plastikmateriale (0,2 l/kg legemsvægt). Stigningen i FPKS blev målt ved både en lav og en høj grovfoderandel i fuldfoder udfodret ad libitum.

Tabel 6.5 *Frekvens af primære kontraktionsserier (PKS) i netmaven hos lakterende køer fodret restriktivt 12 gange dagligt med stigende andel langhalm i foderrationen (Nørgaard, 1989a)*

	Enhed	Andel lang halm (%)			Lineær regression
		4	10	20	
Foderoptagelse	kg tørstof/dag	16	16	16	
Daglig tyggetid	min/dag	220	310	510	***
Flydelag[a)] i vom	kg/ko	31	48	55	*
Netmavemotorik					
- Foderoptagelse	antal PKS/min	1,5	1,6	1,8	*
- Drøvtygning	antal PKS/min	1,4	1,5	1,4	NS
- Hvile	antal PKS/min	0,906	1,005	1,17	***
Samlet	antal PKS/min	0,98	1,09	1,27	****

[a)] resterende mængde vomindhold efter udsugning af vomvæske

* P<0,05, *** P<0,001.



Figur 6.17 *Frekvens af primære kontraktionsserier i netmaven under hvile* ved stigende daglig drøvtygningstid målt i forskellige undersøgelser på goldkøer: (□) Bines & Davey (1970), (○) Campling (1966), (△) Campling & Freer (1966), (#) (Freer et al., 1962), kvier: (◇) (Deswysen et al., 1987), og lakterende køer (●)Dado & Allen (1995); (+) Nørgaard (1989a); (⊕) (Okine et al., 1994).*
** tidsrum, hvor køerne hverken æder eller drøvtygger.*

Høje koncentrationer af VFA og specielt udissocieret VFA medfører en markant hæmning af både frekvens og styrke af vomkontraktionerne (Cherbut, 1995). Forskellige undersøgelser viser, at infusion af VFA i vommen medfører en aftagende FPKS og en aftagende styrke af vomkontraktionerne ved stigende koncentration af udissocieret SCFA (Svendsen, 1975). Flere undersøgelser har påvist, at smørsyre giver den største hæmning og eddikesyre den mindste reduktion i FPKS på molbasis. Vomkontraktionernes styrke og FPKS aftager således mod nul (vomlammelse), når pH i vommen aftager mod 5, svarende til symptomet på klinisk vomacidose.

6.8 Estimeret ædetid, drøvtygningstid og spytsekretion ved modelko

Tabel 6.6 viser den estimerede daglige ædetid, drøvtygningstid og tyggetid for modelkoen beskrevet i kapitel 1. Koen forventes at bruge 229 minutter ~ 4 timer på at æde foderet og 493 minutter ~ 8 timer på at drøvtygge det. Koen forventes således sammenlagt at bruge 723 minutter ~ 12 timer på at æde og drøvtygge foderet via 30-40 tyggeperioder. Ved tildeling af et kg kraftfoder=1 FE ekstra forventes den daglige optagelse af grovfoder at falde med 0,2/0,5= 0,3 kg ensilagetørstof ved brug af beregningsmetoderne i fyldefaktorsystemet. Som konsekvens her-

af kan det beregnes, at den daglige tyggetid vil aftage med ca. 15 min/dag, og tyggetidsindekset vil aftage fra 38 til 34 min/FE og med ca. 10 minutters kortere daglig drøvtygningstid. Den daglige spytsekretion forventes at aftage med 3 l/dag, medens den gennemsnitlige spytsekretion pr. FE vil aftage fra 9 til 8,5 l/FE eller med ca. 5 %.

Tabel 6.6 *Estimeret daglig ædetid, drøvtygningstid, samlet tyggetid og spytsekretion ved modelko fodret restriktivt med 7,8 FE kraftfoder plus græsensilage ad libitum*

Fodertype	Enhed	Valset byg	Rapskage	Græs-ensilage	I alt
Foderoptagelse[a)]	FE/dag	4,4	3,5	11	19
Energikoncentration	FE/kg tørstof	1,12	1,19	0,75	0,99
Tørstofoptagelse	Kg tørstof/dag	3,9	2,8	12	18,8
Tyggetidsindeks[b)]	min/kg tørstof	10	4	56	42
Tyggetid[c,e)]	min/dag	39	11	672	723
- ædehastighed	g tørstof/min	250	250	53	
- ædetid[d)]	min	16	11	202	229
- drøvtygning	min	23	0	470	493
	perioder		16-18[k)]		
	antal boli		493[l)]		
Spytsekretion ved foderoptagelse[f)]	l/dag	4	3	44	51
Spytsekretion under drøvtygning[g)]	l/dag	4	0	85	89
Samlet spytsekretion	l/dag	8	3	129	162[h)]
Vommotorik i hvile[i)]	antal PKS/min		1,24		

a) Se beskrivelse af modelko kapitel 1
b) Formel 17.14, Tabel 17.3
c) Tyggetid=Foderoptagelse (FE/d)*tyggetidindeks (min/kg TS)/energikoncentration (FE/kg TS)
d) Ædetiden udgør ca. 30 % af den samlede tyggetid for grovfoder og 100 % for kraftfoder
e) Tyggetid=ædetid + drøvtygning
f) 1,1 l/kg kraftfoder tørstof og 220 ml/min ædetid af grovfoder (Tabel 6.4), eller 14 kg/kg ADF
g) 180 ml/min under drøvtygning (Bailey, 1961). Der tygges kun i en side af munden (Nørgaard, 1995)
h) Total spyt=foderoptagelse + drøvtygning + spyt/hvile,
spythvile=(1440-tyggetid (min/d)) x 0,03 (l/dag)
i) Antal primære kontraktionsserier (PKS)/minuts hvile: 0,81+0,00087 x drøvtygningstid (min/dag)
k) Se figur 6.9, 16-18 perioder/døgn ved en daglig drøvtygningstid ~500 min/døgn
l) Ca. 1 drøvtygningsbolle/min ved drøvtygningstid~ 493 min/døgn.

Den metaboliske kapacitet FE_{MeCa} kan estimeres ved brug af formel 6.1 til 21,5 FE/dag ved en TT_{max} på 850 min/dag. Det kan tillige beregnes, at fodring med 1 FE kraftfoder ekstra medfører en stigning i den samlede energioptagelse på 0,52 FE fulgt af en nedgang i ensilageoptagelsen på 0,64 kg tørstof.

6.9 Afslutning

Køerne anvender typisk 5-6 timer på at æde foderet og 7-8 timer på drøvtygning. Den samlede tyggeaktivitet, som omfatter både foderoptagelse og drøvtygning, kan variere fra 2 til 19 timer dagligt. Den daglige tyggetid øges med stigende grovfoderoptagelse og er maksimal ved ad libitum fodring med grovfoder og ved en daglig nettoenergioptagelse (FE) mindre end dyrenes maksimale FE-optagelse ved stor kraftfodertildeling. Lakterende køer med et stort energibehov tygger længere tid end goldkøer ved ad libitum fodring med foder med ens ernæringsmæssige egenskaber pr. kg tørstof. Ædehastigheden (initial-ædehastighed) er højest i starten af et stort måltid. Et dyr med halvtom vom æder hurtigst i starten og langsomst ved slutningen af et langt måltid, når vommen er udspilet. De højeste ædehastigheder er målt ved fodring med pelleteret kraftfoder og de laveste ved fodring med halm i lang fysisk form. Ædetiden pr. kg fodertørstof varierer fra 4 min pr. kg kraftfoder til ½ time pr. kg halm. Ædetiden for grovfoder øges med 30 % ved fordobling af foderniveauet til ad libitum. Målinger af ædetiden ved visuel overvågning giver tilsyneladende en kortere ædetid pr. kg fiber set i forhold til ædetid målt ved brug af tyggegrimer og transducerteknik. Lakterende køer secernerer dagligt 100-200 l basisk spyt. Findeling af foderpartikler i forbindelse med foderoptagelse og drøvtygning virker som generator for spytsekretionen. Frekvensen af primære vomkontraktioner (FPKS) er højest under foderoptagelse og lavest i hvile ved halvtom vom. FPKS i hvile stiger med stigende daglig drøvtygningstid.

Det må forventes, at målinger af den initiale ædehastighed (g ADF i grovfoder/min), daglig tyggetid, drøvtygningsperiodernes varighed og FPFKS kan anvendes som indikatorer for køernes grovfoderoptagelse, ernæringstilstand og sult i såvel ernæringsfysiologiske forsøg som i produktionsbesætninger.

6.10 Referencer

Andersen, T. 1998. Betydning af de sensoriske karakterer fra foderets smag, lugt og fysiske struktur på foderoptagelse, ædehastighed, tyggeaktivitet og selektion hos får. Masterspeciale, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, KVL, 92 pp.

Bailey, C.B. 1961. Saliva secretion and its relation to feeding in cattle. 3. The rate of secretion of mixed saliva in the cow during eating, with an extimate of the magniude of the total daily secretion of mixed saliva. Brit. J. Nutr. 15, 443-451.

Bailey, C.B. & Balch. C.C. 1961. Saliva secretion and its relation to feeding in cattle. 2. The composition and rate of secretion of mixed saliva in the cow during rest. Brit. J. Nutr. 15, 383-402.

Balch, C.C. 1958. Observations on the act of eating in cattle. Brit. J. Nutr. 12, 330-345.

Baumont, R. 1996. Palatability and feeding behaviour in ruminants. A review. Ann. Zootech 45, 385-400.

Beauchemin, K.A. 1991. Ingestion and mastication of feed by dairy cattle. The Veterinary Clinics of North-America: Food Animal Practice (USA) 7, 439-463.

Beauchemin, K.A. & Buchanan-Smith, J.G. 1989. Effects of dietary neutral detergent fiber concentration and supplementary long hay on chewing activities and milk production of dairy cows. J. Dairy Sci. 72, 2288-3000.

Beauchemin, K.A. & Buchanan-Smith, J.G. 1990. Effects of fiber source and method of feeding on chewing activities, digestive function, and productivity of dairy cows. J. Dairy Sci. 73, 749-762.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I. & Rode, L.M. 1991. Enhancement of the effective fiber content of barley-based concentrates fed to dairy cows. J. Dairy Sci. 74, 3128-3139.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I., Rode, L.M. & Schaalje, G.B. 1994a. Effects of alfalfa silage chop length and supplementary long hay on chewing and milk production of dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1326-39.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I., Rode, L.M. & Schaalje, G.B. 1994b. Optimal neutral detergent fiber concentration of barley-based diets for lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1013-1029.

Beauchemin, K.A. & Iwaasa, A.D. 1993. Eating and ruminating activities of cattle fed alfalfa or orchardgrass harvested at two stages of maturity. Can. J. Anim. Sci. 73, 79-88.

Beauchemin, K.A., McAllister, T.A., Dong, Y., Farr, B.I. & Cheng, K.J. 1994c. Effects of mastication on digestion of whole cereal grains by cattle. J. Anim. Sci. 72, 236-246.

Beauchemin, K.A. & Rode, L.M. 1994. Compressed baled alfalfa hay for primiparous and multiparous dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1003-1012.

Beauchemin, K.A. & Rode, L.M. 1997. Minimum versus optimum concentrations of fiber in dairy cow diets based on barley silage and concentrates of barley or corn. J. Dairy Sci. 80, 1629-1639.

Bines, J.A. & Davey, W.F. 1970. Voluntary intake, digestion, rate of passage, amount of material in the alimentary tract and behaviour in cows recieving complete diets containing straw and concentrates in different proportions. Brit. J. Nutr. 24, 1013-1028.

Bodugari, K., Grant, R.J., Stock, R. & Lewis, M. 2001. Maximal replacement of forage and concentrate with a new wet corn milling product for lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 84, 873-884.

Boever, J.L. de, Brabander, D.L. de, Smet, A. de, Vanacker, J.M. & Boucque, C.V. 1993a. Evaluation of physical structure. 2. Maize silage. J. Dairy Sci. 76, 1624-1634.

Boever, J.L. de, Smet, A. de, Brabander, D.L. de & Boucque, C.V. 1993b. Evaluation of physical structure. 1. Grass silage. J. Dairy Sci. 76, 140-153.

Bölöni, I. 1980. Particle size distribution of barley ground by hammermill. Transactions-of-the-ASAE 23, 1578-1584.

Campling, R.C. 1966. The effect of concentrate on the rate of disapperence of digesta from the alimentary tract of cows given hay. J. Dairy Res. 33, 13-23.

Campling, R.C. & Freer. 1966. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 8. Experiments with ground, pelleted roughages. Brit. J. Nutr. 20, 229-244.

Carter, R.R. & Grovum, W.L. 1990. A review of the physiological significance of hypertonic body fluids on feed intake and ruminal function: salivation, motility and microbes. J. Anim. Sci. 68, 2811-2832.

Cassida, K.A. & Stokes, M.R. 1986. Eating and resting salivation in early lactation dairy cows. J. Dairy Sci. 69, 1282-1292.

Cherbut, C. 1995. Effect of short-chain fatty acids on gastrointestinal motility. In: Rombeau, J.H., Sakata, J.L. & Cummings, T. (eds.). Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids. Cambridge, Cambridge University Press, 191-207.

Dado, R.G. & Allen, M.S 1993. Continuous computer acquisition of feed and water intakes, chewing, reticular motility, and rumen pH of cattle. J. Dairy Sci. 76, 1589-1600.

Dado, R.G. & Allen, M.S. 1995. Intake limitations, feeding behaviour, and rumen function of cows challanced with rumen fill form dietary fiber or inert bulk. J. Dairy Sci. 78, 118-133.

Dado, R.G. & Allen, M.S. 1996. Enhanced intake and production of cows offered ensiled alfalf with higher neutral detergent fiber digestibility J. Dairy Sci. 79, 418-428.

Deswysen, A.G., Ellis, W.C. & Pond, K.R. 1987. Interrelationships among voluntary intake, eating and ruminating behaviour and ruminal motility of heifers fed corn silage. J. Anim. Sci. 64, 835-841.

Dulphy, J.P., Remond, B. & Theriez, M. 1980. Ingestive behaviour and related activities in ruminants. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M-H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds.). Proc. of the V. Intern. Symp. ruminant physiology, Clermonfrerand, France. INRA, Paris, 103-122.

Eriksen, L.B., Farr, B.I., Rode, L.A., Beauchemin, K.A. & Nørgaard. P. 1996. The effect of forage source on salivation during eating in lactating dairy cows. Can. Soc. Anim. Sci. Abstract G8 .

Faverdin, P., Baumont, R. & Ingvartsen, K.L. 1995. Control and prediction of feed intake in ruminants. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M-H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds.). Proc. from Recent Developments in the Nutrition of Herbivores, Clermont-Ferrand, France, Paris, INRA, 95-120.

Freer, M., Campling, C. & Balch, C.C. 1962. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 4. The behavior and reticular motility of cows receiving diets of hay, oat straw and oat straw with urea. Brit. J. Nutr. 16, 279-295.

Freer, M. & Campling, C. 1965. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 7. The behaviour and reticular motility of cows given diets of hay, dried grass, concentrates and ground, pelleted hay. Brit. J. Nutr. 19, 195-207.

Grant, R.J., Colenbrander, V.F. & Mertens, D.R. 1990a. Milk fat depression in dairy cows: Role of particle size of alfalfa hay. J. Dairy Sci. 73, 1823-1833.

Grant, R.J., Colenbrander, V.F. & Mertens, D.R. 1990b. Milk fat depression in dairy cows: Role of silage particle size. J. Dairy Sci. 73, 1834-1842.

Grummer, R.R., Jacob, A.L. & Woodford, J.A. 1987. Factors associated with variation in milk fat depression resulting from high grain diets fed to dairy cows. J. Dairy Sci. 70, 613-619.

Hansen, L.M. 1997. Palatabilitetet af byghalm tilsat roemelasse målt ved foderindtagelsen og ædehastigheden hos kvæg. Masterspeciale, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, KVL, 90 pp.

Kaiser, R.M. & Combs, D.K. 1989. Utilization of three maturities of alfalfa by dairy cows fed rations that contain similar concentrations of fiber. J. Dairy Sci. 72, 2301-2307.

Kay, R.N.B. 1966. The influence of saliva on digestion in ruminants. Wld Rev. Nutr. 6, 292-328.

Liboux, S. le & Peyraud, J.L. 1998. Effect of forage particle size and feeding frequency on fermentation patterns and sites and extent of digestion in dairy cows fed mixed diets. Anim. Feed-Sci. and Technol. 76, 297-319.

Luginbuhl, J.M., Pond, K.R., Burns, J.C. & Fisher, D.S. 2000. Intake and chewing behaviour of steers consuming switchgrass preserved as hay or silage. J. Anim. Sci. 78, 1983-89.

Martz, F.A. & Belyea, R.L. 1986. Role of particle size and forage quality in digestion and passage by cattle and sheep. J. Dairy Sci. 69, 1996-2008.

Mertens, D.R. 1997. Creating a system for meeting the fibre requirements of dairy cows. J. Dairy Sci. 80, 1463-1481.

Morgan, C.A. & Campling, R.C. 1978. Chewing behaviour of hay-fed cows given supplements of whole barley and oat grains. J. Agr. Sci. UK 91, 415-418.

Mølbak, L. 1999. Effekt af stigende tildeling af tilskudsfoder på foderoptagelse, tyggeaktivitet og ædehastighed hos drøvtyggere. Masterspeciale, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, KVL, 92 pp.

Nørgaard, P. 1981. Foderstrukturens indflydelse på lakterende køers tyggeaktivitet og vommotorik. Ph.d.-afhandling, Institut for husdyrbrug og husdyrsundhed, KVL, 161 pp.

Nørgaard, P. 1983. Fodermidlernes karakteristika. 3.6 Fysisk struktur. In: Østergaard, V. & Neimann-Sørensen, A. (ed.). Optimale foderrationer til malkekoen. Foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion. 551. Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg. Frederiksberg Bogtrykkeri, 3.37-3.44.

Nørgaard, P. 1989a. The influence of physical form of ration on chewing activity and rumen motility in lactating cows. Acta Agr. Scand. 39, 187-202.

Nørgaard, P. 1989b. The influence of the physical form of the diet on fluid dynamics and mineral content of rumen fluid in lactating cows fed 12 times daily. Acta Agr. Scand. 39, 431-440.

Nørgaard, P. 1995. Effect of short-chain fatty acids on salivary flow in ruminants. In: Rombeau, J.H., Sakata, J.L. & Cummings, T. (eds.). Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids. Cambridge University Press, 233-241.

Nørgaard, P. 1996. Dietary prevention of low rumen pH in cattle. In: Sederevicius, A., Girnius, B. & Zavedskiene, V. (eds.). Problems of digestive physiology and pathology in animals and birds. Kaunas, Lithuania, 175-179.

Nørgaard, P. & Bendixen, B. 2002. Sammenligning af længde- og størrelsesmål for partikler i snittet græsensilage. LK-Meddelse Landskontoret for Kvæg 618, 6 pp.

Nørgaard, P., Grøndahl Nielsen, C. & Grovum, W. L. 1996. Technical note: reversible re-entrant cannulation of the parotid duct in cattle using a new injection anesthesia regimen. J. Anim. Sci. (USA) 74, 1716-1719.

Nørgaard, P. & Mølbak, L. 2001. Relation between dietary chewing index value and net energy intake in cattle fed concentrates restrictively and forage ad libitum. Energy metabolism in animals. Proceedings of the 15th symposium on energy metabolism in animals. Red af A. Chwalibog, and K. Jakobsen, EAAP publication, no 103, Wageningen Pers., 67-70.

Nørgaard, P., Nielsen, M.O., Christensen, A., Kiærskou, H., Ranvig, H., Thamsborg, S.M. & Ingvartsen, K.L. 2001. Metabolic challenges in late pregnancy in multiparous ewes fed silage or hay. In: Agger, J.F. & Toft, N. (eds.). Proc. the 11th ICPD conference on production diseases in farm animals, 105 pp.

Nørgaard, P., Rørbech, R. & Christensen, P.M. 2002. Effect of slope of cubicle floor on laying and ruminating behaviour in cattle tied in experimental stalls. In: Proc of the Nordic meeting, Oslo, 1 pp.

Okine, E.K., Khorasani, G.R. & Kennelly, J.J. 1994. Effect of cereal grain silages vesus alfalfa silage on chewing activity and reticular motility in early lactation cows. J. Dairy Sci. 77, 1315-1325.

Okine, E.K. & Mathison, G.W. 1991. Reticular contraction attributes and passage of digesta from the ruminoreticulum in cattle fed roughage diets. J. Anim Sci. 69, 2177-2186.

Pratas, R.G. 1992. Influence of sodium, potassium and chloride on the mineral metabolism, acidbase status and salivation in ruminants. Ph.d.-afhandling, Institut for husdyrbrug og husdyrsundhed, KVL, 172 pp.

Provenza, F.D. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. J. Range-Management (USA) 48, 2-17.

Randhawa, S.S., Setia, M.S., Choudhuri, P.C. & Misra, S.K. 1981. Effect of peractute lactic acidosis on the physico-chemical changes in parotid saliva of cross-bred calves. Z. Tierphysiol., Tierernährg. U. Futtermittelkunde 45, 60-65.

Roth, G., Pop, P., Falca, C. & Popa, V. 1985. Variatia echilibrului aciobazic la vacil de lapte in conditii de furajare diferite. Revista De Cresterea Animalelor 10, 36-42.

Ruckebusch, Y. 1988. Motility of the gastrointestinal tract. In: Church, D.C. (ed.). The ruminant animal. Digestive physiology and nutrition, 64-124.

Santini, F.J., Hardie, A.R., Jorgensen, N.A. & Finner, M.F. 1983. Proposed use of adjusted intake based on forage particle length for calculation of roughage indexes. J. Dairy Sci. 66, 811-820.

Schleisner, C., Nørgaard, P. & Hansen, H.H. 1999. Discriminant analysis of patterns of jaw movement during rumination and eating in a cow. Acta Agr. Scand, Sect. A, Animal. Sci. 49, 251-259.

Shaver, R.D., Nytes, A.J., Satter, L.D. & Jorgensen, N.A. 1988. Influence of feed intake, forage physical form, and forage fiber content on particle size of masticated forage, ruminal digesta, and faeces of dairy cows. J. Dairy Sci. 71, 1566-1572.

Soita, H.W., Christensen, D.A. & McKinnon, J.J. 2000. Influence of particle size on the effectiveness of the fiber in barley silage. J. Dairy Sci. 83, 2295-3000.

Sudweeks, E.M., Ely, L.O. & Sisk, L.R. 1980. Effect of intake on chewing activity of steers. J. Dairy Sci. 63, 152-154.

Suzuki, S., Fujita, H. & Shinde, Y. 1969. Change in the rate of eating during af meal and the effect of the interval between meals on the rate at which cows eat roughages. Anim. Prod. 11, 29-41.

Svendsen, P.E. 1975. Experimental studies of gastro-intestinal atony in ruminants. In: Mcdonald, I.W. & Warner, A.C.I. (eds.). Proc. of the IV. Intern. Symp. ruminant physiology, 563-575.

Woodford, J.A., Jorgensen, N.A. & Barrington, G. P. 1986. Impact of dietary fiber and physical form on performance of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 69, 1035-1047.

Woodford, S.T. & Murphy, M.R. 1988a. Dietary alteration of particle breakdown and passage from the rumen in lactating dairy cattle. J. Dairy Sci. 71, 687-696.

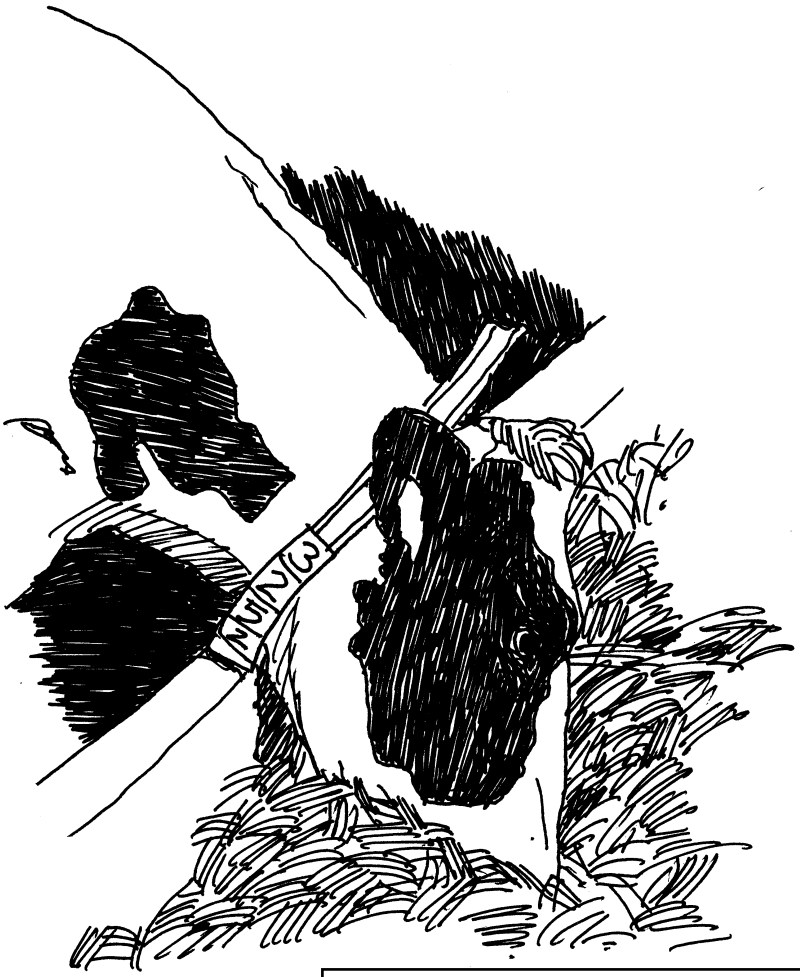
Woodford, S.T. & Murphy, M.R. 1988b. Effect of forage physical form on chewing activity, dry matter intake, and rumen function of dairy cows in early lactation. J. Dairy Sci. 71, 674-686.

Regulering af foderoptagelsen

7

af Klaus Lønne Ingvartsen [1] og Verner Friis Kristensen [2]

[1] Afd. for Husdyrsundhed og Velfærd og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

7.1 Indledning

Der har gennem mange år været en stor interesse for foderoptagelsens regulering hos kvæg. Traditionelt har motivationen for at studere faktorer, der påvirker foderoptagelsen, især været at finde metoder til at øge foderoptagelsen og dermed øge produktionen, produktionseffektiviteten og det økonomiske afkast. Dette skyldes, at foderoptagelsesevnen kan være en begrænsende faktor for produktionen. Endvidere skyldes motivationen, at de anvendte fodringsprincipper baserer sig på ad libitum fodring, som forudsætter redskaber til at kunne forudsige foderoptagelsen ved foderplanlægningen. Målet med studier af foderoptagelsen og dens regulering er fortsat at kunne udvikle og forbedre systemer til forudsigelse af foderoptagelsen og at kunne øge produktionen og produktionseffektiviteten. Der kan imidlertid også være et alternativt mål, nemlig at undersøge relationerne mellem foderoptagelse og sundhed og reproduktion. De fleste af produktionssygdommene hos malkekoen, såvel ikke-infektiøse som infektiøse, forekommer i tidlig laktation og er f.eks. sat i forbindelse med en lav foderoptagelse omkring kælvning. Endvidere kan infektiøse lidelser nedregulere appetitten via cytokiner fra immunsystemet (Weingarten, 1995; Johnson, 1998; Ingvartsen & Andersen, 2000). Den lave foderoptagelse og negative energibalance i perioden efter kælvning kan forringe frugtbarheden (Friggens, 2003). For at kunne tilstræbe optimal sundhed, produktion og produktionseffektivitet er det således vigtigt med kendskab til foderoptagelsens regulering for herigennem bedre at kunne forudsige foderoptagelsen (se kapitel 18). Formålet med nærværende kapitel er at give en oversigt over forskellige faktorer ved dyr, foder og management og miljø, der indgår i reguleringen af foderoptagelsen, og som derved er vigtige i forudsigelse af foderoptagelse eller i forklaringen af, hvorfor foderoptagelsen afviger fra det forventede. Endvidere er formålet at illustrere, at foderoptagelsen er integreret med stofskifte- og sundhedsstatus – forståelse heraf er vigtig for at gennemføre en hensigtsmæssig sundheds-, reproduktions- og produktionsstyring.

7.2 Definitioner

I litteraturen vedrørende foderoptagelsens regulering forekommer en række udtryk, der anvendes forskelligt af forskellige forfattere. I nærværende artikel er definitionerne i Tabel 7.1 anvendt.

Tabel 7.1 *Definitioner anvendt i relation til foderoptagelse og foderoptagelsens regulering*

Udtryk	Definition
Ad libitum fodring	Dyrene har fri adgang til foder i mindst 22 timer, og der er altid en foderrest på 5 % af den daglige foderoptagelse.
Ad libitum foderoptagelse	Den absolutte mængde tørstof et dyr æder over en given tid. Perioden, hvor foderoptagelsen måles, er f.eks. gennem en uge, og foderoptagelsen udtrykkes ofte som den gennemsnitlige daglige optagelse af f.eks. tørstof, energi (FE_k), eller fyldeenheder (FF_k, FF_u).
Appetit	Et dyrs trang til at optage foder. Der tænkes her især på dyrenes respons på trangen til at opfylde næringsstofbehovet på langt sigt – men denne kan f.eks. påvirkes af sygdom.
Energikoncentration	Et fodermiddels eller en rations indhold af energi pr. kg tørstof (f.eks. FE_k pr. kg tørstof).
Foderniveau	Daglig energioptagelse (f.eks. FE_k/dag).

Foderoptagelsesregulering på kort sigt	Regulering af de enkelte måltider inden for dag. Dette omfatter igangsættelse af et måltid, ædehastigheden og længden af måltidet, der reguleres via stimuli i forbindelse med optagelsen af foder, fysiske begrænsninger og stofskiftefaktorer. Det omfatter således antallet af måltider og måltidernes størrelse inden for et døgn.
Foderoptagelsesregulering på mellemlangt sigt	Regulering af foderoptagelsen fra dag til dag.
Foderoptagelsesregulering på langt sigt	Regulering af foderoptagelse over uger og måneder, dvs. igennem forskellige fysiologiske og reproduktionsmæssige stadier. Denne regulering omfatter homeorhetisk tilpasning af foderoptagelsen på basis af dyrenes potentiale for produktion og kropsreserver og dyrenes foder, miljø og management og sundhed. Denne regulering er tæt forbundet med dyrenes stofskifte.
Fodringsprincip	Den planlagte måde, som fodringen gennemføres på ved kombination af: 1) individuel vs. gruppefodring, 2) restriktiv vs. ad libitum fodring, 3) separat tildeling af enkeltfodermidler vs. fuldfoder, 4) ændring i kombinationerne af 1, 2 og 3 gennem opdræts- og laktationscyklusserne.
Fysisk regulering af foderoptagelsen	Situationer, hvor foderoptagelsen er begrænset af den tid, det tager for dyrene at æde foderet, eller begrænsninger i foderoptagelsen som følge af mave-tarmkanalens kapacitet.
Gruppefodring	Tildeling af foder til gruppe af dyr under frie konkurrenceforhold.
Hedonistisk adfærd	Dyrs tillærte reaktioner mht. ved frit valg at kunne selektere, fravælge eller tillempe mængderne af forskellige fodermidler med henblik på at tilfredsstille organismens behov og opnå størst muligt velvære.
Individuel fodertildeling	Tildeling af foder til enkeltdyr, der kan optage det uden konkurrence fra andre dyr.
Måltid	Ædeperiode, der kan indeholde korte pauser, men som er klart adskilt af længere periode mellem måltiderne.
Palatabilitet	Et foders sensoriske (lugt, smag, syn, tekstur) helhedsindtryk på basis af dyrenes umiddelbare sanseindtryk. Palatabiliteten påvirker et dyrs præference for et fodermiddel, når der er valgmuligheder. Et foders palatabilitet kan endvidere påvirke ædehastighed, måltidets størrelse og antallet af måltider, når enkeltfodermidler eller -rationer tildeles.
Præference	Den relative acceptabilitet af et foder eller foderration, når dyr har adgang til mere end et fodermiddel eller foderblanding.
Potentiel foderoptagelse	Et dyrs maksimale foderoptagelse, når denne begrænses af dyrets næringsstofbehov til potentiel vækst eller produktion, inkl. vedligeholdelse og ikke af foderets fylde eller af miljøfaktorer.
Restriktiv fodring	Tildeling af foder i mindre mængder end dyrene kan optage ved ad libitum fodring.
Stofskifteregulering	Regulering af foderoptagelsen på basis af signaler fra væv og stofskifte, herunder hormoner, næringsstoffer og metabolitter.
Ædeadfærd	Et dyrs adfærd i forbindelse med optagelse af foder. Ædeadfærden udtrykker sig bl.a. i et antal måltider, længden af måltiderne og ædehastigheden.
Ædetid	Den tid, et dyr anvender på at æde pr. enhed (måltid, dag, kg foder, kg tørstof, osv.).
Ædehastighed	Den mængde foder (kg, tørstof, fiber), der ædes pr. tidsenhed.

7.3 Faktorer, der påvirker foderoptagelsen, og teorier for foderoptagelsens regulering

Appetit varierer gennem opvækst, drægtighed og laktation

Dyrenes appetit ændres kontinuerligt gennem livet afhængig af dets størrelse og fysiologiske og reproduktionsmæssige stadie. Den potentielle foderoptagelse (se Tabel 7.1) afhænger af køn og øges med stigende vægt (Ingvartsen, 1994a), men er også påvirket af genotype, f.eks. gennem forskelle i vækstkapacitet (Ingvartsen, 1992a). Den potentielle foderoptagelse påvirkes af drægtighed (Ingvartsen et al., 1992a) og ændres dramatisk gennem drægtighed og laktation (Ingvartsen & Andersen, 2000). Hos kvier og køer omkring kælvning ses et betydeligt fald i foderoptagelsen gennem det sidste trimester og især den sidste uge før kælvning samt en betydelig stigning i foderoptagelsen i tidlig laktation. Disse ændringer er tæt koblet med køernes stofskifte (Ingvartsen & Andersen, 2000) og kan have betydning for risikoen for udvikling af visse produktionssygdomme (Ingvartsen et al., 2003).

Mange faktorer påvirker foderoptagelsen

Foderoptagelsen har været i fokus i et utal af studier, og der er identificeret mange faktorer, der kan påvirke foderoptagelsen. Viden fra disse undersøgelser er samlet og bearbejdet i en række tidligere oversigtsartikler, der har identificeret mange faktorer, der menes at påvirke foderoptagelsen (Ingvartsen, 1992b; Mertens, 1994; Faverdin et al., 1995a; Forbes, 1995b; Allen, 1996; Dulphy & Van Os, 1996; Ingvartsen et al., 1999; Faverdin, 1999; Allen, 2000; Forbes & Provenza, 2000; Ingvartsen & Andersen, 2000). Af pædagogiske årsager diskuteres foderoptagelsen ofte i relation til faktorer ved dyret, faktorer ved foderet samt management- og miljøfaktorer, som illustreret i Tabel 7.2.

Tabel 7.2 *Faktorer, der potentielt kan påvirke foderoptagelsen (Mertens, 1994; Mod. e. Ingvartsen, 1994b)*

Faktorer ved dyrene	Faktorer ved foderet	Management og miljø
Genotype*	Planteart*	Timer med adgang til foder
Race*	Plantemorfologi	Fodringsfrekvens
Køn*	Rationssammensætning*	Separat vs. fuldfoder*
Vægt*	Kemisk sammensætning	Anabolske additiver
Alder*	Fordøjelighed*	Foderadditiver
Fysiologisk stadie*	Nedbrydningsprofiler	Mineralske salte, alkaline tilsætningsstoffer (buffere)
Vækst	Passagehastighed	
Drægtighed*	Partikelstørrelse/forarbejdning*	Bindestald vs. løsdrift*
Laktationsnr.*	Tørstofindhold*	Belægningsgrad*
Mælkeydelse*	Forgæringsprodukter*	Daglængde/lys*
Laktationsstadie*	Palatabilitet	Temperatur
Huld	Næringsstofmangel	
Tidligere fodring	Vekselvirkninger mellem fodermidler	
Sygdomme		

* Faktorer, der indgår i det danske fyldesystem for malkekøer (Kristensen, 1995) eller ungdyr (Ingvartsen, 1992a; 1994a) (se også kapitel 18).

Som det fremgår af Tabel 7.2, indgår en del af disse faktorer i de danske systemer til forudsigelse af foderoptagelsen hos kvæg, men andre faktorer har det ikke været muligt eller nødvendigt at inkorporere (se kapitel 18).

Foderoptagelse består af måltider

Foderoptagelsens regulering er meget kompleks, og de mange faktorer vist i Tabel 7.2 virker med forskellig tidshorisont. Foderoptagelsens regulering sker på kort (regulering af de enkelte måltider inden for dag), mellemlangt (regulering af foderoptagelsen fra dag til dag) og langt sigt (regulering af foderoptagelse over uger og måneder) (se Tabel 7.1 for definitioner). Det skal bemærkes, at begrebet "foderoptagelse" ofte anvendes i studier, der efter definitionerne i Tabel 7.1 ikke studerer foderoptagelsesregulering, men derimod måltidsregulering. Dette kan skabe forvirring, da faktorer, der nedregulerer et måltids størrelse, jo ikke nødvendigvis resulterer i en mindre foderoptagelse, hvis f.eks. dyrene æder flere måltider pr. dag. Ad libitum foderoptagelsen pr. dag kan nemlig beskrives ud fra følgende ligning:

$$ALF_Y = \sum_{i=1}^{n} M_i \cdot T_i/H_i, \qquad \textbf{(7.1)}$$

hvor:

- ALF_Y = Summeret daglig ad libitum foderoptagelse udtrykt i enhed Y, f.eks. kg tørstof på tværs af n måltider i et døgn {i=1, 2, …. n}
- M_i = Måltid i
- T_i = Ædetid for måltid i i minutter
- H_i = Ædehastighed i minutter for måltid i pr. enhed Y.

Regulering i forhold til næringsstofbehov er central

Men hvad er det, der regulerer dyrenes appetit over tid og forårsager så store ændringer i foderoptagelsen gennem f.eks. vækst, drægtighed og laktation? Dette har naturligt optaget mange forskere, og adskillige teorier over foderoptagelsens regulering er foreslået, hvilket fremgår af en lang række tidligere oversigtsartikler vedrørende foderoptagelsens regulering (se referencer i f.eks. Ingvartsen et al., 1986; Mertens, 1994). De faktorer, der påvirker foderoptagelsen hos kvæg, og de stimuli og mekanismer, der regulerer foderoptagelsen, er imidlertid meget komplekse og stadig ikke forstået i detaljer.

Grundlæggende er reguleringen af foderoptagelsen hos kvæg som hos andre dyrearter baseret på, at organismen til enhver tid vil tilstræbe at få dækket sit aktuelle behov for energi til livsudfoldelse og potentiel produktion. Hvis produktionen øges, stimuleres sultreaktionerne, og dyret vil forsøge at indtage mere foder. Og omvendt, hvis energibehovet formindskes, bliver foderoptagelsen nedsat. Hvis foderrationens energikoncentration ændres, vil dyret forsøge at kompensere ved en dertil svarende ændring af den optagne mængde foder. Det viser, at dyrene enten registrerer energistatus eller energiforbruget. Denne type regulering benævnes som senere beskrevet stofskifteregulering. Hos kvæg er det generelt accepteret, at dyrene først og fremmest regulerer energioptagelsen frem for optagelsen af specifikke næringsstoffer som protein/aminosyrer, fedt/-fedtsyrer eller kulhydrater. Undersøgelser har dog antydet, at køer ved frit valg til en vis grad kan selektere mellem fodermidler med henblik på at dække behovet for specifikke næringsstoffer.

Hos drøvtyggere er der imidlertid et særligt forhold, som spiller en vigtig rolle. Dyrene bliver ofte fodret med stærkt fyldende fodermidler med en relativt lav energikoncentration og en grov fysisk struktur. Det betyder, at fylden af foderet i fordøjelseskanalen ofte er det, der sætter grænsen for, hvor me-

get foder dyrene kan optage, selvom dette foder ikke dækker det aktuelle energibehov. Denne form for begrænsning kaldes for fysisk regulering. Fylden antages at blive registreret ved mekanoreceptorer i vomvæggen, som registrerer tryk og vomvæggens udspænding. Impulser bliver sendt herfra til det centrale nervesystem (CNS) via nervebaner.

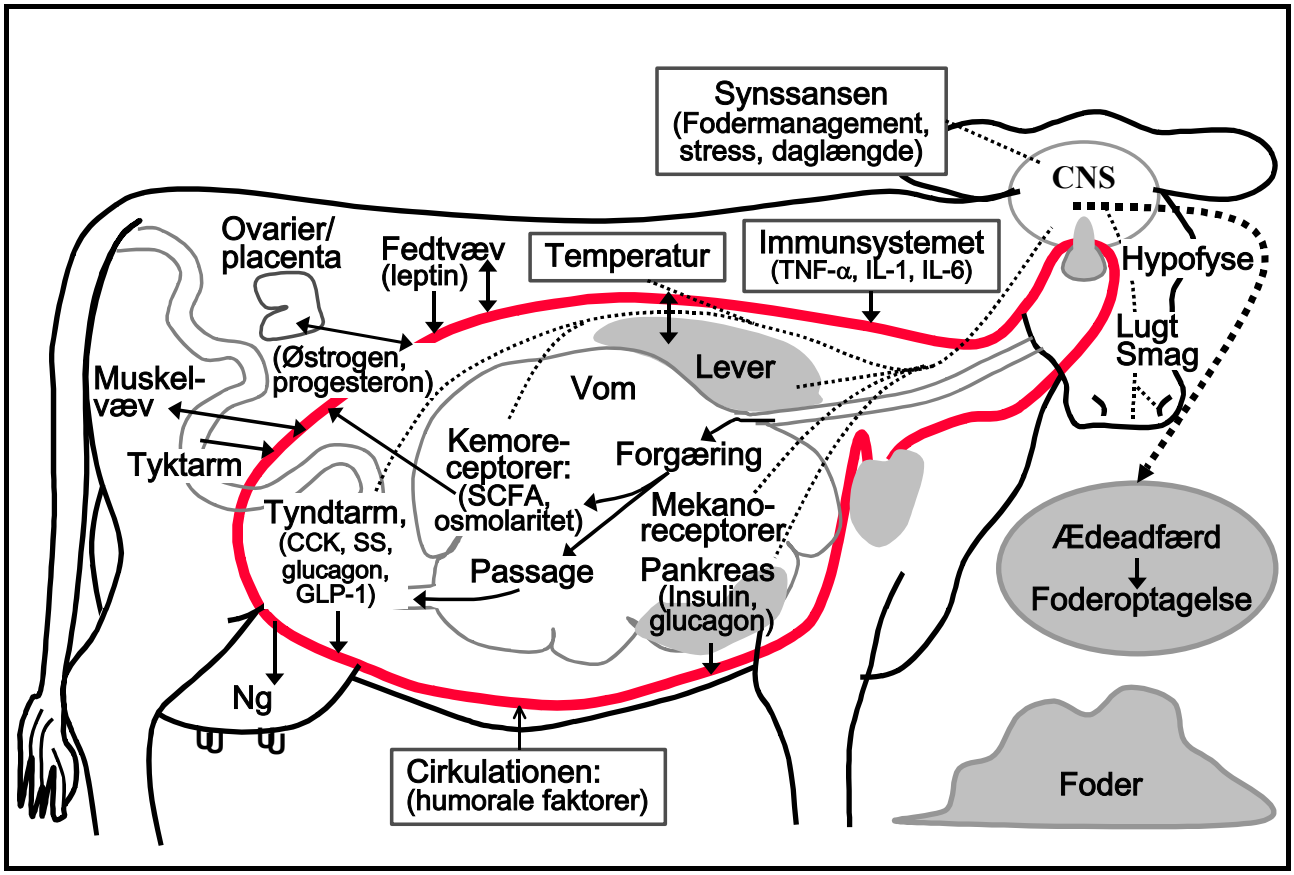
Det er endnu ikke fuldstændigt belyst, hvorledes reguleringen på basis af energistatus/energiforbrug foregår, men det er oplagt, at reguleringen ikke er simpel og direkte, idet hverken optagelsen af energi eller næringsstoffer "måles" i forbindelse med optagelsen. Hvis foderoptagelsen var reguleret af simple feedback-mekanismer relateret til energistatus, ville forsinkelsen, fra foderoptagelsen finder sted, til energien er tilgængelig i vævene, forventes at resultere i en for stor optagelse. Tilsyneladende afslutter dyrene måltiderne på basis af andre signaler, før foderet er fordøjet og omsat.

Foderoptagelsens regulering er også kompleks på grund af, at energien kan opmagasineres i form af glykogen og fedt. Disse depoter anvendes både på kort (mellem måltider) og længere sigt (f.eks. i tidlig laktation) til at supplere med energi til livsprocesser og produktion. En anden faktor, som gør foderoptagelsen på kort sigt kompleks, er påvirkningen af foderoptagelsen gennem psykiske faktorer. Således kan måltider igangsættes eller afsluttes som følge af foderkarakteristika, sociale interaktioner og managementforhold.

Reguleringsmekanismer

To hovedtyper af signaler påvirker appetitten og foderoptagelsen via CNS, nemlig nervøse stimuli og humorale stimuli, dvs. signaler via blodbanen (f.eks. hormoner, cytokiner, næringsstoffer), hvilket er illustreret i Figur 7.1. Disse stimuli påvirker centre i hypotalamus og udløser neuroendokrine mekanismer, der udskiller en lang række neuropeptider, der integreres og koordineres i hypotalamus i en ædeadfærd, der bestemmer foderoptagelsen. Disse mekanismer udgør således *den centrale regulering af foderoptagelsen*, der kontrollerer foderoptagelsen på såvel kort som langt sigt. I de senere år har man fået megen ny viden på dette område, især hos gnavere, hvor det er vist, at en række appetitstimulerende neuropeptider, som f.eks. neuropeptid Y, øges ved laktationens igangsætning (Ingvartsen & Boisclair, 2001). Den centrale regulering – eller den overordnede regulering – af foderoptagelsen er behandlet i afsnit 7.4.

De to primære mekanismer, der regulerer foderoptagelsen, benævnes den fysiske regulering og stofskiftereguleringen. Den *fysiske regulering af foderoptagelsen* sker, når foderoptagelsen er begrænset som følge af mave-tarmkanalens rumlige kapacitet. Vommen, hvor foderet forgæres og delvist omsættes mikrobielt, udgør potentielt en fysisk begrænsning for, hvor meget foder et dyr kan optage, og indgår som en central del af den fysiske regulering af foderoptagelsen på kort og langt sigt. En integreret del af den fysiske regulering er naturligvis foderet og dets kemiske og fysiske egenskaber. Især foderets forgæringshastighed og passage ud af vommen er centrale elementer i foderoptagelsens regulering, når denne især er under indflydelse af fysiske faktorer. Den fysiske regulering af foderoptagelsen behandles nærmere i afsnittene 7.5 og 7.6.



Figur 7.1 *Centrale elementer i foderoptagelsens regulering hos drøvtyggere. Foderoptagelsen koordineres og integreres i centralnervesystemet (CNS) på basis af synssansen, nervøse stimuli fra det perifere system via nervebaner (stiplede linier: signaler fra lugt- og smagsreceptorer; mekano- og kemorereceptorer fra vommen og kemoreceptorer fra tarm og lever) og humorale faktorer via cirkulationen (næringsstoffer, metabolitter og hormoner i blodet). Forkortelser: TNF-α: tumor nekrose-faktor-α, IL-1: interleukin 1, IL-6: interleukin 6, CCK: cholecystekinin, SS: somatostatin, GLP-1: glukagon-lignende peptid. Pile i vommen illustrerer flow af foder; Pile uden for vommen illustrerer flow af næringsstoffer, metabolitter og hormoner til og fra forskellige organer.*

De to primære mekanismer, der regulerer foderoptagelsen, benævnes den fysiske regulering og stofskiftereguleringen. Den fysiske regulering af foderoptagelsen sker, når foderoptagelsen er begrænset som følge af mave-tarmkanalens rumlige kapacitet. Vommen, hvor foderet forgæres og delvist omsættes mikrobielt, udgør potentielt en fysisk begrænsning for, hvor meget foder et dyr kan optage, og indgår som en central del af den fysiske regulering af foderoptagelsen på kort og langt sigt. En integreret del af den fysiske regulering er naturligvis foderet og dets kemiske og fysiske egenskaber. Især foderets forgæringshastighed og passage ud af vommen er centrale elementer i foderoptagelsens regulering, når denne især er under indflydelse af fysiske faktorer. Den fysiske regulering af foderoptagelsen behandles nærmere i afsnittene 7.5 og 7.6.

Stofskifteregureringen omfatter regulering af foderoptagelsen på basis af signaler fra væv og stofskifte, herunder hormoner, nærings-

stoffer og metabolitter. Under stofskifteregulering har vi inkluderet den regulering, der finder sted på basis af foderomsætningen i formaverne, dvs. signaler fra receptorer i formaveepitel/væv, der opfatter næringsstoffer og forgæringsprodukter (se afsnit 7.7). Stofskifteregulering omfatter endvidere næringsstofforbruget til vækst, fosterproduktion, mælkeproduktion og vedligehold. Dette er i Figur 7.1 illustreret i form af muskelvæv, fedtvæv, ovarier/placenta og mælkeproduktion. Reguleringen af fooderoptagelsen i forhold til næringsstofforbruget er dog meget kompleks, idet dyrene ikke alene regulerer fooderoptagelsen på basis af det aktuelle behov for næringsstoffer men også afhænger af mobilisering af næringsstoffer. Mobiliseringen af kropsreserver f.eks. i tidlig laktation stiller næringsstoffer og energi til rådighed, hvilket virker hæmmende på fooderoptagelsen. Denne egenskab er genetisk blevet stærkt udviklet gennem avl hos malkekøer, men den er endnu mere udtalt hos andre dyrearter som f.eks. hvaler og bjørne, hvor den er udviklet gennem almindelig evolution. Disse problemstillinger behandles i afsnit 7.8. I forbindelse med fooderoptagelse og foderomsætning og absorption udskilles peptider og hormoner, der menes at kunne påvirke fooderoptagelsen. Endvidere er næringsstofbehovet gennem vækst og reproduktions- og laktationsstadier under stærk hormonel kontrol, og visse af disse menes også at spille en rolle i fooderoptagelsens regulering. Den hormonelle regulering af fooderoptagelsen er behandlet i afsnit 7.9. Endelig omfatter stofskifteregulering af fooderoptagelsen den regulering, der er, på basis af dyrenes kropsreserver, herunder leptins rolle. Dette behandles i afsnit 7.10.

Ud over de to primære reguleringsmekanismer, den fysiske regulering og stofskifteregulering, er der som nævnt tidligere en række andre forhold, som kan påvirke eller modificere fooderoptagelsen. Det drejer sig f.eks. om foderpræferencer og hedonistisk adfærd, men også om andre miljøfaktorer. I Figur 7.1 er det illustreret, at dyrenes første stimuli, der potentielt kan påvirke fooderoptagelsen, er via foderets palatabilitet, dvs. synet af foder, foderets smag og foderets lugt. Har dyrene mulighed for at vælge blandt fodermidler, indgår disse sanser i *foderpræferencer og hedonistisk adfærd*, der er nærmere behandlet i afsnit 7.11. *Eksterne stimuli* påvirker fooderoptagelsen via nervøs regulering. Adskillige faktorer, bl.a. fodring og miljøbetingede faktorer som f.eks. social stress, daglængde og temperatur, påvirker dyrenes appetit, hvilket omtales i afsnit 7.12. Reaktionerne på eksterne stimuli og til dels foderpræferencer benævnes ofte *psykisk regulering*.

Vi har længe vidst, at sygdom påvirker appetitten (se kapitel 12 i bind 2). Infektioner kan hæmme dyrs fooderoptagelse i kortere eller længere tid via *immunsystemets* cytokiner, der har en stærk hæmmende effekt på appetitten. Cytokinernes virkning på fooderoptagelsen er omtalt i afsnit 7.13.

Opdelingen af de forskellige kontrolmekanismer i stofskifteregulering, fysisk regulering samt psykisk regulering er dog ikke uden problemer, fordi fooderoptagelsens regulering ikke har at gøre med enten/eller mekanismer, dvs. mekanismerne virker ikke adskilt. Summen af en lang række signaler fra dyr, foder og miljø integreres i centralnervesystemet, og reaktionerne på denne samlede sum af informationer kommer til udtryk i appetit og ædeadfærd (Forbes, 1996; Ingvartsen & Andersen, 2000). Derfor, når de enkelte mekanismer eller faktorer i reguleringen af fooderoptagelsen diskuteres isoleret, skal man huske på, at fooderoptagelsens regulering samtidig er under påvirkning af en lang række andre faktorer ud over den, opmærksomheden lige nu er henvendt på. Et simpelt eksempel kan illustrere dette. Den

fysiske regulering sætter ikke en fast grænse for foderoptagelsen hos det enkelte dyr. Denne grænse er under påvirkning af dyrets fysiologiske status, stofskifte og drægtighed etc. Det maksimale indhold i vommen varierer med ydelsen, som alene kunne forklare 76 % af denne variation under omstændigheder, hvor foderoptagelsen kunne antages i stor udstrækning at være begrænset af den fysiske regulering (Bosch et al., 1991). Tilsvarende er der positiv sammenhæng mellem køers mælkeydelse og deres foderoptagelse, selvom optagelsen klart er påvirket af den fysiske begrænsning, idet optagelsen også øges, hvis fylden af foderet reduceres (Kristensen & Ingvartsen, 1985). Dette er illustreret i Figur 7.3 i afsnit 7.5, som viser, at der er et større indhold i vommen hos den lakterende ko end hos goldkoen. Det antages, at når det større behov for energi hos en ko med højere produktion fremkalder stimulerende impulser, så bliver balancen forskubbet i forhold til de hæmmende impulser fra mekanoreceptorer i vommen. Sulten øges, og der tolereres en større vomfylde.

Når de enkelte mekanismer diskuteres, bør det også iagttages, at visse mekanismer virker såvel på kort som på langt sigt, idet dyrenes fysiologiske status ændres som følge af de konsekvenser, korttidsreguleringen har på dyrenes status på langt sigt. Endelig gøres der opmærksom på, at der hersker nogen forvirring i litteraturen, fordi der ikke altid skelnes mellem regulering af et måltid og regulering af foderoptagelse.

7.4 Den centrale regulering og integration af stimuli

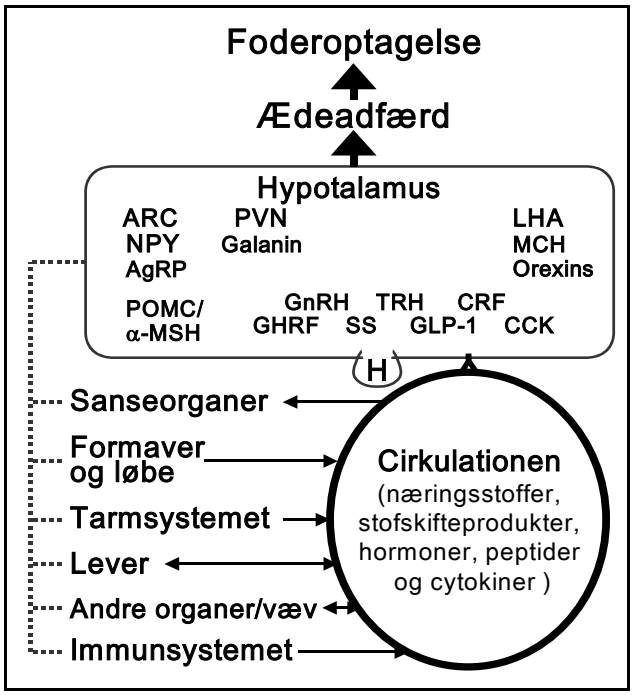
Involverede centre i CNS

Hypotalamus er identificeret som et af de vigtigste områder i CNS i reguleringen af foderoptagelsen. Hos får udgør hypotalamus blot 0,5 cm^3 og er lokaliseret lige over hypofysen i bunden af hjernen. Tidlige studier, der anvendte læsionsteknik, identificerede to primære centre i hypotalamus, der var involveret i foderoptagelsens regulering, nemlig den laterale hypotalamus (LHA) og den ventromediale del (VMH), der blev benævnt henholdsvis sult- og mæthedscentret. Denne erkendelse fremkom på basis af en række studier af appetitcentre ved elektrisk stimulering eller kemisk ødelæggelse, først hos rotter og senere i andre dyrearter. Elektrisk stimulering af VMH reducerer således foderoptagelsen (hypofagia) hos geder (Wyrwicka & Dobrzecka, 1960), og læsioner af samme område medfører overdreven æden (hyperfagia) og øget fedningsgrad (Baile et al., 1967b; Baile et al., 1969). Tilsvarende er det fundet, at elektrisk stimulering af LHA kan resultere i en stærkt øget foderoptagelse (Wyrwicka & Dobrzecka, 1960; Baile et al., 1967a; Baile et al., 1967b), mens læsioner i LHA reducerer foderoptagelsen eller forårsager total fodervægring (Baile et al., 1968). Senere studier har fokuseret på neurokemiske mekanismer involveret i foderoptagelsens regulering og anvendt teknikker, der enten efterligner eller blokerer de naturligt forekommende signalstoffer i hjernen. Disse studier har vist, at foderoptagelsens regulering ikke er koncentreret i veldefinerede centre såsom LHA eller VMH, men derimod i et kredsløb og netværk af neuroner, der secernerer neurotransmittere og peptider, der medierer specifikke virkninger på foderoptagelse og energiforbrug. Studierne har endvidere identificeret en lang række peptider og hormoner, der menes at indgå i reguleringen af foderoptagelsen (Tabel 7.3) jævnfør oversigtsartikel om emnet (Ingvartsen & Andersen, 2000).

Tabel 7.3 *Hormoner og peptider der stimulerer eller hæmmer foderoptagelsen (mod. e. Ingvartsen & Andersen, 2000)*

Stimulerer foderoptagelsen	Hæmmer foderoptagelsen	
β-Endorfin	Agouti-related protein	Insulin
Dynorfin	Anorectin	Leptin
Galanin	Amylin	Neurotensin
Growth hormone-releasing factor	Bombesin	Noradrenalin (β)
Neuropeptid Y	Caerulin	Oxytocin
Noradrenalin (α_2)	CCK 8 og 33	Satietin
Melanin-koncentrerende hormon	Corticotropin-releasing factor	Serotonin
Melanocyt stimulerende hormon α	Cyclo-His-Pro	Somatostatin
Opoider	Dopamin	Substance P
Orexin A og Orexin B	Enterostatin	Thyrotropin-releasing hormon
Progesteron	Estrogen	Vassopressin
peptid YY	Gastrin-releasing peptid	Xenin
	Glukagon	
	Glukagon-lignende peptid 1	

Det er oplagt ikke målet her at gennemgå alle disse peptiders rolle i foderoptagelsens regulering. Her vil den centrale regulering af foderoptagelsen blive gennemgået på basis af den simplificerede skitse i Figur 7.2.



Figur 7.2 *Skitse over den centrale integration og koordinering af foderoptagelse via nervøse og humorale signaler til områder i hypotalamus. De primære centre i hypotalamus med neuroner af betydning for foderoptagelsens regulering er den arcuate kerne (ARC), den paraventrikulære kerne (PVN) og den laterale hypotalamus (LHA). Nervøse og humorale stimuli fra perifere organsystemer og væv overføres til centralnervesystemet via nervebaner (stiplet linie) eller receptorer (Y), der enten transporterer hormoner over blod-hjerne-barrieren eller signalerer neuroner i hjernen. Disse signaler stimulerer appetitstimulerende eller appetithæmmende neuropeptider. De vigtigste appetitstimulerende neuropeptider omfatter neuropeptid Y (NPY), agouti-related protein (AgRP), galanin, Melanin-koncentrerende hormon (MCH,) orexiner, thyrotropin releasing hormon (TRH) og growth hormone releasing factor (GHRF). De vigtigste appetithæmmende neuropeptider omfatter peptider i melanocortin (MC) systemet, der omfatter pro-opiomelanocortin (POMC), α-melano-*

cyt-stimulerende hormon (α–MSH), corticotropin releasing hormon (CRF), cholecystokinin (CCK), glukagon-lignende peptid 1 (GLP-1) og somatostatin (SS). Virkningen af neuropeptiderne er ikke blot på foderoptagelsen, men også på næringsstoffordeling og energiforbruget via neuroendokrine effekter af bl.a. GHRF, SS, TRH og CRF på hypofysen (H).

Som det fremgår af Figur 7.2, er foderoptagelse, næringsstoffordeling og energiforbruget reguleret af et netværk af orexigene (anabolske) og anorexiogene (katabolske) neuropeptider. I det følgende gives en kort gennemgang af udvalgte neuropeptider med udgangspunkt i nylige oversigtsartikler (Ingvartsen & Andersen, 2000; Henry, 2003) og en artikel, der fokuserer på leptins rolle i reguleringen af foderoptagelse- og energihomeostase (Ingvartsen & Boisclair, 2001).

Neuropeptid Y (NPY)

NPY forekommer i cellelegemer og nerveender især i mange områder af hjernen, der er involveret i regulering af foderoptagelsen og energibalancen. NPY, der er en af de kraftigste stimuli af foderoptagelse, fordoblede foderoptagelsen og seksdoblede den daglige vækst hos rotter ved injektion i den paraventrikulære kerne (PVN) (Stanley et al., 1986). Akutte intracerebroventrikulære (icv) injektioner med NPY forårsager overdreven æden (hyperfagia) hos mætte rotter (Clark et al., 1984; Billington et al., 1991; McMinn et al., 1998) og får (Miner et al., 1989; Sartin et al., 2001). Indgivelse af NPY i 7 dage (Catzeflis et al., 1993) resulterer i en langvarig stigning i foderoptagelse og kropsdepoter hos rotter (Zarjevski et al., 1993), mens icv-indgivelse af NPY-antistoffer har den modsatte effekt (Dube et al., 1994).

Messenger RNA for NPY og leptin receptorer udtrykkes begge i den arcuate kerne (ARC) (Mercer et al., 1996). Begge proteiner forekommer således side om side i ARC hos får (Williams et al., 1999). Tilstedeværelsen af leptin receptorer på NPY-neuroner er funktionelt vigtig, da icv-indgivelse af leptin reducerer NPY-ekspression og syntese i hypotalamus hos fede og fastede gnavere (Stephens et al., 1995; Jang et al., 2000) og moderfår (Henry et al., 1999). I overensstemmelse med NPY's rolle som delvis mediator af leptins effekt øges NPY-sekretionen i ARC ved faste og reduceres ved fodring hos rotter (Sahu et al., 1988). Andre neuropeptider må dog også være involveret, da deletion af NPY-genet ikke fuldstændigt normaliserer vægten hos ob/ob mus (genotype der ikke kan danne leptin) og ikke har nogen effekt på foderoptagelse og vægt i ikke-fede mus (Palmiter et al., 1998).

Melanin-koncentrerende hormon (MCH)

MCH produceres hovedsageligt i neuroner i den laterale hypotalamus (LHA) (Bittencourt et al., 1992). Injektion af MCH ind i den laterale ventrikel øger straks foderoptagelsen hos rotter (Qu et al., 1996). Selvom leptin receptorerne ikke er så talrige i LHA (Schwartz et al., 1996), udtrykkes de af adskillige MCH-secernerende celler (Håkansson & Meister, 1998). Central injektion af leptin nedsætter MCH-ekspressionen i hypotalamus og hæmmer en MCH-fremkaldt forøgelse af foderoptagelsen (Sahu, 1998b). MCH mRNA stiger i tilfælde af lave leptinkoncentrationer (ob/ob mus og faste) (Qu et al., 1996; Mizuno et al., 1998).

Orexin A og B

Orexiner (A og B), også kaldet hypocretin, stammer fra en fælles prepro-orexin precursor, der hovedsageligt produceres i neuroner i LHA hos såvel rotter (Sakurai et al., 1998)

som får (Archer et al., 2002). Central injektion af orexin A øger foderoptagelsen og stofskiftet hos rotter (Sakurai et al., 1998; Sweet et al., 1999; Dube et al., 1999), især i dagtimerne (Haynes et al., 1999; Yamanaka et al., 1999), mens injektion af orexin A antistoffer hæmmer foderoptagelsen (Yamada et al., 2000). Central injektion af orexin B øger foderoptagelsen hos får (Sartin et al., 2001), men ikke hos rotter (Edwards et al., 1999; Dube et al., 1999), hvor peptidet tilsyneladende ikke spiller nogen væsentlig – hvis nogen – rolle i foderoptagelsen. Orexinudtrykkende celler udtrykker også leptin receptorer (Håkansson et al., 1999; Horvath et al., 1999). Leptin hæmmer en faste-fremkaldt stigning i prepro-orexin mRNA og orexin receptor-A mRNA-niveauer i rotters hypotalamus, mens orexin receptor-B mRNA-niveauerne var uforandrede (Lopez et al., 2000). Ekspressionen af prepro-orexin genet er signifikant nedsat hos ob/ob og db/db (genotype der ikke danner leptinreceptorer) mus sammenlignet med kontrolmus (Yamamoto et al., 1999). På trods af manglende leptin signalering hos disse dyr forårsager faste stadig en stigning i prepro-orexin genekspressionen hos fede mus (Yamamoto et al., 2000) og i den laterale hypotalamus' (LHA) orexin A- og B-indhold (Mondal et al., 1999). Restriktiv fodring samtidig med laktationen øger udelukkende orexin B-niveauet i hypotalamus, hvilket antyder, at orexin A og B secerneres eller nedbrydes forskelligt (Cai et al., 2001).

Galanin og galanin-lignende peptid (GALP)

Galanin er almindeligt udbredt i hjernen med specielt høje koncentrationer i PVN. NPY og galanin-secernerende neuroner kommunikerer direkte, især i ARC og PVN (Horvath et al., 1996). Icv-injektion af galanin forårsager overdreven æden (Kyrkouli et al., 1986; Sahu, 1998b), men sammenlignet med NPY er effekten af galanin på foderoptagelsen mindre markant. Icv-indgivelse af leptin nedsætter galanin mRNA-ekspressionen hos rotter (Sahu, 1998a; Sahu, 1998b) og mus (Cheung et al., 2001). Ydermere blev et nyt galanin-lignende peptid (GALP) identificeret for nylig (Wang et al., 1997; Ohtaki et al., 1999). Faste nedsætter antallet af celler, der indeholder GALP mRNA i ARC, hvorimod behandlingen af fastede dyr med leptin forårsager en 4-dobbelt stigning i antallet af celler, der udtrykker GALP (Jureus et al., 2000). Således synes leptin og faste, i modsætning til deres effekt på andre appetitstimulerende peptider, at øge galanin og GALP mRNA-ekspressionen. Ikke desto mindre antyder deres tilstedeværelse i hypotalamus og hypofyse, at begge peptider spiller en rolle i reguleringen af foderoptagelse og stofskifte (Jureus et al., 2000).

Corticotropin-releasing faktor (CRF)

Det er kendt, at CRF spiller en central rolle i foderoptagelsen og energihomeostasen (Richard, 1998) og er en mediator for leptins appetithæmmende virkning (Uehara et al., 1998). CRF secerneres i hjernen, primært fra PVN (Glowa et al., 1992; Rohner-Jeanrenaud et al., 1996). Central injektion af CRF reducerer foderoptagelsen hos gnavere (Arase et al., 1988; Hotta et al., 1991; Richard, 1998), aber (Glowa & Gold, 1991) og kvæg (Ruckebusch & Malbert, 1986). Krahn et al. (1986) viste, at central injektion af en CRF antagonist blokerede for stress-fremkaldt appetitnedsættelse og delvist ændrede CRF-fremkaldt mæthed.

Leptin øger sekretionen af CRF fra eksplantater fra hypotalamus (Costa et al., 1997), og icv-infusion af leptin øgede ekspressionen af CRF i hypotalamus hos rotter (Schwartz et al., 1996; Morimoto et al., 2000) og mus (Jang et al., 2000; Arvaniti et al., 2001). Samtidig icv-injektion af leptin og en CRF antagonist hæmmede den appetitnedsættende effekt af leptin hos rotter (Uehara et al.,

1998). Desuden stimulerer central injektion af leptin aktiviteten i hypotalamus-hypofyse-binyre (HPA) aksen (Morimoto et al., 2000). Disse resultater antyder, at CRF er involveret i at mediere effekten af leptin på foderoptagelsen og HPA-aksen.

Melanocortinsystemet (POMC, α-MSH, AgRP)

I hjernen findes det centrale melanocortin (MC) system, der består af α-MSH, et peptid der er dannet ved spaltning af pro-opiomelanocortin (POMC) molekylet, og MC3 og MC4 receptorerne. Systemet er noget usædvanligt, fordi det også består af en anden ligand, agouti-related protein (AgRP), der virker som en antagonist til MC receptorerne. Den generelle effektivitet af MC receptor signalering er således reguleret af den relative koncentration af agonist og antagonist.

Både POMC og AgRP neuroner findes i ARC sammen med leptinreceptordannende neuroner (Rossi et al., 1998). AgRP neuroner findes de samme steder som NPY-neuroner (Hahn et al., 1998). Central indgivelse af α-MSH eller melanocortin agonist nedsætter foderoptagelsen hos gnavere (Fan et al., 1997; Hansen et al., 2001). Modsat øgede en enkelt icv-injektion med rekombineret AgRP (Ebihara et al., 1999) eller længere tids icv-indgivelse af AgRP (Wirth & Giraudo, 2000; Small et al., 2001) foderoptagelsen og kropsvægten hos ad libitum fodrede rotter. En del af effekten af AgRP medfører en reduktion i energiforbrug, fordi øget fedtdeponering stadig forekommer hos rotter. (Small et al., 2001). Denne effekt kan være delvist formidlet af en reduktion i sekretionen af skjoldbrusk-stimulerende hormoner (TSH), hvilket tyder på, at AgRP forårsager stofskifteændringer uafhængigt af øget foderoptagelse (Small et al., 2001).

POMC mRNA-ekspressionen er nedsat i ARC, når leptinkoncentrationen er meget lav (ob/ob mus, faste) og normaliseret ved leptinterapi (Cheung et al., 1997; Thornton et al., 1997; Schwartz et al., 1997; Mizuno et al., 1998). AgRP-ekspressionen i ARC reguleres på den præcis modsatte måde, dvs. stiger hos ob/ob mus og ved faste, og falder ved fodring og leptinterapi (Mizuno & Mobbs, 1999; Ebihara et al., 1999; Arvaniti et al., 2001).

Kokain- og amfetamin-reguleret transskript (CART)

CART-indeholdende neuroner er almindeligt forekommende i hele hjernen, også i ARC, LHA og PVN (Koylu et al., 1997; Kristensen et al., 1998), hvilket antyder, at CART spiller en rolle i hypotalamus', hypofysens og binyrernes funktion (Koylu et al., 1997). Ved intraperitonal (ip) eller icv-injektion i gnavere falder foderoptagelsen afhængig af dosis (Thim et al., 1998; Vrang et al., 1999; Ahima & Hileman, 2000; Stanley et al., 2001). Rekombineret CART injiceret icv i rotter havde tendens til at hæmme normal og sult-fremkaldt fodring og blokerede for fodringsresponset forårsaget af NPY (Kristensen et al., 1998). Et antiserum mod CART øgede foderoptagelsen hos normale rotter, hvilket antyder, at CART muligvis hæmmer foderoptagelsen hos normale dyr (Kristensen et al., 1998). I overensstemmelse med rollen som mediator af effekterne af leptin falder CART mRNA i ARC hos gnavere med svag leptin signalering (fa/fa rotter og ob/ob mus) og ved faste (Kristensen et al., 1998). Periferisk injektion af leptin i 10 dage stimulerede CART mRNA-ekspressionen betydeligt hos ob/ob mus (Kristensen et al., 1998). Det faktum, at CART peptider er almindeligt forekommende i hjernen, antyder desuden en væsentlig rolle i reguleringen af hypotalamus-hypofyse-binyreaksen

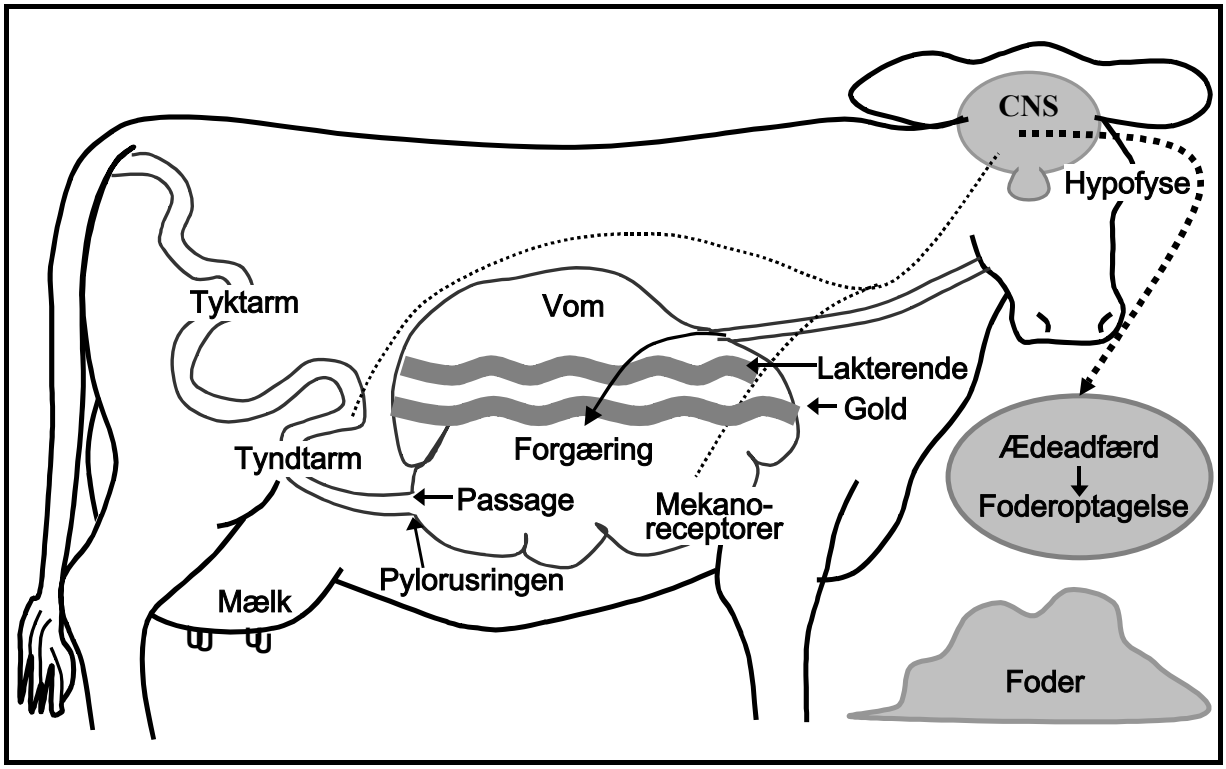
(Koylu et al., 1997; Stanley et al., 2001) og deraf følgende virkninger på stofskifte og immunitet.

Integrationen af foderoptagelse og stofskifte

I de foranstående afsnit er de centrale mekanismer i foderoptagelsens regulering diskuteret. I diskussionen er leptins rolle inkluderet, idet den menes at spille en rolle i koordineringen af foderoptagelsen, kropsdepoter (fedt) og stofskifteaktivitet. Der er ingen tvivl om, at foderoptagelsen er tæt integreret med stofskifte og miljøfaktorer, og at denne integration foregår i CNS hos rotter. Imidlertid omhandler langt den overvejende del af den tilgængelige litteratur gnavere eller andre enmavede dyr. Artsforskelle eksisterer, som det fremgår af foranstående afsnit, og yderligere forskning er nødvendig, før vi forstår mekanismerne involveret i foderoptagelsens regulering og integrationen med stofskiftet hos drøvtyggere. At en sådan integration eksisterer, er delvist dokumenteret for leptin, der indgår i reguleringen af foderoptagelsen og samtidig påvirker stofskiftet, f.eks. energiforbruget, glukosestofskiftet, insulinsekretion og -effekt, hormoner i hypotalamus-hypofyse-binyreaksen (HPA-aksen) og væksthormonaksens hormoner som beskrevet i en række oversigtsartikler (Houseknecht & Portocarrero, 1998; Vuagnat et al., 1998; Blum et al., 1998; Chilliard et al., 2001; Ingvartsen & Boisclair, 2001).

7.5 Fysisk regulering – formavernes kapacitet

Drøvtyggerne er gennem evolutionen udviklet til at omsætte og udnytte store mængder fiberrigt og fyldende grovfoder. For at udnytte dette foder kræves der en omfattende og relativt langsom mikrobiel forgæring. Den mikrobielle omsætning foregår hos drøvtyggere helt overvejende i formaverne, der for det første har et stort volumen, men som for det andet er udformet og fungerer på en sådan måde, at tungt fordøjeligt foder i store partikler tilbageholdes i formaverne i mange timer, for at så meget af det som muligt kan nå at blive nedbrudt. Foderpartiklerne kan først passere ud af formaverne, når de ved drøvtygning og fordøjelsesprocesser er blevet stærkt findelte. Denne tilbageholdelse af foderet i formaverne gør mavernes fysiske kapacitet til en potentiel begrænsende faktor for dyrenes foderoptagelse. Princippet i den fysiske regulering er illustreret i Figur 7.3



Figur 7.3 *Skematisk illustration af princippet i den fysiske begrænsning af foderoptagelsen. Den fysiske begrænsning skyldes et langsomt flow af større foderpartikler ud af vommen, som derfor bliver fyldt op, og foderoptagelsen hæmmes, uden at dyrets energibehov er fuldt dækket. Ved fysisk begrænsning af foderoptagelsen fortærer dyret foder, indtil vægt og volumen af vomindholdet forårsager en vis udspænding af vomvæggen. Mekanoreceptorer i formavernes vægge registrerer denne udspænding og sender signaler gennem nervesystemet til centralnervesystemet (CNS), som medfører en hæmning af foderoptagelsen. Foderets fylde er bestemt af dets partikelstørrelse, indholdet af cellevægsstoffer, disses forgæringshastighed, sønderdelingshastigheden for foderets partikler og partiklernes vægtfylde. Vomfylden (mængde og vægt af indholdet) varierer afhængig af dyrets energibehov, idet de sultfremkaldende impulser stammende fra et større behov for energi stimulerer dyret til at udnytte vommens kapacitet stærkere.*

Formavernes udvikling

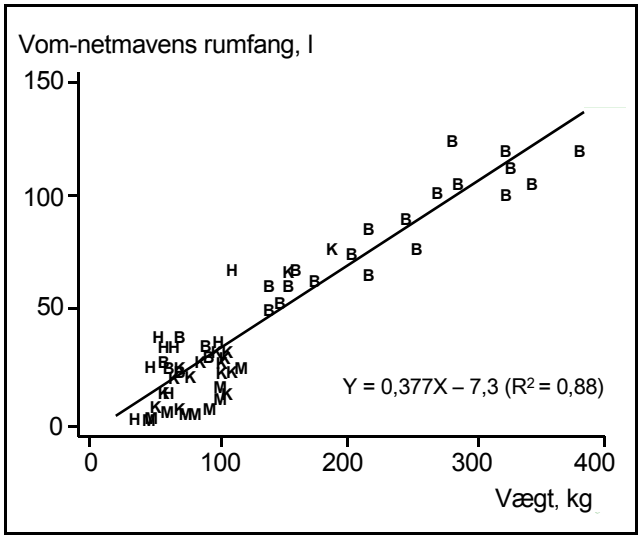
Formavernes relative størrelse ændres med alder og fodring som vist i Tabel 7.4.

Tabel 7.4 *Den procentvise fordeling af mavernes samlede vævsmængde på henholdsvis vom-netmave, bladmave og løbe (Warner & Flatt, 1965)*

	Alder i uger						
	0	4	8	12	16	20-26	34-38
Vom-netmave	38	52	60	64	67	64	64
Bladmave	13	12	13	14	18	22	25
Løbe	49	36	27	22	15	14	11

Resultaterne i Tabel 7.4 er gennemsnit af flere forsøg og illustrerer, at der sker en hurtig stigning i størrelsen af vom-netmaven, hvorimod løbens relative størrelse gradvist mindskes. Ændringerne er mest markante i de første 8 uger efter fødslen, hvorefter ændringerne er relativt beskedne. Bladmavens størrelse øges kun langsomt og når sin maksimale relative størrelse efter ca. 8 måneder. Den relative udvikling af fordøjelseskanalen er færdig ved en vægt på ca. 250 kg hos Angus, idet den relative vægt ikke synes at ændres væsentligt i intervallet fra 250-400 kg (Carnegie et al., 1969), og tilsvarende forventes hos andre racer.

Ingvartsen (1986) har på tværs af en række forsøg vist, at vom-netmavens rumfang, bestemt ved "vandfyldningsmetoden", øges lineært med stigende vægt (Figur 7.4).



Figur 7.4 *Sammenhæng mellem dyrenes vægt og vom-netmavens rumfang målt ved vandfyldning. De forskellige tegn repræsenterer dyrenes fodring: M = mælk; K = mindst 75 % kraftfoder; H = mindst 75 % hø; B = kraftfoder + hø eller halm (Ingvartsen et al., 1986).*

Vom-netmavens rumfang synes i højere grad end vom-netmaven vævsvægt at afhænge af fodringen (Ingvartsen et al., 1986). Især mælkefodrede kalve synes at have en mindre volumen (Figur 7.4). Rumfanget målt med vandfyldningsmetoden med 3 cm overtryk er ækvivalent med den maksimale mængde vand, der kan fyldes i vommen in vivo (Strudsholm et al., 1985). Dette er dog 1,5-1,7 gange større end det maksimale vom-netmaveindhold umiddelbart efter, at dyrene er fodret med hø (Warner & Flatt, 1965). Vandfyldningsmetoden er således ikke et fysiologisk mål, men metoden beskriver udmærket ændringer i vom-netmavens kapacitet ved stigende vægt.

Ovennævnte resultater er i overensstemmelse med studier, der viser, at dyrenes størrelse, under i øvrigt ens betingelser, er positivt relateret til foderoptagelsen, når foderoptagelsen er reguleret af fysiske begrænsninger (Kristensen & Ingvartsen, 1985; Ingvartsen et al., 1986). Imidlertid er der en negativ sammenhæng mellem foderoptagelsen og størrelsen af fedtaflejringer og af uterus i bughulen, hvilket kunne tolkes som resultatet af en konkurrence om pladsen i bughulen, som går ud over vommens volumen. Forbes (1986) beskrev de negative sammenhænge mellem vomindholdets volumen og volumenet af abdominalt fedt plus uterus hos drægtige får og viste samtidig dermed, at der var positiv sammenhæng mellem volumenet af vomindholdet og foderoptagelsen. Det er imidlertid kun et indicium for en virkning af fysiske begrænsninger, idet både fedningsgrad og drægtighed sandsynligvis, i tillæg til den simple fysiske konkurrence om plads i bughulen, også hæmmer foderoptagelsen via hormonelle reguleringsmekanismer (Ingvartsen & Andersen, 2000; Ingvartsen & Boisclair, 2001) (se også senere i dette kapitel). På grund af at en større fedningsgrad hæmmer foderoptagelsen, kan der begås betydelige fejl, hvis der laves analyser af sammenhænge mellem foderoptagelse og kropsvægt, uden at der bliver taget hensyn

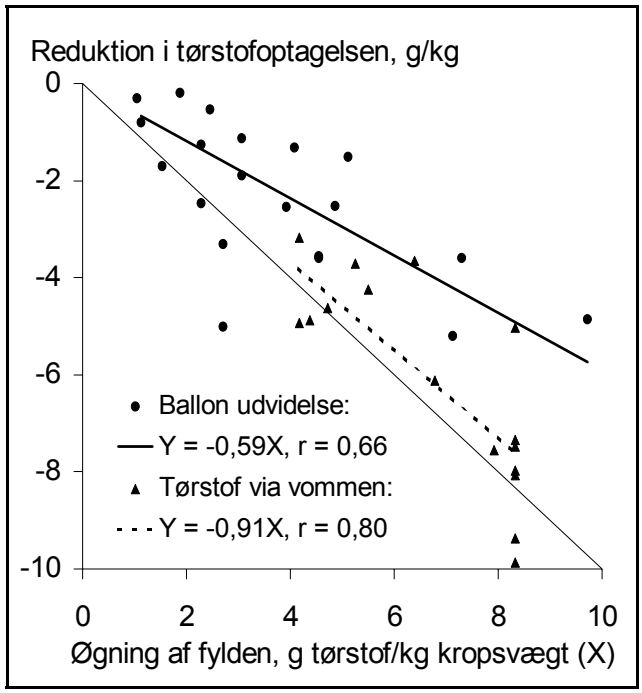
til fedningsgraden (Kristensen & Ingvartsen, 1985).

Fylde og foderoptagelse

Teorien om den rumlige begrænsning i vommen som årsag til begrænsningen af foderoptagelsen er blevet understøttet af tre typer forsøgsmæssige beviser: 1) virkninger af tilførsel eller fjernelse af materiale fra vommen, 2) tilstedeværelse af stræk- og mekanoreceptorer i vomvæggen, 3) sammenhæng mellem foderoptagelse og foderkarakteristika (partikelstørrelse, fordøjelighed, nedbrydningshastighed, passagehastighed af ufordøjet materiale, fysiske og kemiske egenskaber osv.).

Indlæggelse af vandfyldte balloner i vommen hos malkekøer resulterede i en reduktion af foderoptagelsen, som var afhængig af rumfanget af vand i ballonerne (Campling & Balch, 1961). Anil et al. (1993) fandt, at reduktionen i optagelsen af græsensilage hos malkekøer var omtrent lineær i forhold til mængden af vand (0-25 liter) i ballonerne. Faldet i foderoptagelsen var af samme størrelse uanset store forskelle på foderoptagelsen i kontrolsituationen. En lignende effekt holdt sig næsten uændret hos kvæg over længere perioder, når balloner forblev i vommen (Bines et al., 1973). Små vandfyldte plasticcontainere reducerede foderoptagelsen hos køer i tidlig laktation, når rationen indeholdt 35 % NDF (Dado & Allen, 1995), og volumenet af vomindholdet inklusive de vandfyldte containere var det samme som i kontrolsituationen. Ved 25 % NDF i rationen havde plasticcontainere ingen indflydelse på optagelsen, hvilket indikerer, at der da ikke var nogen væsentlig fysisk begrænsning af foderoptagelsen. Tilsvarende ses forskelle på virkningerne af, om køerne har et højt energibehov eller et lavt. Johnson & Combs (1991; 1992) fandt nedsat foderoptagelse af at indføre ufordøjeligt fyldstof i vommen hos køer tidligt i laktationen, mens køer sent i laktationen ikke reagerede. Sandsynligheden for en effekt afhænger af, om den ration, køerne fodres med, har så stor en fylde, at den fysiske begrænsning har indflydelse på foderoptagelsen. Og det afhænger både af foderet og af energibehovet hos dyrene.

Studier med balloner indført i vommen via en vomfistel har den fordel, at den isolerer virkningen af vommens udspænding på foderoptagelsen. Vi har samlet resultater fra studier, hvor virkningen af indføring af balloner på foderoptagelsen er undersøgt (Faverdin et al., 1995a), og disse er præsenteret i Figur 7.5.



Figur 7.5 *Virkning af at øge vommens fylde enten ved indføring af vandfyldte balloner i vommen eller ved at tildele foder via vomfistel til vommen. Der er anvendt data fra studier med både kvæg (Campling & Balch, 1961; Carr & Jacobson, 1967; Bines et al., 1973; Anil et al., 1993) og får (Weston, 1966; McLeod & Wilkins, 1970; Egan, 1972; Grovum, 1979; Chruickschank et al., 1987) (Mod. e. Faverdin et al., 1995a).*

For at beregne den mængde tørstof, de vandfyldte balloner har optaget plads for, er det antaget, at vomindholdet har en vægtfylde på 0,9 og et tørstofindhold på 12 %. Med disse antagelser er det fundet, at øgning af vomfylden svarende til 1 g vomindhold reducerer tørstofoptagelsen med 0,59 g foder. Denne værdi er meget tæt på de 0,6 g rapporteret af Campling & Balch (1961).

Også tilførsel af fyldende foder til vommen eller fjernelse af fyldende foder fra vommen gennem en vomfistel sænker hhv. øger foderoptagelsen (Campling, 1970; Hodgson, 1971). Problemet med sådanne undersøgelser er imidlertid, at virkninger af foderets fysiske, kemiske og postabsorptive effekter er konfunderede. På tværs af undersøgelser fandt vi, at indgivelse af 1 g tørstof pr. kg kropsvægt via vomfistel medfører en 0,91 g pr. kg kropsvægt mindre tørstofoptagelse (Figur 7.5). Reduktionen på 0,9 g pr. kg kropsvægt versus 0,6 g pr. kg kropsvægt, når hhv. tørstof og balloner indføres i vommen, støtter teorier om, at forskellige signaler fra mekano- og kemoreceptorer er additive. Dette er i overensstemmelse med, at der er opnået markante virkninger af kombinationer af udspiling af vommen ved indlægning af balloner og infusion af acetat og/eller propionat i vommen, mens disse behandlinger hver for sig ikke reducerede foderoptagelsen signifikant (Mbanya et al., 1993).

Ufordøjeligt materiale som lange fibre af polypropylen (Welch, 1967) eller blokke af polystyren (Baumont et al., 1990) reducerede foderoptagelsen kraftigt hos får. Med polypropylenfibre forsvandt virkningen gradvist over tid, hvis fibrene kunne findeles ved drøvtygning. Når det tilførte materiale bestod af fint formalede partikler, som umiddelbart kunne transporteres ud af vommen, var der kun ringe virkning på foderoptagelsen (Weston, 1966).

Som et yderligere bevis på, at fysisk regulering på basis af mængden af vomindholdet er mulig, er der fundet mekanoreceptorer i vomvæggen, som reagerer på udspænding af vomvæggen (Leek & Harding, 1975; Leek, 1986). Receptorerne findes primært i netmaven og den kraniale vomsæk. De har afferente neuroner i vagusnerven, som fører informationer til centralnervesystemet. Udspændingen af vomvæggen bliver bestemt af både vægten og volumenet af vomindholdet (Allen, 2000).

Fysiske begrænsninger i den øvrige del af fordøjelseskanalen

Det er den generelle opfattelse, at den fysiske begrænsning af foderoptagelsen er knyttet til formaverne og ikke til begrænsninger i tarmsystemet. Det understøttes af, at formaling og pelletering af hø øger foderoptagelsen, selvom findelingen reducerer den andel, der fordøjes i vommen, og kraftigt forøger den mængde stof, der transporteres gennem den efterfølgende del af fordøjelsessystemet (Greenhalgh & Reid, 1973). Der foreligger dog modstridende resultater vedrørende spørgsmålet, om der kan forekomme tilsvarende begrænsninger i løben eller tarmsystemet. Grovum & Phillips (1978) infunderede laksativ, ufordøjelig metylcellulose i løben hos får og konkluderede på grundlag heraf, at optagelsen af snittet lucernehø ikke var begrænset af tarmsystemets kapacitet til at transportere masse, idet foderoptagelsen var upåvirket, selvom fæcesmængden blev fordoblet, og tarmene tilsyneladende blev betydeligt udspilede. På den anden side fandt Malbert & Ruckebusch (1986), at optagelsen af lucernehø hos får blev forøget med 48 % ved operativt at fjerne pylorusringen, hvilket øgede løbens tømningshastighed. Den forøgede foderoptagelse holdt sig stabil over flere uger og medførte en forøgelse af fårenes vægt sammenlignet med kontrolfår.

7.6 Fysisk regulering – foderets fordøjelighed og passage

Foderets fordøjelighed og fiberindhold

Den fysiske begrænsning af foderoptagelsen, der som foran beskrevet formodes primært at skyldes tilbageholdelsen af store foderpartikler i formaverne, er naturligvis i høj grad knyttet til fodermidlernes egenskaber. Det har været en generel erfaring, at mængden af grovfoder, der optages af drøvtyggere ved fodring ad libitum, er mindre, jo lavere foderets fordøjelighed er, og jo højere dets indhold af fibre. Det er også fastlagt ved en uendelig mængde forsøgsresultater (Mertens, 1994; Forbes, 1995a; Allen, 1996; Allen, 2000). På tilsvarende måde er der fundet positive sammenhænge mellem foderets indhold af NDF (neutral detergent fibre) og foderoptagelsen, og NDF fandtes at være den kemiske fraktion i foderet, der havde den bedste sammenhæng med foderoptagelsen (Van Soest, 1965; Waldo, 1986; Allen, 1996). Den har også været brugt som den eneste egenskab ved foderet i systemer til forudsigelse af foderoptagelsen (Mertens, 1987; Mertens, 1994). Den nærliggende forklaring på disse sammenhænge er, at jo grovere foderet er, jo længere bliver det holdt tilbage i vommen, og at der er en grænse for, hvor stor en mængde foder, der ophobes i vommen. Tesen blev understøttet af undersøgelser, som viste, at volumenet af vomindholdet hos køer var det samme ved afslutningen af et ad libitum måltid, når der blev fodret med forskellige grovfoderemner, selvom den optagne mængde foder var forskellig (Campling & Balch, 1961).

Forgærings- og passagehastighed

Selvom der er positive sammenhænge mellem foderoptagelsen og den totale fordøjelighed af foderet gennem hele fordøjelseskanalen, er denne sammenhæng ikke god, når man går på tværs af forskellige fodermidler. Det skyldes, at der ved samme fordøjelighed kan være store forskelle på forgæringshastigheden i, og passagehastigheden ud af vommen. Det er disse hastigheder, der bestemmer retentionstiden og dermed volumenkravet i vommen. Dette er f.eks. illustreret ved, at ad libitum optagelsen af tørstof hos får fodret med hvedehalm, havreavner, lucerne- og græshø var meget tættere relateret til den målte retentionstid for tørstof i vommen (r^2 = 0,98) end til in vivo fordøjeligheden (r^2 = 0,70) (Nandra et al., 1993).

Selvom der er positive sammenhænge mellem foderoptagelsen og den totale tilsyneladende fordøjelighed af foderets organiske stof i hele fordøjelseskanalen, er denne sammenhæng ikke god, når man går på tværs af forskellige fodermidler. Det skyldes, at der ved samme fordøjelighed kan være store forskelle på forgæringshastigheden i og passagehastigheden ud af vommen. Det er disse hastigheder, der bestemmer retentionstiden og dermed volumenkravet i vommen. Dette er illustreret ved, at tørstofmængden i vommen var tættere relateret til fordøjelses- og passagehastigheden i vommen end til den totale fordøjelighed (Shaver et al., 1988), og at ad libitum optagelsen af tørstof hos får fodret med hvedehalm, havreavner, lucerne- og græshø var meget tættere relateret til den målte retentionstid for tørstof i vommen (r^2 = 0,98) end til in vivo fordøjeligheden (r^2 = 0,70) .

Tilsvarende gælder, at NDF-indholdet i foderet i sig selv er utilstrækkeligt til at beskrive foderets egenskaber i relation til foderoptagelse. Dets fyldende egenskaber bestemmes i høj grad af foderets partikelstørrelse, partiklernes modstandsevne mod sønderdeling, fordøjeligheden og ikke mindst fordøjelseshastigheden for NDF (Allen, 1996).

Der er udviklet modeller til beskrivelse af stofnedbrydningens omfang og hastighed i

vommen, som kombineret med mål for passagehastighed ud af vommen giver mulighed for at beregne den effektive nedbrydning af stof i vommen. Til beskrivelse af nedbrydningsprofilen benyttes ofte følgende model (Ørskov & McDonald, 1979):

$Y_t = a + b(1 - e^{-ct})$

hvor Y_t er den nedbrudte andel til tiden t. a, b og c er konstante parameterestimater for det enkelte fodermiddel.

Multiple regressioner mellem foderoptagelsen og parameterestimaterne a, b og c i denne model viste, at disse estimater kunne beskrive en væsentlig del af variationen i optagelsen af halm hos stude (r^2 = 0,69 til 0,79) (Ørskov et al., 1988). Passagehastigheden for forskellige grovfoderemner kan imidlertid være væsentlig forskellig, hvorfor det er vigtigt at tage både nedbrydningshastighed og passagehastighed i betragtning (Allen, 1996; Stensig & Robinson, 1997). Foranstående model kan udbygges til at beregne en fylde af foderet, som er baseret både på nedbrydnings- og passagehastigheden (Weisbjerg et al., 1990; Stensig, 1992; Stensig et al., 1994). Modellen beregner den rest af foderet eller en foderfraktion, der er tilbage i vommen efter en given tid. Mens nedbrydningen foregår, vil der løbende være en vis andel af foderet, der passerer ud af vommen. Den tilbageværende rest (R) til tiden t bliver således lig med produktet af den andel, der endnu ikke er nedbrudt, og den andel, der ikke er passeret ud af vommen. Hvis partikelpassagen også kan antages at følge en 1. ordens reaktion, vil passagen følge kurven e^{-kt}, hvor k er hastighedskonstanten for passagen (h^{-1}):

$R_t = (1 - Y_t)e^{-kt}$

Ved at beregne arealet under denne kurve ved integration fås et udtryk for foderets fylde. Fylde beregnet på denne måde kombineret med data for vommens kapacitet gav estimerede foderoptagelser, der var ret tæt korreleret til de registrerede optagelser (r^2 = 0,83) (Stensig et al., 1994).

Dynamikken i vomomsætningen er imidlertid kompliceret, og det er endnu ikke muligt at beskrive den, så metoden kan bruges i praksis. Både fordøjelseshastigheden og passagehastigheden påvirkes betydeligt af forskellige forhold ved foderet (vandindhold, kemisk sammensætning, findelingsgrad, fysisk form, osv.) og management i forbindelse med fodringen. Fordøjelseshastigheden for NDF bliver reduceret, når foderet indeholder større mængder let fordøjelige kulhydrater, passagehastigheden for NDF i forskellige grovfoderemner kan påvirkes forskelligt af en øget andel af kraftfoder, og sukker og stivelse kan påvirke passagehastigheden af NDF i grovfoder forskelligt (Stensig & Robinson, 1997; Stensig et al., 1998). Øget kraftfoderniveau reducerede således passagehastigheden for NDF i lucerne, mens det ikke påvirkede passagehastigheden for NDF fra timothe. Passagehastigheden synes på basis af disse erfaringer især at være en vanskelig størrelse at få hold på. Den er ikke kun afhængig af størrelsen af partikler, men tilsyneladende af mange fysiske forhold og processer i vommen. For at partikler kan passere ud af vommen, skal de sedimentere ned gennem vomindholdet for at følge indholdet ud gennem bladmaven til løben. Denne proces afhænger bl.a. af partiklernes vægtfylde, som også antages at være afhængig af, at gasser fra forgæringen forbliver knyttet til partiklerne i en vis tid (Allen, 1996).

Foderets findelingsgrad

Den partikelstørrelse, fodermidlerne har før opfodring, kan spille en væsentlig rolle for, hvor hurtigt fodermidlerne passerer gennem vommen og dermed for, hvor meget foderet fylder i vommen og for den fysiske be-

grænsning af foderoptagelsen. Det gælder først og fremmest ved en meget kraftig findeling som formaling. På basis af litteraturen konkluderede Ingvartsen (1992a), at formaling af grovfoder formindsker fylden dramatisk, således at denne var den samme som for kraftfoder pr. kg tørstof. I de danske systemer til forudsigelse af foderoptagelsen er fylden pr. kg tørstof af alle tørrede formalede produkter sat til samme værdi som for kraftfoder både i systemerne for ungdyr og malkekøer (se kapitel 18, hvor virkningerne af findeling også er beskrevet nærmere). Virkningerne af findeling er større, jo mindre dyrene er. En ringere findeling i form af snitning i forskellige længder bruges meget, især i forbindelse med ensilering af grovfoderafgrøder. Virkningen af snitning må forventes at være større, jo mere dominerende den fysiske begrænsning af foderoptagelsen er. Det er konkluderet, at snitning af hø sammenlignet med langt hø medfører en stigning i foderoptagelsen, der er mindre end 8 % hos ungkvæg. Hos malkekøer konkluderer flere undersøgelser, at ved en høj andel af kraftfoder ($\geq$ 50 %) er der ingen effekt af snitlængde, men ved lav kraftfoderandel kan snitlængden betyde noget for foderoptagelsen. Allen (2000) samlede data fra litteraturen angående betydningen af snitlængde i hø og ensilage, hvor det samme grovfoder havde været snittet i 2 eller flere længder. Der indgik ikke langt stråfoder i undersøgelserne. Den gennemsnitlige partikelstørrelse målt ved sigteanalyse varierede fra 0,1 til knap 1,2 mm. Der var 20 forsøgsbehandlinger i 13 forsøg med malkekøer. Kun i 3 af de 20 forsøg var der signifikant virkning af snitlængde på foderoptagelsen.

Som afslutning på gennemgangen af den fysiske regulering skal det nævnes, at den fysiske begrænsning i praksis spiller en stor rolle for opdræt og malkekøer. For opdrættets vedkommende er det fordi, der oftest fodres med meget grovfoder. Malkekøerne fodres ligeledes ofte med en stor andel grovfoder, men den væsentlige betydning af den fysiske regulering skyldes til dels også, at disse dyr har et meget stort energibehov.

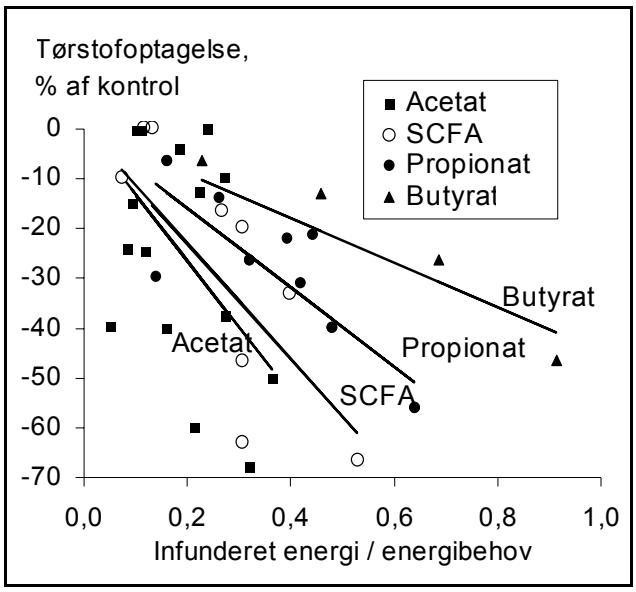
Det skal også igen påpeges, at alle reguleringsmekanismer fungerer integreret. Derfor er den fysiske begrænsning af foderoptagelsen ikke nogen fast størrelse hos det enkelte dyr, men den afhænger af dyrets fysiologiske stade og energibehov. Som eksempel er det i afsnittene 7.8 og 7.9 beskrevet, hvorledes signaler knyttet til mobiliseringen af næringsstoffer samt signaler fra depoterne formentlig har en væsentlig betydning for det kraftige fald i foderoptagelsen omkring kælvning. Signalerne fra den fysiske regulering bliver herved delvis overgået af signaler fra stofskiftet. Det bevirker, at der bliver forskellig fyldningsgrad i vommen og variation i den fysiske kapacitet hen gennem laktations- og goldperiode.

7.7 Forgæringsprodukter og vommiljø

I forbindelsen med foderomsætningen i formaverne dannes og frigøres der en række forgæringsprodukter og næringsstoffer, der potentielt kan virke som feedback-signaler i foderoptagelsens regulering. Disse behandles i det følgende.

Kortkædede fedtsyrer (SCFA)

Forgæringsprodukter i form af kortkædede fedtsyrer er involveret i måltidernes størrelse og foderoptagelsen. Faverdin et al. (1995) sammenstillede virkningen af at infundere forskellige kortkædede fedtsyrer eller kombinationer heraf på foderoptagelsen (Figur 7.6). Den infunderede mængde energi blev udtrykt i forhold til energibehovet og sat i relation til foderoptagelsen hos kontroldyrene.



Figur 7.6 *Virkningen af at infundere forskellige kortkædede fedtsyrer (SCFA) i varierende mængder på tørstofoptagelsen hos geder, får og kvæg. Data er fra Rook et al., 1963; Montgomery et al., 1963; Simkins et al., 1965a; Baile & Mayer, 1968; Bhattacharya & Warner, 1968a; Baile & Mayer, 1969; Baile & McLaughlin, 1970; Martin & Baile, 1970; Phillip et al., 1981; De Jong, 1981) (mod. e. Faverdin et al., 1995a).*

Resultaterne viste ikke overraskende, at effekten øgedes med stigende mængde SCFA infunderet. Endvidere viste resultaterne, at effekten var afhængig af typen af SCFA, der blev infunderet; således var effekten størst for acetat > SCFA > propionat > butyrat. Ved den samme mængde energi aftog den hæmmende virkning på foderoptagelsen med stigende molvægt af SCFA'erne. Dette støtter ideen om, at toniciteten eller osmolariteten kan forklare en væsentlig del af den effekt, der ses ved SCFA-infusionen (Grovum, 1995).

Virkningerne af SCFA i Figur 7.6 menes dog ikke udelukkende at kunne forklares på basis af osmolaritet. Således synes propionat at spille en rolle i korttidsreguleringen af foderoptagelsen (Baile & Mayer, 1969; Frobish & Davis, 1977; Farningham & Whyte, 1993). Undersøgelser, hvor der er anvendt lokalt bedøvende midler i vommen, har blokeret den hæmmende effekt af acetat og butyrat på foderoptagelsen, men ikke virkningen af propionat (Martin & Baile, 1972). Senere har Anil & Forbes (1980) vist, at infusion i 3 timer med 1,2 mmol natriumpropionat pr. minut i portåren næsten stopper foderoptagelsen hos får, mens samme infusion i halsvenen kun havde en meget svag virkning på foderoptagelsen. Yderligere er det vist, at hæmningen af foderoptagelsen ved infusion af propionat i portåren skyldes signaler fra afferente neuroner i nervebaner fra leveren, idet overskæring af nerver fra leveren (hepatica plexus) eliminerer den propionatinducerede reduktion i foderoptagelsen (Anil & Forbes, 1980; Anil & Forbes, 1988). Senere undersøgelser har bekræftet propionats rolle i foderoptagelsens regulering efter formaverne (Farningham & Whyte, 1993; Leuvenink et al., 1997). Endvidere er det vist, at energioptagelsen falder lineært med stigende dosis propionat til lakterende køer, og at dette fald skyldes optagelse af mindre måltider og længere interval mellem måltiderne (Oba & Allen, 2003e), og at hæmningen af foderoptagelsen var større, jo højere plasmakoncentrationen af glukose var (Oba & Allen, 2003c). Der er endvidere gjort den interessante observation på golde og lakterende køer, at den hæmmende virkning af propionat er større, jo større foderoptagelsen er, dvs. jo højere produktionen af SCFA er (Faverdin et al., 1992). Tilsvarende er fundet for lakterende køer i tidlig og midtlaktation (Oba & Allen, 2003a).

Osmolaritet

Vomvæskens osmolaritet menes at være et feedback-signal, der indgår som mæthedssignal i forbindelse med de enkelte måltider. Vomvæskens osmolaritet varierer betydeligt med foderets indhold af mineraler og det or-

ganiske stofs forgærbarhed. En del af de tidlige studier af SCFA's rolle i foderoptagelsen menes delvist at være forårsaget af ændringer i osmolaritet snarere end en direkte effekt af SCFA (se forrige afsnit vedrørende kortkædede fedtsyrer).

Epitelieceptorer følsomme over for ændringer i koncentrationen af syre, base og opløsninger, der er hypo- eller hyperosmotiske, er lokaliseret i netmaven og i vommens kraniale sæk (Leek & Harding, 1975). Selvom Leek & Harding (1975) fandt, at receptorerne responderede på fysiologiske SCFA-koncentrationer, fandt de, at det var usandsynligt, at vomindholdet ville blive så hyperosmotisk, at det ville stimulere dem under fysiologiske omstændigheder. Deres data med infusion af NaCl viste nemlig, at stimuleringen af receptorerne havde en tærskelværdi på mellem 700-1700 mOsm/kg, der jo langt overskrider den normale osmolaritet på ca. 260 mOsm/kg. Udissocierede SCFA derimod er vist at have en tærskelværdi i området mellem 40 og 100 mM (Harding & Leek, 1972). På trods af at der endnu ikke er identificeret osmoreceptorer, der er følsomme over for fysiologiske variationer i osmolariteten (Grovum, 1995), er der en del omstændigheder, der tyder på deres eksistens. Infusion af hyperosmolære opløsninger hæmmer størrelsen af de enkelte måltider (Carter & Grovum, 1990; Grovum, 1995). Bergen (1972) fandt, at foderoptagelsen blev væsentligt reduceret, når vomindholdets osmolaritet kom over 400 mOsm/kg, og at lokalbedøvende medikamenter indgivet i vommen ophævede den osmolaritetsbetingede reduktion af foderoptagelsen. Bergen (1972) konkluderede dog, at osmolaritet ikke spiller en vigtig rolle i foderoptagelsens regulering, med mindre der er tale om ufysiologiske situationer. Kato et al. (1979) foreslog, at koncentrationen af natrium og kalium og ikke osmolariteten som sådan påvirkede foderoptagelsen, idet foderoptagelsen blev hæmmet af både KCl og NaCl, men blev øget ved infusion af vand og PEG (MW 3000). Virkningen af osmolariteten på foderoptagelsen foregår formentlig udelukkende i vommen, idet infusion af hyperosmolære opløsninger i løben ikke påvirker foderoptagelsen (Carter & Grovum, 1990). En indirekte effekt af ændringer i osmolariteten kan dog være via påvirkning af vommens mikroorganismer. Selvom det er vist, at elektrolytter kan afslutte måltider, er mekanismerne stadig uklare. Eksistensen og den relative betydning af osmoreceptorerne i formaverne ved fysiologiske ændringer i vomvæskens osmolaritet er stadig uklar.

Vommiljøets pH

Der er påvist receptorer i vommen, der er følsomme for pH i vommen (Leek & Harding, 1975). Vomvæskens pH har stor betydning for vommens motilitet, og hvis denne er nedsat, reduceres flow af partikler ud af vommen (afsnit 7.6). Lav pH i vommen forårsaget af hurtigt forgærbart foder vil endvidere kunne begrænse omsætningen af fiberfraktionen i foderet og dermed øge dets opholdstid i vommen og dermed foderets fylde (Allen & Mertens, 1988) (se også afsnit 7.6).

7.8 Stofskifteregulering - næringsstoffer og metabolitter

Der har været stor interesse for næringsstoffernes og metabolitternes rolle i reguleringen af foderoptagelsen i mange år, og emnet er da også belyst i en lang række oversigtsartikler (bl.a. Forbes, 1995b; Faverdin et al., 1995b; Ingvartsen et al., 1999; Faverdin, 1999; Allen, 2000; Ingvartsen & Andersen, 2000). Fokus i nærværende afsnit er på næringsstoffer og metabolitter, efter at formaverne er passeret.

Næringsstofbehov og næringsstofforsyning

Forsøg med væksthormonbehandling og infusion af næringsstoffer i løbe-tarmafsnittet eller intravenøst (iv) har bidraget med dokumentation for, at næringsstofbehovet og stofskiftet og stofskifteprodukter spiller en central rolle i reguleringen af foderoptagelsen. Daglig behandling af køer med forskellig dosis rekombinant væksthormon har resulteret i betragtelige ydelsesstigninger (23-41 %) og en efterfølgende stigning i tørstofoptagelsen (Bauman et al., 1985). Siden er der gennemført mange studier med langtidsvirkende væksthormonpræparater, der typisk øger mælkeydelsen med 10-15 % i løbet af ca. 1 uge. Foderoptagelsen stiger ligeledes, men stigningen kommer først flere uger efter stigningen i mælkeydelsen (Chilliard, 1989; Bauman, 1992; Etherton & Bauman, 1998). Øgningen af foderoptagelsen afhænger ikke blot af stigningen i mælkeydelsen men også af foderets energikoncentration og kvalitet (Chilliard, 1989). Dette antyder, at energiforbruget til mælkeydelse "trækker" foderoptagelsen op, og at foderoptagelsen således er påvirket af stofskiftet. Øgningen i foderoptagelsen er formodentligt medieret via en stigning i appetitstimulerende peptider i CNS (se afsnit 7.4).

Infusion af næringsstoffer i løben eller i duodenum antyder ligeledes, at stofskiftemekanismer spiller en vigtig rolle for reguleringen af foderoptagelsen. Infusion af fedt i løben har reduceret foderoptagelsen i nogle forsøg eller forsøgsbehandlinger, men ikke i andre (for referencer se Ingvartsen & Andersen, 2000). Virkningen af infusion på foderoptagelsen afhænger bl.a. af den infunderede fedtmængde, mætningsgrad og fedtsyrernes kædelængde, men de mekanismer, der er involveret i hæmningen af foderoptagelsen, har kun i beskedent omfang været studeret hos drøvtyggere.

Næringsstoffer

Glukose

Enmavede optager en meget stor del af deres energi i form af glukose, og dennes rolle i reguleringen af foderoptagelsen er veldokumenteret, især hos rotter. Drøvtyggere absorberer derimod normalt kun lidt glukose fra mave-tarmkanalen. Kun situationer med store mængder stivelse med en lav nedbrydningsgrad i vommen resulterer i, at der absorberes større mængder glukose fra tarmen. På basis af den vigtige rolle, glukose spiller i foderoptagelsesreguleringen hos rotter og mennesker, er det naturligvis forsøgt at finde tilsvarende resultater hos drøvtyggere. Tidlige undersøgelser med intravenøs infusion af glukose havde ingen virkning på ædeadfærden hos får (Manning et al., 1959) eller foderoptagelsen hos køer (Dowden & Jacobson, 1960). Disse resultater er siden bekræftet i andre undersøgelser med intravenøs infusion hos får (Holder, 1963; Hikosaka et al., 1979) og køer (Simkins et al., 1965b; Frobish & Davis, 1977). Heller ikke injektion icv nedregulerer foderoptagelsen hos får (Seoane & Baile, 1972). Der er således ikke bevis for, at glukose indgår i reguleringen af foderoptagelsen hos drøvtyggere.

Protein, aminosyrer og ammoniak

Foderets indhold af protein er ofte positivt relateret til foderoptagelsen, hvilket normalt relateres til PBV's effekt på fordøjelsen af foderet i formaverne. Spørgsmålet her er, om protein, aminosyrer og ammoniak har nogen feedback-virkning på foderoptagelsen, efter at formaverne er passeret. Infusion af protein direkte i løben eller i duodenum har generelt ikke nogen signifikant virkning på foderoptagelsen (Choung & Chamberlain, 1993; Choung & Chamberlain, 1995). Mens der er en del eksempler på, at specifikke aminosyrer kan påvirke foderoptagelsen hos enmavede (Forbes, 1995b), er der

meget færre eksempler hos drøvtyggere. På grund af vommen er det imidlertid også vanskeligt at forskyde forholdet mellem forskellige aminosyrer. Muligheden for at anvende beskyttet metionin og lysin har imidlertid gjort det nemmere at undersøge disses virkning på foderoptagelsen. Intraperitonal injektion af metionin har stimuleret foderoptagelsen hos får (Barry, 1976). Foderoptagelsen synes dog ikke at være påvirket af, at der tildeles supplement af metionin og lysin hos malkekøer (Yang et al., 1986; Xu et al., 1998). Ligeledes har arginin ikke påvirket foderoptagelsen, hvad enten den var infunderet i løben eller intravenøst (Vicini et al., 1988).

Ammoniak (NH_3) i vommen anvendes af mikroberne til syntese af mikrobiel protein til gavn for dyret. NH_3 optages imidlertid også meget hurtigt til blodbanen og kan være toksisk, hvis leverens evne til at omdanne NH_3 til urea er utilstrækkelig i forhold til de mængder, der tilføres. Dette forklarer muligvis den reduktion i foderoptagelsen, der blev observeret i forbindelse med infusion af ammoniumsalte i vommen hos geder (Conrad et al.,1977). Imidlertid skal koncentrationen af NH_3 være meget høj, for at en hæmning af foderoptagelsen opnås, idet tilsætning af NH_3 til græsensilage i selv høje koncentrationer og infusion af NH_3 ikke nedregulerede foderoptagelsen (Choung et al., 1990; van Os et al., 1995). Det er dog for nyligt rapporteret, at ammonium fra ammoniumsalte forstærker propionats hæmmende effekt på foderoptagelsen ved infusion i vommen (Oba & Allen, 2003b; Oba & Allen, 2003d). Hverken protein, aminosyrer eller ammoniak synes at have væsentlig betydning i foderoptagelsens regulering, efter at vommen er passeret.

Fedtsyrer

Langtidsinfusion af langkædede fedtsyrer reducerer foderoptagelsen hos udvoksede får (Vandermeerschen-Doizé & Paquay, 1984). Hos kvæg har korttids (4 timer) intravenøs "intralipid" infusion resulteret i en begrænset reduktion i foderoptagelsen, men reduktionen var relativt begrænset i forhold til den energimængde, der blev infunderet (Bareille & Faverdin, 1996). En potentiel mekanisme involveret i reduktionen af foderoptagelsen er signaler som følge af fedtsyreoxidation i leveren (Scharrer & Langhans, 1986), hvilket diskuteres i det følgende afsnit vedrørende oxidation af næringsstoffer i leveren.

Glycerol og ketonstoffer

Glycerol synes ikke at være et vigtigt signalstof i reguleringen af foderoptagelsen hos hverken enmavede eller drøvtyggere (Ingvartsen & Andersen, 2000). Studier af ketonstoffernes virkning på foderoptagelsen har givet modstridende resultater hos rotter, og der mangler undersøgelser hos drøvtyggere (Ingvartsen & Andersen, 2000). Som det fremgår af kapitel 12 i bind 2, synes køer med subklinisk ketose dog at have en nedsat foderoptagelse, givetvis pga. mobilisering af kropsreserver.

Oxidation af fedtsyrer i leveren

Omkring kælvning og i tidlig laktation mobiliserer køer store mængder fedtvæv til understøttelse af laktationen. Dette øger plasmakoncentrationen af frie fedtsyrer eller ikke-esterificerede fedtsyrer (NEFA), glycerol og ketonstoffer. I denne periode er der en stærk negativ korrelation mellem NEFA og tørstofoptagelsen hos køer (Ingvartsen et al., 1999; Ingvartsen & Andersen, 2000). Tilsvarende er der observeret en stærk negativ sammenhæng mellem foderoptagelsen og

plasmakoncentrationen af NEFA, glycerol og ketonstoffer hos rotter, der forsøger at komme sig efter insulin-induceret fedme (Carpenter & Grossman, 1983). Det er derfor tænkeligt, at NEFA kan virke som signal i reguleringen af foderoptagelsen, og at disse signaler spiller en rolle i dykket i foderoptagelsen omkring kælvning.

Beta-oxidationen i leveren er foreslået at kunne generere mæthedssignaler ved ændring af hepatocytternes membranpotentiale som følge af en øget ATP-koncentration og en øget aktivitet i natriumpumpen (Langhans, 1996b). Beta-oxidationen af fedtsyrer kan hæmmes ved hjælp af mercaptoacetat, der reducerer acyl-CoA dehydrogenaseaktiviteten, eller metylpalmoxirat, der reducerer koncentrationen af carnitin palminotyl-transferasekoncentrationen. Blokering af beta-oxidationen hos rotter øgede foderoptagelsen, men kun hos rotter, hvor beta-oxidationen var høj (Scharrer & Langhans, 1986; Singer-Koegler et al., 1996). Nedreguleringen af foderoptagelsen er højst sandsynlig medieret via vagusnerven og receptorer i leveren, idet effekten kunne blokeres ved overskæring af den gren af vagusnerven, der medierer signaler fra leveren (Langhans & Scharrer, 1987). Et forsøg på at teste effekten af mercaptoacetat hos kvier resulterede i en reduktion i foderoptagelsen og altså ikke en stigning som forventet hos kvier tildelt en foderration med et øget fedtindhold (Choi et al., 1997). Årsagen hertil er ukendt, men kan skyldes mercaptoacetat-inducerede ændringer i koncentrationen af hormoner og metabolitter og formodentlig også et relativt lavt oxidationsniveau af fedtsyrer i leveren hos kvierne.

7.9 Stofskifteregulering - hormonelle signaler

Hormoner spiller en meget vigtig rolle i koordineringen af mange af kroppens vigtige fysiologiske og immunologiske processer. Især omkring kælvning sker der store ændringer i bl.a. hormonkoncentrationerne samtidig med, at der også sker store ændringer i foderoptagelsen (se bl.a. kapitel 18). Som vist i Tabel 7.3 indgår der potentielt mange peptider og hormoner i foderoptagelsens regulering. Vigtige centrale peptider for foderoptagelsens regulering er diskuteret i afsnit 7.4. I dette afsnit fokuseres på kønshormoner, stresshormoner, leptin og andre vigtige hormoner, der formodes at være involveret i reguleringen af foderoptagelsen, og som i øvrigt ændres markant gennem drægtighed og laktation og er stærkt involveret i næringsstoffordelingen. Endvidere omtales kort nogle mave-tarmpeptider som glukagon, glukagon-lignende peptid (GLP-1), cholecystokinin (CCK) og somatostatin (SS), der især secerneres i mave-tarmsystemet, og som via nervebaner eller hormonelt kan påvirke den centrale regulering af foderoptagelsen. Den hormonelle regulering af foderoptagelsen er behandlet i en række oversigtsartikler, bl.a. af Ingvartsen & Andersen (2000), Allen (2000) og Ingvartsen & Boisclair (2001).

Mave-tarmpeptider

Mave-tarmpeptiderne menes at spille en rolle i reguleringen af måltider, og herigennem påvirkes foderoptagelsen. Det er nærliggende at forestille sig, at mave-tarmpeptiderne, der stimuleres forskelligt afhængig af næringsstoffer, også kan være involveret i reguleringen af optagelsen af bestemte fodermidler/næringsstoffer. Som følge heraf kunne det argumenteres, at det ligeså godt kunne være behandlet i afsnit 7.7, men det er valgt at behandle dem her under stofskiftefaktorer, da de også er involveret i stofskiftereguleringen, som dog ikke skal behandles her. I det følgende gives en kort gennemgang af cholecystokinin, glukagon, GLP-1, og somatostatin. For yderligere information henvises der til f.eks. Ingvartsen & Andersen (2000).

Cholecystokinin (CCK)
CCK er nok det bedst studerede endogene mæthedssignal og er blevet betragtet som "prototypen på et perifert mæthedssignal" (Morley, 1990). Det er derfor ikke mærkeligt, at CCK er beskrevet i en række oversigtsartikler (Baile & McLaughlin, 1987; Silver & Morley, 1991; Schick et al., 1994; Smith & Gibbs, 1994; Crawley & Corwin, 1994; Liddle, 1995; Liddle, 1997).

CCK secerneres især fra duodenum og jejunum, men CCK secernerende celler er lokaliseret i hele tarmsystemet og i nervesystemet inklusive adskillige centre i CNS (Baile et al., 1986). CCK findes i mange molekylære former, hvilket givetvis er vigtigt, da forskellige former kan have forskellig biologisk virkning (Liddle, 1997). Sekretionen af CCK i tarmkanalen stimuleres ved foderets effekt i tarmen, og især fordøjelsesprodukter som fedt og protein stimulerer sekretionen – effekten af de enkelte stimuli kan dog variere fra art til art (Brodish et al., 1994). Hos kvæg fandt Choi & Palmquist (1996), at fodring med fedt øgede plasma CCK-koncentrationen 3 timer efter fodring på en dosisafhængig måde. Andre har imidlertid ikke fundet nogen forskelle i plasma CCK omkring måltider af kraftfoder eller hø (Furuse et al., 1991), hvilket kunne indikere et konstant flow af vomindhold til tarmen, eller blot usikkerhed, da kun 3 køer indgik i undersøgelsen.

Forskellige mekanismer kan være involveret i CCK's virkning som et mæthedssignal f.eks. gennem CCK's effekt på den glatte muskulaturs kontraktionsevne, mindsket tømning af mave/løbe eller direkte stimulering af perifere receptorer, der via afferente neuroner i vagusnerven stimulerer VMH og PVN i hjernen (Silver & Morley, 1991). Hos får er det vist, at forskellige fysiologiske doser CCK-8 injiceret icv forårsager en dosisafhængig nedsættelse af foderoptagelsen (Baile & Forbes, 1974; Della-Fera & Baile, 1980) og nedsætter måltidets størrelse (Baile & McLaughlin, 1987). Endvidere er det vist, at hyppigheden og amplituden af vomkontraktioner reduceres ved icv-injektioner af CCK-8 (Bueno et al., 1983; Baile & McLaughlin, 1987). De større former for CCK (CCK-33) nedsætter ligeledes foderoptagelsen, når de injiceres icv hos får (Della-Fera & Baile, 1981). Icv-injektion af antistoffer mod CCK hos får har i overensstemmelse med de øvrige resultater bevirket en væsentlig overæden (hyperfagia) (Della-Fera & Baile, 1984).

Glukagon og glukagon-lignende peptid-1 (GLP-1)
Proglukagon secerneres primært i α-celler i pankreas og i endokrine celler i mave-tarmkanalens mucosa. I den humane pankreas dannes glukagon på basis af proglukagon og en række proglukagonfragmenter, mens proglukagon i tyndtarmen er basis for dannelsen af glicentin, GLP-1, GLP-2 (Holst, 1997; Ahren, 1998). Kun glukagon og GLP-1 menes dog at være biologisk, hvorfor kun disse diskuteres i det følgende.

Meget tidligt er det rapporteret, at glukagon injiceret iv kan hæmme fødeoptagelsen hos mennesker (Schulman et al., 1957). Hos rotter er glukagon ligeledes fundet at hæmme foderoptagelsen ved injektion perifert (Geary & Smidt, 1982) eller icv (Inokuchi et al., 1984). Intraperitonal injektion af glukagonantistoffer før fodring har øget måltidets længde og størrelse, hvilket antyder, at glukagon virker som et mæthedssignal (Langhans et al., 1982). Glukagon virker næppe direkte på hjernen, men derimod via receptorer i leveren og afferente neuroner i vagusnerven, da glukagons negative virkning på foderoptagelsen kan hindres ved vagotomi af leveren (Martin et al., 1978; Geary & Smith, 1983). Endvidere er den hæmmende virkning af en given dosis glukagon større,

når den injiceres i portåren sammenlignet med den store hulvene (Geary et al., 1993). Der er kun få studier, der belyser sammenhængen mellem glukagon og foderoptagelsen. Fysiologiske injektioner af glukagon iv hos får hæmmer foderoptagelsen (Deetz & Wangsness, 1981).

Gensekvensen for GLP-1 (7-36) er fuldstændig konserveret (ens) hos de pattedyr, der er undersøgt, hvilket antyder, at peptidet spiller en vigtig fysiologisk rolle (Gunn et al., 1997). GLP-1 er vist at være en potent hæmmer af foderoptagelse hos fastede rotter, og det blev foreslået, at GLP-1 medierer sin hæmmende effekt på foderoptagelsen via neuroner i PVN og den centrale kerne af amygdala (Turton et al., 1996). Disse centre formodes stimuleret af perifert GLM-1, der passerer blod-hjernebarrieren (Orskov et al., 1996) eller afferente neuroner i vagusnerven (Ahren, 1998). Senere studier, der har infunderet GLP-1 icv eller anvendt en antagonist til GLP-1, har bekræftet, at GLP-1 virker stærkt hæmmende på foderoptagelsen hos rotter (Thiele et al., 1997; Hwa et al., 1998; Wang et al., 1998; Meeran et al., 1999). Koncentrationen af GLP-1 er imidlertid signifikant højere hos lakterende sammenlignet med golde får, hvilket formodentlig hænger sammen med den højere foderoptagelse hos lakterende dyr (Faulkner & Martin, 1997). Der er klart behov for yderligere forskning hos især drøvtyggere.

Somatostatin (SS)

Somatostatin er et mave-tarmpeptid, der secerneres i både CNS (Brazeau et al., 1973) og i mave-tarmsystemet (Yamada, 1986). Via neuroendokrine, exokrine, parakrine og endokrine mekanismer spiller SS en hæmmende rolle i mange af organismens funktioner, herunder regulering af foderoptagelsen. Ændring af koncentrationen af SS i hjernen viser, at SS har en hæmmende virkning på foderoptagelsen hos rotter (Lin et al., 1987; Ho et al., 1989) og drøvtyggere (Spencer, 1986; Spencer & Fadlalla, 1989). Injektion af SS iv hæmmer imidlertid også foderoptagelsen hos rotter og aber (Lotter et al., 1981; Levine & Morley, 1982) via afferente (mod CNS) neuroner i vagusnerven (Levine & Morley, 1982). Aktiv immunisering mod SS viser ligeledes, at cirkulerende SS, direkte eller indirekte, har en negativ effekt på foderoptagelsen. I en meta-analyse af 11 studier, der har anvendt aktiv immunisering mod SS hos voksende kvæg, fandt Ingvartsen & Sejrsen (1995), at dyr immuniseret mod SS optog mere tørstof (4,2±1,4 %), havde en højere daglig tilvækst (11,4±2,3 %) og forbedrede foderforbruget pr. kg tilvækst (3,3±2,0 %) sammenlignet med kontroldyr.

Insulin

Korttidseffekterne af insulin har været behandlet i en nyere oversigtsartikel med fokus på sammenhæng mellem de kortkædede fedtsyrer og sekretion af insulin efter optagelse af et måltid (Grovum, 1995). Korttidsstudier har vist, at infusion af lave doser af insulin iv (Deetz & Wangsness, 1980) og intraportalt (Deetz et al., 1980), der øger koncentration 2-5 gange, reducerer foderoptagelsen hos får. Infusion af højere doser af insulin giver imidlertid varierende respons på foderoptagelsen – fra ingen effekt til en øgning af foderoptagelsen (Grovum, 1995), hvilket formodentlig skyldes insulins rolle i næringsstoffordelingen og glukosehomeostasen.

Men spiller insulin en rolle som et signal til hjernen vedrørende dyrets energistatus – og dermed på foderoptagelsen? Insulin er vist at have en virkning på foderoptagelse og vægt hos gnavere (Porte, Jr. & Woods, 1981), og Woods et al. (1985) har foreslået, at insulin kunne være en sensor for stofskiftestatus i perifere væv. Dette understøttes af en positiv korrelation mellem plasma insulinkoncentrationen og fedningsgraden hos

enmavede (Polonsky et al., 1988; Schwartz et al., 1991) og drøvtyggere (Vandermeerschen-Doizé et al., 1983; McCann et al., 1992). Det er endvidere vist, at insulin fra det perifere system bliver transporteret aktivt over blod-hjernebarrieren via insulinreceptorer og efterfølgende transcytose over karsystemets endotelceller til CNS (Schwartz et al., 1990; Baura et al., 1993). I CNS virker insulin ved at binde sig til specifikke receptorer på neuroner, og koncentrationen af insulinreceptorerne er fundet størst i områder, der er vigtige for reguleringen af foderoptagelsen og energistofskiftet (Baskin et al., 1987).

Længere tids infusion af insulin icv har vist sig at kunne reducere foderoptagelsen hos rotter (Vanderweele et al., 1980; Plata-Salaman & Oomura, 1986; Chavez et al., 1995; Riedy et al., 1995), aber (Woods et al., 1979) og får (Foster et al., 1991). Insulinantistoffer injiceret icv øger derimod foderoptagelse og vægt hos rotter (Strubbe & Mein, 1977; McGowan et al., 1992). I undersøgelser med malkekøer, hvor teknikken "hyperinsulinemic euglucemic clamp" (infusion af insulin samtidig med at glukosekoncentrationen holdes konstant) har været anvendt i langtidsstudier (4 døgn), er der generelt observeret et fald i foderoptagelsen, mens der ingen ændringer ses i korttidsstudier med samme teknik (Ingvartsen & Andersen, 2000). Man skal dog være opmærksom på, at denne ændring kan skyldes ændringer i køernes energistatus. Højtydende køer i tidlig laktation ændrer med denne teknik energistatus fra stærkt negativ energibalance til positiv energibalance som følge af den infunderede glukosemængde (Mashek et al., 2002). Dette vil givetvis medføre afledte ændringer i koncentrationen af hormoner som f.eks. leptin, der så muligvis indirekte er medvirkende til nedreguleringen af foderoptagelsen. Insulin kan således muligvis spille en rolle i langtidsreguleringen af foderoptagelsen, hvilket også undersøgelser på får antyder (Vandermeerschen-Doizé et al., 1983; McCann et al., 1992).

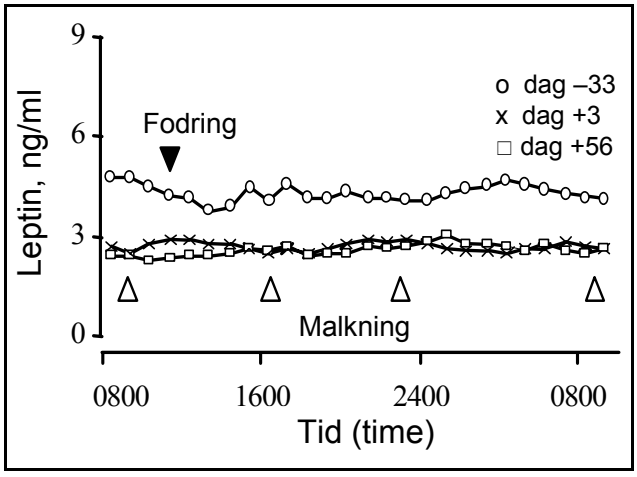
Leptin

Leptin er et hormon, der secerneres hovedsageligt fra fedtvæv, men også fra andre væv som f.eks. placenta, og som har vist sig at have effekter på bl.a. foderoptagelse via centrale mekanismer (se afsnit 7.4) og en lang række celler, væv og organer, hvor der er lokaliseret leptinreceptorer (Ingvartsen & Boisclair, 2001). På grund heraf er der en stor interesse for dette hormon, der bl.a. er detaljeret behandlet i nylige oversigtsartikler (Chilliard et al., 2001; Vernon et al., 2001; Ingvartsen & Boisclair, 2001).

Daglige intraperitoneale injektioner af rekombinant leptin reducerer foderoptagelsen og kropsvægten og øger energiforbruget hos ob/ob (genotype der ikke secernerer leptin som følge af mutation i leptingenet) mus eller vildtypegnavere (Campfield et al., 1995; Priyanti et al., 1996; Halaas et al., 1997; Barrachina et al., 1997). Icv-injektion har ligeledes en meget stærkt nedregulerende virkning på foderoptagelse og kropsvægt hos mus (Stephens et al., 1995; Campfield et al., 1995; Mistry et al., 1997; Calapai et al., 1998), rotter (Morley et al., 1999; Luheshi et al., 1999; Wang et al., 1999; Matson et al., 2000), aber (Tang-Christensen et al., 1999) og svin (Barb et al., 1998). Leptins hæmmende effekt på foderoptagelsen ses også ved icv-injektion hos drøvtyggere. Hos ovariektomerede får reduceredes foderoptagelsen til ca. 1/3 ved infusion af leptin icv over 3 døgn (Henry et al., 1999). Leptins foderoptagelseshæmmende effekt forsvandt imidlertid, når lammene eller fårene var underfodrede (Morrison et al., 2001; Henry et al., 2001). Infusionsstudierne, hvor leptin er tilført icv, viser, at leptins virkning er i CNS, og læsionsstudier i mus har vist, at VMH og ARC er de involverede regioner (Satoh et

al., 1997; Dawson et al., 1997). Leptin skal således over blod-hjernebarrieren, hvilket sker ved en receptormedieret transport (Ingvartsen & Boisclair, 2001). Leptins effekt på foderoptagelsen medieres via en række neurotransmittere i hjernen, som det fremgår af afsnit 7.8.

Plasmakoncentrationen af leptin ændrer sig ikke omkring fodring (Figur 7.7), hvilket viser, at leptin sandsynligvis ikke spiller nogen rolle i reguleringen af de enkelte måltider.



Figur 7.7 *Døgnprofiler af leptin hos malkekøer på forskelligt stadie i laktationen. Plasmakoncentrationen var målt hver time på dag 33 før kælvning (o), dag 3 (x) og på dag 56 efter kælvning (□). Malkninger er vist med åben trekant, mens fodringstidspunktet er markeret med en fyldt trekant (mod. e. Block et al., 2001).*

Hos gravide kvinder og drægtige rotter stiger plasmakoncentrationen af leptin gennem drægtigheden med en faktor 2 efterfulgt af et gradvist fald i koncentrationen, der begynder før fødsel til et niveau tilsvarende den før drægtighed (Ingvartsen & Boisclair, 2001). Hos drøvtyggere ses ligeledes en stigning i plasmakoncentrationen af leptin under drægtighed (Block et al., 2001; Ehrhardt et al., 2001). Hos malkekøer var leptinkoncentrationen højest i sendrægtigheden, og tilsvarende andre pattedyr begyndte leptinkoncentrationen at falde ca. 7-14 dage før kælvning med ca. 50 % (Block et al., 2001). Leptinkoncentrationen når et minimum nogle dage efter kælvning og ligger forholdsvis konstant i den tidlige laktation (Block et al., 2001). Den mest sandsynlige faktor, der forårsager faldet i leptinkoncentrationen, er det energetiske dræn som følge af mælkeproduktionen. Ændres dette dræn af energi ved ophør af malkning, øges såvel leptin- som insulinkoncentrationen dramatisk. Den voldsomme stigning i foderoptagelsen i tidlig laktation kan således bl.a. være medieret af en nedreguleret leptinkoncentration.

Kønshormoner

Kønshormoner ændres væsentligt gennem drægtighed og laktation og spiller en vigtig rolle i reguleringen af appetitten og energiomsætningen hos såvel enmavede (Wade & Gray, 1979) som drøvtyggere (Forbes, 1995b; Ingvartsen & Andersen, 2000). Ovariektomi af rotter resulterer i en midlertidig øgning af foderoptagelsen i 3-4 uger og en vedvarende øgning af vægten (Mook et al., 1972). Behandling med østrogen i fysiologiske koncentrationer modvirkede effekten af ovariektomi (Tarttelin & Gorski, 1973). Baggrunden for, at foderoptagelsen kun ændres midlertidig, kendes ikke, men kan delvist skyldes, at fedningsgraden øges og dermed koncentrationen af leptin, der nedregulerer appetitten. Intravenøs injektion (iv) af østrogen (17β-estradiol) i får og geder i koncentrationer svarende til dem, der findes i forbindelse med brunst og i den sidste del af drægtigheden, resulterer i dosisafhængig reduktion i foderoptagelsen (Forbes, 1986). Hos malkekøer resulterer injektion af østrogen i såvel nedsat foderoptagelse som reduceret ydelse (Grummer et al., 1990). Undersøgelser hos rotter har vist, at østrogen påvirker foderoptagelsen via en di-

rekte effekt på hjernen, og at det især er PVN, der er det primære virkningsområde for østrogen, når det gælder foderoptagelse (Butera & Beikirch, 1989). Progesteron synes ikke at have nogen direkte effekt på hjernen, men har vist sig at blokere østrogens effekt på foderoptagelsen hos får og køer (Muir et al., 1972; Forbes, 1974).

Stresshormoner

Akutte stressreaktioner koordineres og reguleres af hjernen, især ved en øget corticotropin-releasing faktor (CRF) sekretion. Injektion af CRF i hjernen hæmmer foderoptagelsen via centrale mekanismer i såvel rotter, aber og kvæg, hvilket er omtalt i afsnit 7.4. Koncentrationen af kortisol er meget høj omkring kælvning, og hvis denne situation afspejler en høj koncentration af stresshormonet CRF, kan dette være en medvirkende årsag til dykket i foderoptagelsen omkring kælvning (Ingvartsen & Andersen, 2000). Da CRF-sekretion fra hypotalamus stimulerer udskillelsen af ACTH og kortisol, kan det tænkes, at virkningen på foderoptagelsen sker indirekte via disse hormoner. Det er der imidlertid ikke meget, der tyder på, da hypofysektomi af rotter (Morley & Levine, 1982; Levine et al., 1983) og exogen kortisol til får (Baile & Martin, 1971) og malkekøer (Head et al., 1976) ikke påvirker foderoptagelsen hos drøvtyggere. Da kortisol reduceres til normalkoncentration inden for få dage efter kælvning, formodes CRF ikke at spille nogen afgørende rolle i appetitreguleringen i tidlig laktation, medmindre dyrene er stressede.

7.10 Stofskifteregulering og kropsdepoter

I afsnittet vedrørende næringsstoffer og metabolitters rolle i foderoptagelsens regulering (afsnit 7.8) omtaltes konsekvensen af mobilisering af fedtdepoter, dvs. NEFA og glycerol. Fedtdepoterne har imidlertid ikke blot en effekt på foderoptagelsen via omsætningen i forbindelse med mobilisering, men også som følge af depoternes størrelse. De mekanismer, der er involveret i denne regulering, omtales i følgende afsnit.

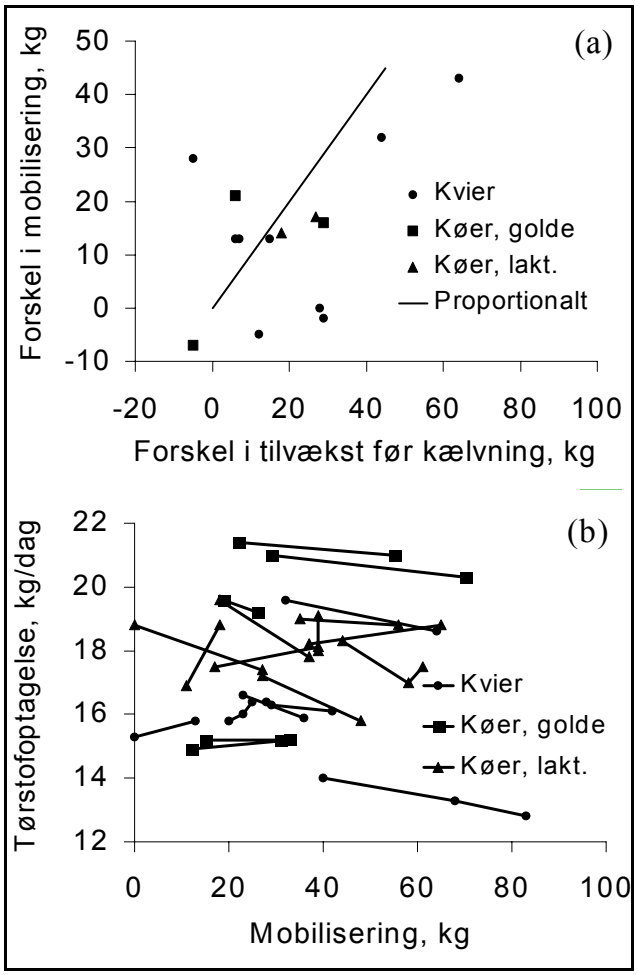
Kropsreserver hæmmer foderoptagelsen

Foderoptagelsen er generelt negativt korreleret med kropsreserverne på et givent fysiologisk stadie hos genotyper inden for alle dyrearter (Ingvartsen et al., 1999; Ingvartsen & Andersen, 2000; Ingvartsen & Boisclair, 2001). I et overkrydsningsforsøg med køer fodrede man køer således, at de var enten magre eller fede (Bines et al., 1969; Bines & Morant, 1983). Når disse køer blev tildelt en halmration, blev der ikke observeret forskelle i tørstofoptagelsen, men når køerne blev tildelt en ration bestående af hø og kraftfoder, så var tørstofoptagelsen hos de fede køer reduceret med 23 % i forhold til de magre køer.

Forskellig foderstyrke i senlaktationen og i goldperioden medfører, at køerne opnår forskellig fedningsgrad eller huld ved kælvning, men konsekvenserne for foderoptagelsen efter kælvning var forskellige (Ingvartsen et al., 1996; Broster & Broster, 1998). Forskellene kan forklares med store forskelle i vægt/huld ved forsøgenes start samt forskelle i ændringen i vægt/huld gennem forsøgsperioden. Der blev observeret en positiv sammenhæng mellem ændring i vægt/huld før kælvning og mobiliseringen i tidlig laktation (Figur 7.8). Endvidere blev der argumenteret for, at fodring i senlaktation og goldperioden, der forårsager overdreven mobilisering (>30-40 kg), reducerer foderoptagelsen i tidlig laktation (Figur 7.8) (Ingvartsen et al., 1995).

Øget fedningsgrad reducerer også foderoptagelsen hos får (Foot, 1972; Vandermeerschen-Doizé et al., 1982; McCann et al., 1992). Magre udvoksede får, der blev fodret således, at de netop var i energibalance, tager på i vægt, indtil de vejer omtrent

det dobbelte af udgangsvægten, hvis de får adgang til et energirigt foder efter ædelyst (Foot, 1972; Vandermeerschen-Doizé et al., 1982; McCann et al., 1992).



Figur 7.8 *Virkningen af forskelligt fodernivea til lakterende køer, goldkøer og kvier før kælvning på kropsmobilisering (a) og tørstofoptagelse (b) efter kælvning (Ingvartsen et al., 1996). Hvert liniepunkt udgør et forsøgshold, og hver linie udgør et forsøg inden for henholdsvis kvier, goldkøer og lakterende køer. Der henvises til Ingvartsen et al. (1996) for referencer til de involverede forsøg.*

I den sidste del af perioden reducerede fårene foderoptagelsen og opnåede en statisk kropsvægt. De fede får reducerede deres energioptagelse pr. kg kropsvægt til det samme niveau som hos de magre kontrolfår fodret på vedligeholdelsesbehov. Dette forsøg illustrerer, at får forsøger at opnå en vis fedningsgrad, og at de vedligeholder denne ved at regulere foderoptagelsen. Tilsvarende hypoteser kan udledes fra forsøg med under- og overfodring af rotter (Drewry et al., 1989) og synes således at være mekanismer, der er fælles for enmavede og drøvtyggere.

Ovenstående resultater samt oversigtsartikler på området (Ingvartsen et al., 1999; Ingvartsen & Andersen, 2000; Ingvartsen & Boisclair, 2001) viser klart, at reguleringen af kropsreserver og foderoptagelsen er koordineret og understøtter den lipostatiske teori foreslået af Kennedy for snart 50 år siden (Kennedy, 1953), der argumenterede for, at fedtvævet signalerede til foderoptagelsescentre i hjernen via humorale faktorer. Ovennævnte studier giver dog ingen dokumentation for, at humorale faktorer er involveret og i givet fald hvilke.

Leptin indgår i koordineringen af appetit og kropsreserver

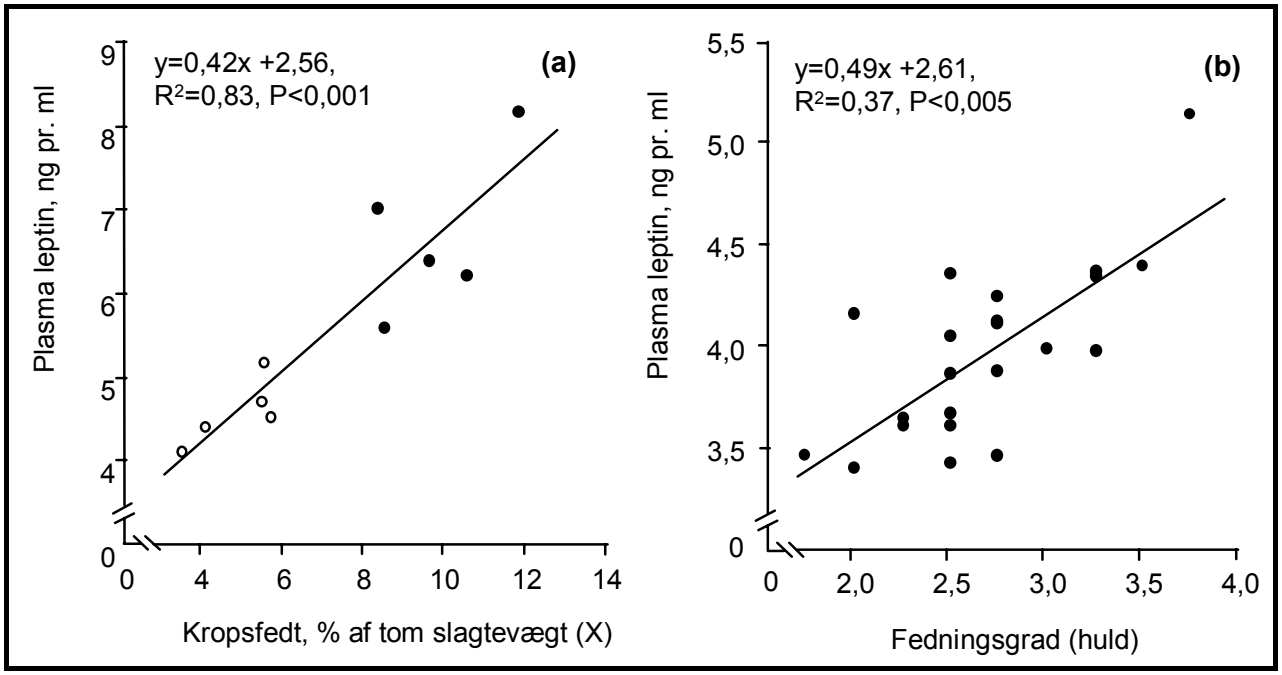
Parabiosestudier

Hvorvidt humorale faktorer spiller en rolle i koordineringen af foderoptagelsen og kropsreserver er undersøgt i en række forsøg, der har anvendt parabiosisteknikken. Denne teknik indebærer, at to dyr opereres sammen, således at deres cirkulation forbindes. Sådanne modeller har været anvendt til at demonstrere humorale faktorers (f.eks. hormoner) rolle i reguleringen af biologiske systemer (Finerty, 1952), herunder hvorvidt

humorale faktorer er involveret i koordineringen af kropsvægt og foderoptagelse. På baggrund af sådanne forsøg med enten læsionsstudier (ødelæggelse af sult- og mæthedsstimulerende områder i hypotalamus), tvangsfodring eller genetisk fede mus (ob/ob; db/db) og rotter (fa/fa) er det dokumenteret, at en eller flere humorale faktorer er involveret i denne regulering. For yderligere detaljer om disse forsøg henvises til oversigtsartikler (Ingvartsen & Andersen, 2000; Ingvartsen & Boisclair, 2001). I dag ved vi, at det hormon, Kennedys lipostatiske teori hentydede til godt 40 år tidligere, er leptin, hvis gen blev klonet i 1994 (Zhang et al., 1994).

Fedningsgrad og leptin

Som kort nævnt i afsnit 7.8 dannes hormonet leptin i fedtvævet, hvorfra det secerneres til cirkulationen for at virke i forskellige organer og væv samt i CNS, hvor det indgår i reguleringen af foderoptagelsen og energihomeostasen (Ingvartsen & Boisclair, 2001). Plasmakoncentrationen af leptin er positivt korreleret med fedningsgrad hos såvel enmavede som drøvtyggere (Chilliard et al., 2001; Ingvartsen & Boisclair, 2001). I Figur 7.9 er der givet nogle eksempler på sammenhænge mellem fedningsgrad og leptinkoncentrationen hos henholdsvis kalve og malkekøer. Der synes umiddelbart at være en bedre sammenhæng hos ungdyrene sammenlignet med køerne, hvilket dog delvist kan skyldes forskellene, hvormed fedningsgraden er bestemt. Leptins virkning på foderoptagelsen er gennemgået i afsnit 7.8.



Figur 7.9 Sammenhæng mellem fedningsgrad og plasma leptinkoncentrationen hos kvæg. Figur a: Fra dag 3 efter fødsel blev kalve tildelt mælkeerstatning i mængder, så de voksede 597 (○) eller 1200 (●) g dagligt. Plasmakoncentrationen af leptin var målt ved en legemsvægt på 105 kg. Figur b: Plasmakoncentrationen målt hos malkekøer tildelt en fuldfoderration efter ædelyst i senlaktationen, mens fedningsgraden var estimeret ved huldbedømmelse (mod. e. Ehrhardt et al., 2000).

7.11 Foderpræferencer og hedonistisk adfærd

Dyrenes kvantitative optagelse af fodermidler er ikke kun bestemt af maksimale grænser for fylde eller behov for energi (mæthed). Denne del af foderoptagelsens regulering er studeret ret indgående. Men der er mange andre faktorer, som påvirker dyrenes appetit eller lyst til at optage forskelligt foder og deres valg eller fravalg af fodermidler i situationer, hvor de har muligheder for at vælge eller prioritere. Disse faktorer er imidlertid kun undersøgt i relativt begrænset omfang. Dette afsnit handler om sanseindtryk og om virkninger i organismen, som påvirker dyrenes optagelse af et givet foder – især på kort sigt. I denne forbindelse bruges undertiden begreber som palatabilitet og hedonistisk adfærd. Palatabiliteten er knyttet til sanseindtrykkene, de indtryk, som dyret får af foderet til og med munden, dvs. syn, lugt smag og tekstur (se definition i Tabel 7.1). Hedonistisk adfærd er det generelle udtryk for dyrenes lyst til at fortære foderet og knytter sig både til foderets palatabilitet og til dyrenes reaktioner i form af foderpræferencer, som er afhængige af virkninger i organismen, der giver sig udslag i velbefindende eller ubehag og lidelse (se definition i Tabel 7.1). Der kan være tale om mange forskellige virkninger, lige fra større eller mindre tilfredsstillelse af behov for energi eller forskellige næringsstoffer, over forskellige former for belastninger af stofskiftet eller fremkaldelse af fordøjelses- eller stofskiftesygdomme til egentlige giftvirkninger. Dyrene reagerer direkte på gunstige eller ubehagelige virkninger i organismen af det indtagne foder, eller de bruger sanseindtryk til at genkende fodermidler eller stoffer og knytte disse indtryk sammen med indhentede erfaringer vedrørende virkninger af foderet i organismen. Sanseindtrykkene vekselvirker således med signaler fra det interne stofskifte, og vekselvirkningerne formidles gennem det centrale nervesystem (Provenza, 1995). Det er meget vanskeligt eller i praksis umuligt at skille virkningerne af sanseindtryk (palatabilitet) fra virkninger, som foderet forårsager internt i organismen,

Reaktioner på sanseindtryk – foderets palatabilitet

Får, geder og kvæg er i stand til at registrere de primære smagsindtryk sød, sur, salt og bitter (Goatcher & Church, 1970a; Goatcher & Church, 1970b; Goatcher & Church, 1970c; Goatcher & Church, 1970d). Kvæg har tilsyneladende en præference for sød smag, og det er en almindeligt accepteret erfaring, at iblanding af flydende melasse i foderblandinger kan stimulere dyrenes appetit til sådanne blandinger, hvis foderet i forvejen indeholder produkter, som forringer dyrenes lyst til at æde dette foder. Kvæg og får viser en moderat negativ respons på lave koncentrationer af eddikesyre. Derimod reagerer både får og kvæg ret kraftigt negativt ved stærkere surhedsgrad (pH ca. 4 eller derunder) (Ingvartsen et al., 1986). Kvæg afviser opløsninger af kogesalt eller quinin. Sidstnævnte har en bitter smag. Urea er også bitter, og det er velkendt, at køer reagerer med nedsat appetit på foderblandinger, som har et for højt indhold af urea.

Nombekela et al. (1994) fodrede malkekøer i tidlig laktation med fuldfoder, som var gjort sødt (sukrose, 1,5 % af fodertørstoffet), surt (1,25 % saltsyre), bitter (1,0 % urea) eller salt (4,0 % NaCl). Disse rationer blev sammenlignet med en kontrolration uden tilsatte smagsstoffer. Der var frit valg mellem disse foderblandinger og kontrolrationen. Der blev ædt 12,8 % mere af den sukkerholdige ration end af kontrolrationen, mens de andre ikke skilte sig ud i forhold til kontrollen. I praksis er det imidlertid ret sjældent, at dyrene har frit valg mellem forskellige fodermidler af samme kategori. Når dyrene ikke har mulighed for at vælge, forsvinder betydningen af præferencer ofte. Således

blev køer i tidlig laktation i et senere forsøg fodret med enten en usødet kontrolration eller en ration tilsat 1,5 % brunt sukker (Murphy et al., 1997). I en tredje behandling i samme forsøg var der valgfrihed mellem rationerne med eller uden sukker. Der var ingen sikre forskelle på foderoptagelsen ved de tre behandlinger. Ved valgfrihed blev der igen optaget ca. 13 % mere af den sukkerholdige blanding end af den uden sukker, men den samlede optagelse af foderblandinger med og uden sukker var altså den samme, som når rationerne blev opfodret hver for sig.

Grovum & Chapman (1988) brugte en forsøgsteknik, hvor får blev udstyret med spiserørsfistler og fodret med testrationer bestående af lucernepiller tilsat forskellige smagsstoffer, til at forsøge at adskille virkninger af de umiddelbare sanseindtryk fra virkninger i organismen. Testrationerne blev tildelt i en halv time, mens spiserørsfistlen var åben, og det optagne foder blev samlet op fra fistlen. Testfodringen foregik efter nogle timers fasteperiode. Resten af tiden blev dyrene fodret med lucernehø. Foderoptagelsen i testperioden blev taget som udtryk for den direkte smagseffekt, mens virkninger i organismen efter optagelse af det pågældende foder var udelukket. De fandt, at sukrose havde en kraftig negativ og lineær virkning på foderoptagelsen med stigende koncentration, mens salt smag forøgede foderoptagelsen med 26 % uden nogen sikker dosisrelateret respons. Disse resultater var de modsatte af resultater med ikke fistulerede dyr, hvilket indikerer, at der kan være usikkerhed angående selve smagens direkte virkninger hos drøvtyggere. Saltsyre havde ikke nogen virkning før ved den højeste koncentration (50 g pr. kg piller), hvor optagelsen til gengæld blev halveret. Urea sænkede foderoptagelsen med 27 % uden dosisafhængig virkning. Virkningerne af sur og bitter var således som forventet.

Virkninger efter optagelsen af foderet

Angående samspillet mellem sanseindtryk og foderets virkninger i organismen efter optagelsen er der en række eksempler. Dyr foretrækker således foder, der giver sanseindtryk, som knytter sig til erfaringer om forsyning med energi og næringsstoffer. Efter en ti dages tilvænningsperiode havde lam en stærk præference for smagsstoffer, der blev kombineret med glukose frem for med sakkarin (Burritt & Provenza, 1992). På tilsvarende måde havde lam en klar præference for halm, der var tilsat et bestemt smagsstof, som blev kombineret med et efterfølgende supplement af næringsstoffer som stivelse, glukose, propionat eller protein (Provenza, 1995). Hvis alle øvrige egenskaber ved foderrationer gøres så ens som muligt, er dyrene i stand til at selektere mellem forskellige rationer efter et næringsstofindhold, som er tilpasset dyrenes aktuelle behov. Illius & Jessop (1996) refererer forskellige forsøg, som viste, at får er i stand til at selektere mellem foderblandinger med forskelligt forhold mellem energi og protein. Også malkekøer var i stand til ved frit valg mellem rationer med højt og lavt indhold af absorberbart protein at sammensætte en ration, som maksimerede mælkeydelsen og tilsyneladende løbende blev tilpasset et vigende behov (Tolkamp & Kyriazakis, 1997). En senere undersøgelse med køer har dog vist, at selektionen mellem rationer med forskelligt proteinindhold næppe var tilfældig, men heller ikke relaterede til dyrenes behov for omsættelig protein (Tolkamp et al., 1998). Drøvtyggere på græs selekterer normalt de mest bladrige og næringsstofrige dele af græsafgrøden. Dyrene kan også foretage valg af foder eller stoffer, som mindsker en uheldig effekt på dyrenes sundhed. Som eksempel herpå er det vist, at lam drak mere af en natriumbikarbonatopløsning, når de blev fodret med et stivelsesrigt foder end med et stivelsesfattigt (Provenza, 1995). Normalt har de en stærk præference for rent vand

frem for en natriumbikarbonatopløsning. Det viser, at de foretager valg, som kan modvirke acidose. Det er en almindelig erfaring, at kvæg på tilsvarende måde opsøger stive strå eller æder mere halm, når de bliver fodret med store mængder formalet foder, idet det kan forbedre vomfunktionen, modvirke acidose og dermed øge deres velbefindende. Endelig er det velkendt, at kvæg generelt søger at undgå eller indtager mindre mængder af planter, som indeholder toksiske stoffer som f.eks. alkaloider, glukosinolater, saponiner, coumariner etc., hvor de har mulighed for at selektere.

Ved at kombinere bestemte sanseindtryk med positive eller negative responser i organismen har det vist sig, at dyrene kan fastholde erfaringerne og reagere hensigtsmæssigt flere måneder senere (Provenza, 1995). I forskellige studier har det vist sig, at der i nogle tilfælde er reaktioner, som tilsyneladende blot skyldes tillærte vaner. Drøvtyggere kan erhverve, og hvis der er valgmuligheder, fastholde stærke præferencer for foder, de har konsumeret tidligt i deres tilværelse.

Tørstofindhold og forgæringsprodukter i ensilage

Idet kvaliteten af ensilage kan have stor betydning for foderoptagelsen, og da ensilage i mange tilfælde udgør en væsentlig del af grovfoderet, er der særlige grunde til at interessere sig for de betydelige variationer, der er i ædelysten til ensilage.

Tørstofindhold

Det er en generel erfaring, at dyrene optager mindre tørstof i ensilage af græsmarksafgrøder end af tilsvarende friske afgrøder eller hø, hvis græsset er høstet direkte og lagt i siloen med et højt vandindhold (Demarquilly, 1973). En forøgelse af ensilagens tørstofindhold ved fortørring medfører en markant stigning i ad libitum optagelsen af ensilage hos alle kategorier af kvæg (Skovborg & Andersen, 1973; Hermansen, 1980; Ingvartsen, 1992b). Det antages normalt, at den lavere optagelse af ensilage med lavt tørstofindhold skyldes et betydeligt højere indhold af forgæringsprodukter. Den kvantitative betydning af ensilages tørstofindhold på foderoptagelsen er behandlet i kapitel 18.

Forgæringsprodukter

Der er gennemført mange analyser af sammenhænge mellem foderoptagelsen og indholdet af forskellige forgæringsprodukter eller nedbrydningsprodukter, der er en følge af ensileringsprocessen (Ingvartsen, 1992b; Steen et al., 1995; Dulphy & Van Os, 1996). Det gælder primært indholdet af kortkædede fedtsyrer (mælkesyre, eddikesyre, smørsyre) og koncentrationen af nedbrydningsprodukter fra proteiner (aminer, ammoniak). Der er fundet negative sammenhænge mellem foderoptagelsen og koncentrationen af primært produkter fra clostridieforgæring (eddikesyre, smørsyre og ammoniak-N i % af total N) eller totalkoncentrationen af syrer (Demarquilly & Dulphy, 1977; Rook & Gill, 1990; Rook et al., 1990a; Rook et al., 1990b). Det har været antaget, at aminer kunne være en væsentlig årsag til en lille optagelse af ensilage med lavt tørstofindhold. I nyere forsøg, hvor aminer er tilsat ensilagen eller infunderet i vommen hos stude (Dawson & Mayne, 1995) eller tilsat ensilagen til malkekøer (Os et al., 1995a), blev der ikke registreret nogen virkning på foderoptagelsen. Derimod medførte tilsætning af aminer til ensilage en lille reduktion i ensilageoptagelsen hos får (Os et al., 1995b).

Litteratur om emnet giver et noget usikkert billede af sammenhænge mellem de kendte forgæringsprodukter og foderoptagelsen. En betydelig usikkerhed er dog at forvente, idet flertallet af analyserne er foretaget på data fra mange forskellige kilder, hvor ukendte faktorer, som ikke har kunnet inddrages i

modellerne, har påvirket foderoptagelsen. Desuden er der stor samvariation mellem mange af de parametre, som er sat i relation til foderoptagelsen, hvilket giver stor ustabilitet i de regressionskoefficienter, der, som det er tilfældet i de fleste analyser, er fastlagt ved simple, mindste kvadraters multiple regressionsanalyser. Fjernes ko-lineariteten ved f.eks. "ridge regression", kan der opstå betydelige ændringer i de beregnede sammenhænge (Rook & Gill, 1990; Rook et al., 1990a; Rook et al., 1990b). Nævnte forfattere fandt efter en sådan analyse ingen sikre sammenhænge mellem foderoptagelsen og indholdet af mælkesyre eller eddikesyre, en sikker negativ sammenhæng mellem foderoptagelsen og smørsyreindholdet og kun en mindre virkning af ammoniak-N.

Ukendte stoffer i ensilagesaften reducerer foderoptagelsen

Til trods for disse usikkerheder er der klare antydninger af, at det er forgæringsprodukter i ensilagen, som er årsag til den lavere foderoptagelse specielt af ensilage med lavt tørstofindhold (Ingvartsen, 1992b; Steen et al., 1995; Dulphy & Van Os, 1996). Det er imidlertid stadig uklart, hvilke mekanismer, der er ansvarlige. Clancy et al. (1977) studerede virkningerne af infusion i vommen af ensilagesaft eller opløsninger af stoffer, som findes i ensilagesaft. Saft presset ud af ensilage, som ikke var tilsat ensileringsmidler, blev infunderet i vommen hos får i forbindelse med morgenfodringen. Det hæmmede optagelsen af hø i 1,5 til 9 timer og forårsagede forstyrrelser i vombevægelserne. Infusion af rent vand havde ingen virkninger, mens saft fra ensilage tilsat formaldehyd havde intermediære virkninger. Infusion af syntetisk juice med samme koncentration af flygtige syrer, laktat, opløselige kulhydrater, ammoniak, nitrit og nitrat samt pH og osmolaritet som saft fra ensilagen havde kun en virkning på foderoptagelsen på op til 40 % i forhold til saft fra ensilage. Det viser, at der har været andre stoffer i ensilagen, som havde en betydelig virkning, og at der var tale om virkninger i kroppen og ikke kun en direkte effekt af foderets palatabilitet. Undersøgelser udført af Buchanan-Smith (1990) understøtter betydningen af virkninger i organismen efter indtagelse. I disse undersøgelser blev der gjort brug af den foran omtalte teknik med forsøg med får med spiserørsfistel til at søge at adskille virkninger af sanseindtryk fra virkninger i organismen efter indtagelse. Her blev kun fundet en negativ virkning på ædelysten af stigende mængder eddikesyre tilsat ensilagen, mens eddikesyre sammen med mælkesyre øgede ædelysten. Eddikesyre sammen med smørsyre og ammoniak alene havde ingen virkninger. To aminer sammen med gamma amino smørsyre (nedbrydningsprodukter fra aminosyrer) øgede først ædelysten ved tilsætning af stigende mængder, hvorefter en yderligere forøgelse af tilførslen bragte foderindtagelsen tilbage til udgangspunktet. Ekstrakt fra en ensilage af god kvalitet havde ingen virkning, mens ekstrakt fra ensilage af en dårlig kvalitet forøgede ædelysten. Det må indvendes mod denne teknik, at hvis forsøgsdyrene har erfaringer fra tidligere fodring med tilsvarende foder, skal der en lang tilvænningsperiode til, før teknikken til at opnå den ønskede adskillelse af virkemåder fungerer.

Idet ensilagekvaliteten kan betyde meget for foderoptagelsen, er det af væsentlig betydning, om der kan tages hensyn til denne i den praktiske foderplanlægning. Hvis der er tale om decideret mislykket ensilering, kan forringelsen af foderoptagelsen være særdeles kraftig. Ingvartsen (1992) konkluderede på grundlag af et litteraturstudium, at indholdet af smørsyre viser den bedste sammenhæng med foderoptagelsen.

En meget kraftig nedsættelse af foderoptagelsen ses også ofte, hvis der er foregået

oxidationsprocesser og varmedannelse som følge af kraftig mikrobiel aktivitet i ensilage eller fuldfoderblandinger forud for udfodringen. Det er sandsynligt, at der også her er tale om aversioner mod foderet, som skyldes uheldige virkninger i organismen.

Individuelle forskelle

Ikke alene er de mekanismer, der styrer foderoptagelsen, meget komplekse, de varierer tilsyneladende også stærkt fra dyr til dyr. Der er således store individuelle forskelle på foderpræferencerne og dermed på sammensætningen af de enkelte dyrs ration, når dyrene får frit valg mellem forskellige fodermidler. Krohn & Konggaard (1986) gennemførte nogle undersøgelser, hvor køer havde frit valg mellem fire eller fem forskellige fodermidler, hvoraf et var en kraftfoderblanding, et til to var forskellige grovfoderemner og de sidste var roer eller forskellige biprodukter. Køerne viste stor lyst til roer, og den gennemsnitlige optagelse blev 10,8 kg tørstof pr. ko pr. dag. Men mellem individer varierede optagelsen fra 4-5 til 15-16 kg tørstof om dagen. Endnu større relative forskelle var der mellem de enkelte dyrs optagelse af grovfoder og biprodukter. På trods af de meget forskellige valg sammensatte alle dyrene rationer, som betingede, at sundhedstilstanden var god. Der var ca. 10 foderperioder pr. døgn, og køerne optog typisk noget af alle forskellige fodermidler i hver periode.

Foderpræferencens betydning i praksis

Dyrenes præferencer kan spille en stor rolle, hvor dyr har mulighed for at selektere. Det gælder især hos græssende kvæg, og des mere, jo mere varieret plantevæksten på græsningsarealet er. Ved staldfodring har dyrene sjældent ret store valgmuligheder. Men de vil altid forsøge at selektere. Det kan de gøre, men i ret begrænset omfang, hvis der fodres efter ædelyst, således at der bliver levninger. Højtydende køer selekterer i en sådan situation ofte efter det mest energigivende foder, indtil der bliver mangel på struktur til at sikre optimal vomfunktion. Hvor der er manglende valgmuligheder, betyder små smagsforskelle tilsyneladende ikke meget for foderoptagelsen. Det antages dog, at god palatabilitet kan have væsentlig betydning for foderoptagelsen ved at virke stimulerende på appetitten og dermed påvirke de samlede impulser til regulering af foderoptagelsen. Som nævnt kan der forekomme meget ringe ædelyst til varmeskadet eller dårligt konserveret grovfoder. Der kan også forekomme store forskelle på ædelysten til indkøbte kraftfoderblandinger, hvor et skifte mellem to partier med forskellig sammensætning undertiden kan sætte foderoptagelsen væsentligt ned med produktionstab til følge. Vi mangler imidlertid viden for at kunne beskrive, hvad en god palatabilitet er. De alvorlige tilfælde af forringet ædelyst, som forekommer, har tilsyneladende ofte at gøre med virkninger i organismen efter optagelsen og kan skyldes manglende næringsstofbalancer, sygdomsfremkaldende stoffer eller egenskaber, eller ringe konserveringsmæssig kvalitet.

7.12 Eksterne stimuli

Stress og belægningsgrad

Kvæg foretrækker at holde en minimum afstand til andre dyr (Bouissou, 1970). I forbindelse med fodring synes kvæg at foretrække en afstand mellem hovederne på mellem 1-2 m. Hvis ikke der er tilstrækkelig pladsforhold til dyrene, kan det resultere i aggression (Kondo et al., 1989). Dyrenes sociale dominans er stærkt korreleret til alder, vægt og horn (Dickson et al., 1970; Bouissou, 1972). Socialt dominante dyr vil i sådanne situationer med en uhensigtsmæssig belægningsgrad kunne stresse dyr med lavere rang og derved evt. påvirke lavtrangerende dyrs foderoptagelse ved at holde dem fra foderet. Hos malkekøer har forskellig be-

lægningsgrad ikke nødvendigvis resulteret i forskellig foderoptagelse (Henneberg et al., 1986). Derimod er der fundet forskelle ved gruppering af kvier separat, givetvis fordi kvier generelt er lavere rangerende end ældre køer. Gruppering af førstekalvskøer for sig er således vist at øge disse køers tørstofoptagelse (18,5 vs. 16,3), ædetid (205 vs. 184 min/d), daglige måltider (6.4 vs. 5,9) og mælkeproduktion (2595 vs. 2388 kg i 130 dage) (Konggaard & Krohn, 1978). Flytning af køer fra en gruppe til en anden kan imidlertid også påvirke især lavtrangerende dyrs produktion og foderoptagelse i en kortere periode (Hasegawa et al., 1997).

I et litteraturstudie over virkningen af belægningsgraden (m^2/dyr) i staldene til ungtyre er det fundet, at belægningsgrader <4,7 m^2/dyr reducerer især foderforbruget og tilvæksten, men også foderoptagelsen (Ingvartsen & Andersen, 1993). I en senere undersøgelse fandt vi dog ingen signifikant forskel i foderoptagelsen afhængig af belægningsgrad (Andersen et al., 1997). Virkningen af belægningsgrad hos ungdyr er diskuteret yderligere i kapitel 18.

Plads ved foderbordet og fodringsfrekvens

Gruppefodring af kvæg resulterer alt andet lige i en grad af konkurrence om foder. Tilstrækkelig plads ved foderbordet er derfor nødvendig for, at der ikke skal opstå en uhensigtsmæssig konkurrence ved foderbordet, der reducerer foderoptagelsen hos socialt svage køer. Ved reduktion af antallet af automater pr. ko fra 1 til 0,25 reducerede køerne ædetiden men øgede ædehastigheden, og der var derfor ingen forskel i tørstofoptagelsen (Olofsson, 1999).

Antallet af forsøg, hvor konsekvensen af pladsen ved foderbordet på ædeadfærd og foderoptagelse er belyst, er beskeden. På tværs af tilgængelige forsøg med malkekøer (Friend & Polan, 1974; Friend et al., 1977; Manson & Appleby, 1990; Albright, 1993; Menzi & Chase, 1994) konkluderes følgende: 1) ved >0,5 m pr. ko er der ingen effekt på ædeadfærd og foderoptagelse, 2) ved >0,2-0,5 m pr. ko er der variable virkninger på foderoptagelsen og øget konkurrence ved foderbordet 3) mindre eller lig med 0,2 m pr. ko resulterer i reduceret ædetid og en nedsat foderoptagelse. Undersøgelser hos ungdyr antyder, at foderoptagelsen ligeledes reduceres, hvis pladsen pr. dyr reduceres til under 0,2 m pr. dyr (se kapitel 18).

I en oversigtsartikel over virkning af fodringshyppigheden, er der konkluderet, at øgningen af foderoptagelsen ved hyppig udfodring (>2 gange daglig) kunne forklare noget, men ikke hele stigningen i mælkeydelsen (Gibson, 1984). Vi tolker resultaterne således, at hyppige udfodringer stimulerer foderoptagelsen, og at dette øger mælkeproduktionen, samt at hyppigere udfodring af kraftfoder forbedrer vommiljøet og dermed udnyttelsen af foderet.

Temperatur

Temperatur påvirker foderoptagelsen hos vore husdyr. Temperaturens indflydelse har været kendt længe og danner basis for en af de klassiske teorier omkring foderoptagelsens regulering, nemlig den termostatiske regulering (Brobeck, 1948). Ifølge denne teori reguleres foderoptagelsen via ændringer i varmeproduktionen. Det er imidlertid ikke blot dyrenes varmeproduktion, idet omgivelsernes temperatur naturligvis også spiller en afgørende rolle for appetitten via hormonelle og fysiologiske tilpasninger. Således ændrer kulde (Young, 1983) og varme (West, 2003) foderoptagelsen hos dyr. Men temperaturen påvirker kun foderoptagelsen uden for den termoneutrale zone. Den termoneutrale zone er det temperaturområde, inden for hvilke dyrene kan regulere deres kropstemperatur uden at ændre varmeproduktionen. Den termoneutrale zone hos drøvtyggere er ikke

konstant, men varierer afhængig af dyreart og dyrenes alder. Den nedre og øvre temperatur i den termoneutrale zone kaldes henholdsvis den nedre og den øvre kritiske temperatur. Den termoneutrale zone er angivet at være mellem 13 og 25°C for kalve, mellem 0 og 15°C for køer og mellem –2 og 20°C hos får (Ruckebusch et al., 1991). Hos malkekøer har Berman (1985) dog fundet, at den øvre kritiske temperatur for malkekøer er 25-26°C. Hvorvidt den termoneutrale zone er et fast temperaturområde, eller dyr kan tilpasse sig, diskuteres fortsat (Kadzere et al., 2002). Det er ikke blot temperaturen, der spiller en rolle for foderoptagelse og produktion, men også andre miljøfaktorer som luftfugtighed og vindhastighed (West, 2003). Temperaturer uden for den termoneutrale zone kan give dyrene kulde- eller varmestress.

Varmestress

Varmestress hæmmer foderoptagelse, produktion og reproduktion betydeligt (Kadzere et al., 2002; De Rensis & Scaramuzzi, 2003). Hos malkekøer begynder foderoptagelsen at falde svagt ved ca. 25°C, men ved temperaturer over 30°C bliver faldet betydeligt mere markant (Young, 1987). Især højtydende køer menes at være følsomme over for varmestress, hvilket resulterer i markante fald i foderoptagelsen (Collier et al., 1982). Som nævnt i forrige afsnit er luftfugtigheden også afgørende for, hvornår dyrenes foderoptagelse påvirkes, hvorfor et indeks, temperatur-luftfugtighedsindekset, der giver et enkelt mål for, hvor behageligt eller ubehageligt kombinationen af temperatur og luftfugtighed er, er en relevant størrelse. Temperatur-luftfugtighedsindekset bestemmes ved måling af temperaturen i Celcius i luften (C_1) og i vand (C_2) ved følgende formel: $THI = 0{,}4((C_1 \cdot {}^9/_5 + 32) + (C_2 \cdot {}^9/_5 + 32)) +15$. Den kritiske værdi for minimum, gennemsnit og maksimum THI for malkekøer er bestemt til henholdsvis 64, 72 og 76 (Igono et al., 1992), og negative korrelationer mellem tørstofoptagelsen og THI er fundet (Holter et al., 1996; Holter et al., 1997). West (2003) fandt, at foderoptagelsen blev reduceret med 0,85 kg tørstof pr. °C målt i intervallet mellem 25 og 32°C, mens mælkeydelsen blev reduceret med 0,88 kg pr. dag pr. THI-enhed.

Varmestress påvirker formodentlig CNS direkte, men virkningen på foderoptagelsen kan også være indirekte via en reduktion i drøvtygningen, vommotiliteten og passagehastigheden (Kadzere et al., 2002). Disse ændringer medfører i øvrigt, at dyrene fordøjer foderet bedre (Lippke, 2003).

Kuldestress

Kuldestress øger foderoptagelsen givetvis som følge af et større behov for energi til varmeproduktion (Young, 1983; Young, 1987). Den øgede foderoptagelse fremkommer givetvis som følge af ændringer i mavetarmkanalens funktion (Kennedy et al., 1986; Ingvartsen et al., 1986). Kvæg og får, der udsættes for kulde, fordøjer en mindre del af foderet. Den lavere fordøjelighed menes at hænge sammen med en øget motilitet i fordøjelseskanalen, en øget passagehastighed og et øget indhold af tyroxin i plasmaet. Derimod mindskes vomvolumen og væskeoptagelsen. Den øgede passagehastighed gennem vommen mindsker nedbrydningen af det organiske stof. Det er således fundet, at fordøjeligheden af organisk stof faldt fra ca. 51,1 % til 47,7 % og fra 58,1 % til 52,8 % hos får, når temperaturen faldt fra henholdsvis 20°C til 0°C og 23°C til 3°C (Kennedy & Christopherson, 1976; Kennedy & Milligan, 1978). Temperaturen i formaverne er normalt højere eller lig legemstemperaturen og nedsættes ikke væsentligt, selvom dyrene udsættes for kulde. I hvor høj grad en forbigående sænkning af formaveindholdets temperatur ved fodring med koldt foder påvirker den mikrobielle aktivi-

tet i vommen, og dermed foderoptagelsen, vides ikke. Cunningham et al. (1964) har dog vist, at forskelle i drikkevandets temperatur ikke påvirker fordøjeligheden af tørstof, energi og protein hos køer. Derimod påvirkes foderoptagelsen, når der infunderes vand med forskellig temperatur i vommen. I forhold til foderoptagelsen ved infusion af 30°C vand øger infusion af 5°C vand således foderoptagelsen med 24 %, hvorimod infusion af 49°C vand nedsætter foderoptagelsen med 9 % (Bhattacharya & Warner, 1968b).

Daglængde og lys

Daglængde og lys påvirker foderoptagelsen hos drøvtyggere (Forbes, 1995b). Den sæsonafhængige foderoptagelse er mest udpræget hos hjorte og får, hvorfor mekanismerne og effekterne er mest veldokumenterede hos disse. Virkningen af daglængde på foderoptagelse og vækst er også undersøgt hos kvæg, men resultaterne her er noget mere varierende end hos får og hjorte. Hos opstaldede dyr, med dagslys gennem staldvinduerne, er det fundet, at en øgning af daglængden øger foderoptagelsen med 0,32 % pr. time (Ingvartsen et al., 1992b). I undersøgelser med kunstigt lys er ændringerne i foderoptagelse og vækst noget varierende (Ingvartsen et al., 1992b), men der er dog rapporteret forsøg med signifikante øgninger af foderoptagelsen hos både kvier (Peters et al., 1980) og ungtyre (Sørensen & Andersen, 1983). Virkningen af lys er indbygget i foderoptagelsessystemet for ungdyr (se kapitel 18).

Mekanismerne, hvormed daglængden påvirker foderoptagelse og produktion, er beskrevet i to oversigtsartikler (Clarke, 2001; Rhind et al., 2002), ligesom ny viden er fremkommet om virkningsmekanismen i CNS. I forsøg med får er det således vist, at forlænget daglængde medfører en øget ekspression af NPY i hjernen (ARC) (Clarke et al., 2000; Clarke et al., 2003), der stimulerer appetitten kraftigt (se i øvrigt afsnit 7.4).

7.13 Immunsystemets indflydelse på foderoptagelsen

Infektioner forårsager feber og kan hæmme foderoptagelsen ganske betydeligt (Weingarten, 1995; Ingvartsen & Andersen, 2000; Ingvartsen & Boisclair, 2001). Som respons på en infektion secernerer immunceller en række polypeptider, cytokiner, der fungerer som mediatorer for immunsystemet. De cytokiner, der har den mest markante effekt på foderoptagelsen, er de, der er involveret i akutfase responset (**AFR**), tumor nekrose faktor-α (TNF-α), interleukin-1β (IL-1β) og interleukin-6 (IL-6) (Langhans, 1996a; Johnson, 1998), men også cytokiner som f.eks. interferons, IL-8 og andre chemokiner/intercriner kan også forårsage en nedsat foderoptagelse gennem en ændret ædeadfærd, hvor måltidernes størrelse, måltidernes længde og antallet af måltider pr. døgn er påvirket (Plata-Salaman, 1998). En ofte anvendt model til studie af effekten af cytokiner i AFR er at injicere lipopolysakkarid (**LPS**) for at fremprovokere en AFR. LPS-administration nedsætter foderoptagelsen og kropsvægten hos hamstre (Grunfeld et al., 1996), rotter (Plata-Salaman & Borkoski, 1993), mus (Faggioni et al., 1995; Faggioni et al., 1997) og kvæg (Elsasser et al., 1995).

Tumor nekrose faktor-α (TNF-α)

Cytokinernes hæmmende effekt på foderoptagelsen er vist ved perifer eller central injektion af cytokinet eller ved at blokere cytokinernes virkning. TNF-α nedsætter foderoptagelsen hos gnavere, når den injiceres interperitonæalt (Bernstein et al., 1991). Indgivelse af antistoffer mod TNF-α øger foderoptagelsen hos rotter med tumorer, selvom effekten dog ikke var dramatisk og kun statistisk signifikant på andendagen efter injektionen (Smith & Kluger, 1993). Så-

vel akut (Plata-Salaman et al., 1988) som længere tids (Plata-Salaman et al., 1996) icv-infusion af TNF-α nedsætter foderoptagelsen, men ikke i samme grad som tilfældet er for IL-1β (Plata-Salaman et al., 1996). Hos svin nedsætter både LPS-infusion og icv-infusion af TNF-α foderoptagelsen (Warren et al., 1997). Hos kvæg er der ikke fundet nogen effekt af en lav dosis (<0,5 mg/100 kg) rekombinant bovin TNF-α på foderoptagelsen, men længerevarende behandling med højere doser (>0,5 mg/100 kg) forårsagede nedsat appetit, nedstemthed, afmagring og diarre (Bielefeldt et al., 1989). TNF-α hæmmende effekt på foderoptagelsen hos drøvtyggere kan delvist være forårsaget af, at TNF-α hæmmer vommotiliteten (Van-Miert et al., 1992).

Interleukin-1-β (IL-1β)

IL-1β nedsætter foderoptagelsen, når cytokinet injiceres i det perifere system (McLaughlin et al., 1992; Langhans et al., 1993) eller icv (Plata-Salaman et al., 1988; Plata-Salaman, 1994). Tilsvarende nedsættes foderoptagelsen betydeligt i 3-7 dage hos rotter, der over længere tid infunderes med IL-1β icv (Hill et al., 1996; Finck & Johnson, 1997). Icv behandling med en IL-1 receptor antagonist samtidig med IL-1β infusion (Plata-Salaman & French-Mullen, 1992) eller i forbindelse med tarmbetændelse (McHugh et al., 1994) har ligeledes vist IL-1β's markante evne til at nedregulere foderoptagelsen, og at effekten er medieret gennem en direkte effekt på CNS. Nedsættelsen af foderoptagelsen i forbindelse med en IL-1β infusion hænger sammen med en reduktion af såvel antallet af måltider som måltidernes størrelse (Plata-Salaman, 1994). Der er kun meget lidt information om IL-6 og dette cytokins effekt på foderoptagelsen, men icv-infusion af IL-6 og en IL-6 receptor (bindeprotein) hos rotter antyder, at IL-6 spiller en rolle i foderoptagelsens regulering (Schobitz et al., 1995).

Cytokinerne virker delvist via leptin

Nyere undersøgelser antyder, at den hæmmende effekt af cytokiner på foderoptagelsen delvist medieres via leptin. I en oversigtsartikel (Ingvartsen & Boisclair, 2001) er konsekvenserne af forskellige infektionsmodeller på leptin undersøgt. Leptin mRNA i fedtvæv og plasmaleptin øges i forskellige infektionsmodeller, bl.a. omfattende eksperimentel infektion af tarm eller anvendelse af LPS. Generelt ses en 2-4-dobbelt øgning af plasmakoncentrationen af leptin 2-4 timer efter LPS-stimulering. Øgningen er temporær, og plasmakoncentrationen af leptin returnerer til før infektionsniveau ca. 24 timer efter infektion. TNF-α (Finck et al., 1998) og IL-1β (Grunfeld et al., 1996; Sarraf et al., 1997) er involveret i den øgede leptinsekretion i forbindelse med LPS-infusion, mens dexametason (Mastronardi et al., 2000) hæmmer sekretionen.

Ovennævnte ændringer i cytokin og leptinsekretionen som respons på en infektion er givetvis vigtige for dyrenes evne til at tilpasse sig og overleve en infektion. Fra undersøgelserne er det klart, at infektioner kan reducere foderoptagelsen betydeligt. Det har ikke været muligt at finde litteratur, der belyser effekten af subkliniske infektioner (f.eks. børbetændelse og mastitis). Cytokinerne og leptin spiller ikke blot en rolle i foderoptagelsens regulering, men har også en betydelig indflydelse på stofskiftet via neuroendokrine mekanismer (Ingvartsen & Boisclair, 2001).

7.14 Afslutning

I dette kapitel redegøres for, hvorledes foderoptagelsen påvirkes af mange faktorer, som er relateret til egenskaber ved dyrene,

foderet og det omgivende miljø og management. Foderoptagelsens regulering er særdeles kompleks og langt fra klarlagt i detaljer – især ikke hos drøvtyggere. Kapitlet viser dog også, at der er udført mange studier, og at der foreligger brugbar viden om hovedtrækkene i reguleringen. Spørgsmålet er, hvordan denne viden kan udnyttes.

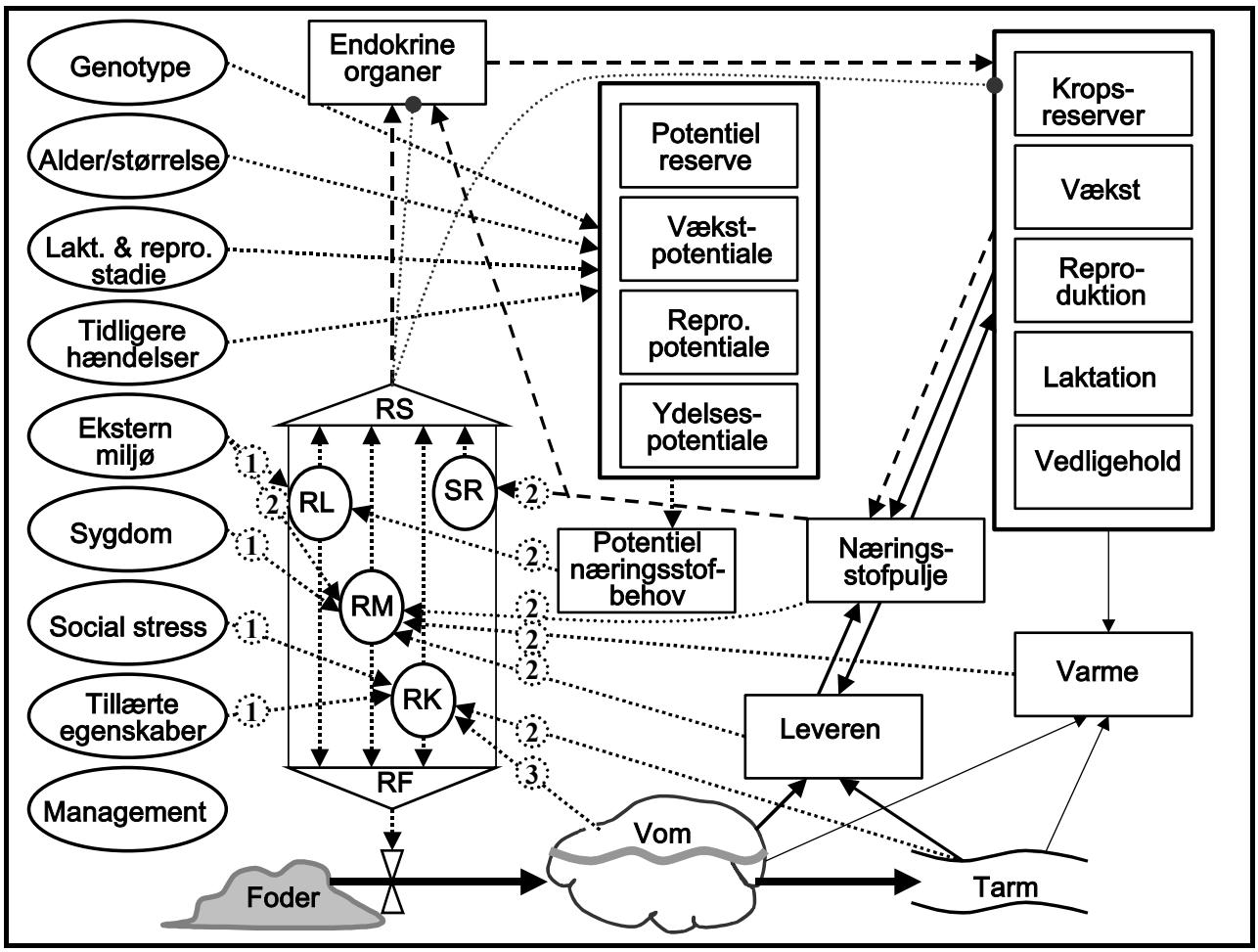
De danske fyldesystemer er konstrueret i første halvdel af 1980'erne og baserede sig på eksisterende viden om foderoptagelsens regulering. Siden er systemerne yderligere udviklet, og hvorledes denne viden indgår i de danske fyldesystemer for voksende kvæg og malkekøer er behandlet i kapitel 18. Informationerne i nærværende kapitel kan også anvendes til at forklare afvigelser i foderoptagelsen i forhold til det forventede – f.eks. i forhold til, hvad fyldesystemerne forudsiger. Formålet med kapitlet er imidlertid også at illustrere, at foderoptagelsen er integreret med stofskifte- og sundhedsstatus. Forståelse heraf kan bruges som grundlag for at udvikle bedre værktøjer til at gennemføre en hensigtsmæssig sundheds- og produktionsstyring. Centralt heri er en integreret model til forudsigelse af foderoptagelse og produktion "med hukommelse", dvs. at den er dynamisk og tager højde for prædikterede ændringer i kropsreserver. På den baggrund er der i Figur 7.10 givet en skematisk fremstilling af, hvorledes foderoptagelse og stofskifte er integreret og koordineret.

I Figur 7.10 er centralnervesystemets integrerende kapacitet illustreret ved, at informationer fra forskellige stimuli påvirker forskellige mekanismer (her repræsenteret ved RL, RM, RK og SR) og resulterer i en koordineret foderoptagelses- og stofskifteregulering (se afsnit 7.4). Stofskiftereguleringen foregår bl.a. via neurendokrine mekanismer, hvor peptider fra hypotalamus påvirker hypofysen, der udskiller peptider, der så påvirker andre endokrine organer og væv direkte eller indirekte. I tråd med, at nogle reguleringsmekanismer foregår med forskellig tidshorisont (se afsnit 7.3), er der skitseret regulering på kort, mellemlang og langt sigt. Grunden til at fastholde denne kompleksitet er, at den tilfældige dag til dag variation er ganske betydelig, nemlig 20 % hos ungdyr (Ingvartsen et al., 1992). Hos malkekøer er der også en stor tilfældig restvariation (12 %), selv efter at der er taget hensyn til genotype, vægt, huld og mælkeydelse hos køer (Emmans et al., 1997).

Hvor meget foder, dyrene ønsker at æde, afhænger af det næringsstofbehov, de har. Her er det så nødvendigt at inddrage begrebet potentielt næringsstofbehov. Det potentielle næringsstofbehov er summen af det potentielle næringsstofbehov til vækst, reproduktion og laktation – inklusive behovet til vedligehold. Den potentielle kropsreserve er stærkt påvirket af genotype, idet det høje ydelsespotentiale i tidlig laktation bl.a. er baseret på dyrenes evne til at udnytte kropsreserver. Genotype påvirker vækstpotentiale, reproduktionspotentiale og laktationspotentiale, der naturligvis også ændres i forhold til dyrenes alder/størrelse, laktations- og reproduktionsmæssigt stadie. Endvidere kan dyrenes evne til at producere påvirkes af tidligere hændelser, f.eks. mastitis, der har ødelagt yvervæv og nedsat ydelsen. Det potentielle næringsstofbehov er altså et udtryk for "genetisk kapacitet", der påvirker centralnervesystemet ved ændring af "set points", der påvirker "gearingen" af såvel stofskiftet og foderoptagelsen. Managementbeslutninger afgør foderets sammensætning, kvalitet og tilgængelighed i staldfodringssituationen. Dyrenes erfaringer og foderets palatabilitet påvirker dyrenes ædeadfærd (antal og størrelse af måltider) og her indgår psykogene mekanismer. Psykogene signaler kommer f.eks. i forbindelse med omgivelsernes temperatur, smerte (sygdom) og socialt stress. Fra vommen sendes signaler om foderets

fylde via nervebaner til CNS, ligesom næringsstoffer og omsætningsprodukter absorberes til blodbanen fra vom og tarm og signalerer CNS via leveren eller de cirkulerende næringsstoffer og hormoner.

Hvis foderration og miljø ikke giver begrænsninger i forhold til dyrenes genetiske potentiale, vil den aktuelle foderoptagelse være lig dyrenes ønskede optagelse, og produktionen vil være maksimal set i forhold til dyrets kapacitet. Hvis derimod foderoptagelsen er kompromitteret af f.eks. fylde eller dårlige miljøforhold, så sker der en tilpasning af foderoptagelsen via mekanismer illustreret i Figur 7.10.



Figur 7.10 *Skematisk fremstilling af foderoptagelsens regulering og samspil med stofskiftet afhængig af dyrekarakteristika (genotype, alder/størrelse, laktations- og reproduktionsmæssig stadie og tidligere hændelser). Forkortelser og forklaring: RS: CNS-koordineret regulering af stofskiftet; RF: CNS-koordineret regulering af foderoptagelsen; RL: regulering på langt sigt; RM: regulering på mellemlangt sigt; RK: regulering på kort sigt; SR: stofskiftefaktorer 1: psykogene signaler; 2: stofskiftesignaler; 3: fysiske signaler;* ⟶ *: Næringsstofflow;* ⇢ *: neuroendokrin og endokrin regulering;* ⋯● *: efferente nervebaner;* ⟶ *: Varmeproduktion. Tegnet* ⧖ *illustrerer foderoptagelsens regulering udmøntet gennem dyrenes ædeadfærd.*

Der sker imidlertid også en tilpasning af stofskiftet, som gør, at produktionen tilpasses næringsstofstatus og miljøforholdene. I tidlig laktation kan situationen imidlertid også være en anden. Har koen f.eks. fået etableret store fedtdepoter som følge af en uhensigtsmæssig fodring gennem forrige laktation og goldperiode, vil hun alt andet lige mobilisere betydeligt mere fedt fra kropsdepoterne. Dette vil påvirke CNS og nedregulere foderoptagelsen. Sådanne forhold påvirker sygdomsrisikoen (se kapitel 18). Fremtidige systemer, der inkluderer ovennævnte, vil være et trin videre ikke blot i produktionsstyringen men også i sundhedsstyringen.

Til brug i praksis er det svært at se, at modellering på måltidsbasis er relevant – dvs. at inkludere korttidsreguleringen. Her vil modellering på mellemlangt og langt sigt være tilstrækkeligt – dvs. modellering over dage, uger og måneder. Af langt større betydning mener vi, det vil være at sikre, at dyrenes potentiale bliver inkluderet, ikke kun produktionspotentialet men også kropsreserver, i en helhedsorienteret modellering af dyrenes foderoptagelse. En sådan model kan anvendes i såvel produktions-, reproduktions- og sundhedsstyringen.

Endelig håber vi, at der fortsat vil blive forsket i reguleringsmekanismerne – det er forudsætningen for, at vi kan udvikle såvel ideer og modeller for foderoptagelse og stofskifte, men også fremtidens styringssystemer og værktøjer til risikostyring (risk management).

7.15 Referencer

Ahima, R.S. & Hileman, S.M. 2000. Postnatal regulation of hypothalamic neuropeptide expression by leptin: implications for energy balance and body weight regulation. Regul. Pept. 92, 1-7.

Ahren, B. 1998. Glucagon-like peptide-1 (GLP-1): a gut hormone of potential interest in the treatment of diabetes. BioEssays 20, 642-651.

Albright, J.L. 1993. Feeding-behavior of dairy-cattle. J. Dairy Sci. 76, 485-498.

Allen, M.S. 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. J. Anim. Sci. 74, 3063-3075.

Allen, M.S. 2000. Effect of diet on short-term regulation of feed intake by lactating dairy cattle. J. Dairy Sci. 83, 1598-1624.

Allen, M.S. & Mertens, D.R. 1988. Evaluating constraints on fiber digestion by rumen microbes. J. Nutr. 118, 261-270.

Andersen, H.R., Jensen, L.R., Munksgaard, L. & Ingvartsen, K.L. 1997. Influence of floor space allowance and access sites to feed trough on the production of calves and young bulls and on the carcass and meat quality of young bulls. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 47, 48-56.

Anil, M.H. & Forbes, J.M. 1980. Feeding in sheep during intraportal infusions of short-chain fatty acids and the effect of liver denervation. J. Physiol. 298, 407-414.

Anil, M.H. & Forbes, J.M. 1988. The roles of hepatic nerves in the reduction of food-intake as a consequence of intraportal sodium propionate administration in sheep. Quart. J. Exp. Physiol. Cognate Med. Sci. 73, 539-546.

Anil, M.H., Mbanya, J.N., Symonds, H.W. & Forbes, J.M. 1993. Responses in the voluntary intake of hay or silage by lactating cows to intraruminal infusions of sodium acetate, sodium propionate or rumen distension. Brit. J. Nutr. 69, 699-712.

Arase, K., York, D.A., Shimizu, H., Shargill, N. & Bray, G. 1988. Effect of corticotropin releasing factor on food intake and brown adipose tissue thermogenesis in rats. Am. J. Physiol. 255, E255-E259.

Archer, Z.A., Findlay, P.A., Rhind, S.M., Mercer, J.G. & Adam, C.L. 2002. Orexin gene expression and regulation by photoperiod in the sheep hypothalamus. Regul. Pept. 104, 41-45.

Arvaniti, K., Huang, O.L. & Richard, D. 2001. Effects of leptin and corticosterone on the expression of corticotropin-releasing hormone, agouti-related protein, and proopiomelanocortin in the brain of ob/ob mouse. Neuroendocrinology 73, 227-236.

Baile, C.A. & Forbes, J.M. 1974. Control of feed intake and regulation of energy balance in ruminants. Physiol. Rev. 54, 160-201.

Baile, C.A., Mahoney, A.W. & Mayer, J. 1967a. Placement of electrodes in the hypothalamus of goats. J. Dairy Sci. 50, 576-578.

Baile, C.A., Mahoney, A.W. & Mayer, J. 1967b. Preliminary report on hypothalamic hyperphagia in ruminants. J. Dairy Sci. 50, 1851-1854.

Baile, C.A., Mahoney, A.W. & Mayer, J. 1968. Induction of hypothalamic aphagia and adipsia in goats. J. Dairy Sci. 51, 1474-1480.

Baile, C.A. & Martin, H.F. 1971. Hormones and amino acids as possible factors in the control of hunger and satiety in sheep. J. Physiol. 54, 897-905.

Baile, C.A. & Mayer, J. 1968. Effects of intravenous versus intraruminal injections of acetate on feed intake of goats. J. Dairy Sci. 51, 1490-1494.

Baile, C.A. & Mayer, J. 1969. Depression of feed intake of goats by metabolites injected during meals. Am. J. Physiol. 217, 1830-1836.

Baile, C.A., Mayer, J., Mahoney, A.W. & McLaughlin, C. 1969. Hypothalamic hyperphagia in goats and some observations of its effect on glucose utilization rate. J. Dairy Sci. 52, 101-109.

Baile, C.A. & McLaughlin, C.L. 1970. Feed intake of goats during volatile fatty acid injections into four gastric areas. J. Dairy Sci. 53, 1058-1063.

Baile, C.A. & McLaughlin, C.L. 1987. Mechanisms controlling feed intake in ruminants: a review. J. Anim. Sci. 64, 915-922.

Baile, C.A., McLaughlin, C.L. & Della-Fera, M.A. 1986. Role of cholecystokinin and opioid peptides in control of food intake. Physiol. Rev. 66, 172-234.

Barb, C.R., Yan, X., Azain, M.J., Kraeling, R.R., Rampacek, G.B. & Ramsay, T.G. 1998. Recombinant porcine leptin reduces feed intake and stimulates growth hormone secretion in swine. Domest. Anim. Endocrinol. 15, 77-86.

Bareille, N. & Faverdin, P. 1996. Lipid metabolism and intake behavior of dairy cows: effects of intravenous lipid and beta-adrenergic supplementation. J. Dairy Sci. 79, 1209-1220.

Barrachina, M.D., Martinez, V., Wei, J.Y. & Taché, Y. 1997. Leptin-induced decrease in food intake is not associated with changes in gastric emptying in lean mice. Am. J. Physiol. 272, R1007-R1011.

Barry, T.N. 1976. Effects of intraperitoneal injections of dl-methionine on voluntary intake and wool growth of sheep fed sole diets of hay, silage and pasture differing in digestibility. J. Agr. Sci. 86, 141-149.

Baskin, D.G., Figlewicz, D.P., Woods, S.C., Porte Jr., D. & Dorsa, D.M. 1987. Insulin in the brain. Annu. Rev. Physiol. 49, 335-347.

Bauman, D.E. 1992. Bovine somatotropin: review of an emerging animal technology. J. Dairy Sci. 75, 3432-3451.

Bauman, D.E., Eppard, P.J., DeGeeter, M.J. & Lanza, G.M. 1985. Responses of high-producing dairy cows to long-term treatment with pituitary somatotropin and recombinant somatotropin. J. Dairy Sci. 68, 1352-1362.

Baumont, R., Malbert, C.H. & Ruckebusch, Y. 1990. Mechanical stimulation of rumen fill and alimentary behavior in sheep. Anim. Prod. 50, 123-128.

Baura, G.D., Schwartz, M.W., Foster, D.M., Porte, D., Jr., Kahn, S.E., Bergman, R. & Cobelli, C. 1993. Saturable transport of insulin from plasma into the central nervous system in dogs in vivo. A mechanism for regulating insulin delivery to the brain. J. Clin. Invest. 92, 1824-1830.

Bergen, W.G. 1972. Rumen osmolality as a factor in feed intake control of sheep. J. Anim. Sci. 34, 1054-1060.

Berman, A., Folman, Y.M., Maim, M., Mamen, Z., Herz, D., Wolfsen, A. & Graber, Y. 1985. Upper critical temperatures and forced ventilation effects for high-yielding dairy cows in a tropical climate. J. Dairy Sci. 68, 495.

Bernstein, I.L., Taylor, E.M. & Bentson, K.L. 1991. TNF-induced anorexia and learned food aversions are attenuated by area postrema lesions. Am. J. Physiol. 260, R906-R910.

Bhattacharya, A.N. & Warner, R.G. 1968a. Effect of propionate and citrate on depressed feed intake after intraruminal infusions of acetate in dairy cattle. J. Dairy Sci. 51, 1091-1093.

Bhattacharya, A.N. & Warner, R.G. 1968b. Influence of varying rumen temperature on central cooling or warming and on regulation of voluntary feed intake of dairy cattle. J. Anim. Sci. 59, 1481-1489.

Bielefeldt, O.H., Campos, M., Snider, M., Rapin, N., Beskorwayne, T., Popowych, Y., Lawman, M.J., Rossi, A. & Babiuk, L.A. 1989. Effect of chronic administration of recombinant bovine tumor necrosis factor to cattle. Vet. Pathol. 26, 462-472.

Billington, C.J., Briggs, J.E., Grace, M. & Levine, A.S. 1991. Effects of intracerebroventricular injection of neuropeptide Y on energy metabolism. Am. J. Physiol. 260, R321-R327.

Bines, J.A., Jones, P.A. & Napper, D.J. 1973. The effect of a long-term reduction in rumen capacity on the intake of hay by a cow. Proc. Nutr. Soc. 32, 75A-76A.

Bines, J.A. & Morant, S.V. 1983. The effect of body condition on metabolic changes associated with intake of food by the cow. Brit. J. Nutr. 50, 81-89.

Bines, J.A., Suzuki, S. & Balch, C.C. 1969. The quantitative significance of long-term regulation of food intake in the cow. Brit. J. Nutr. 23, 695-704.

Bittencourt, J.C., Presse, F., Arias, C., PETO, C., Vaughan, J., Nahon, J.L., Vale, W. & Sawchenko, P.E. 1992. The melanin-concentrating hormone system of the rat brain - an immunization and hybridization histochemical characterization. J. Comp. Neurol. 319, 218-245.

Block, S.S., Butler, W.R., Ehrhardt, R.A., Bell, A.W., Van Amburg, M.E. & Boisclair, Y.R. 2001. Decreased concentration of plasma leptin in periparturient dairy cows is caused by negative energy balance. J. Endocrinol. 171, 341-350.

Blum, W.F., Englaro, P., Attanasio, A.M., Kiess, W. & Rascher, W. 1998. Human and clinical perspectives on leptin. Proc. Nutr. Soc. 57, 477-485.

Bosch, M.W., Tamminga, S. & Van Bruchem, J. 1991. Dietary and animal factors affecting rumen capacity in dairy cows. Arch. Tierz. 34, 469-481.

Bouissou, M.F. 1970. Role of physical contact in manifestation of hierarchical relationships in cattle - practical consequences. Ann. Zootech. 19, 279-285.

Bouissou, M.F. 1972. Influence of body-weight and presence of horns on social rank in domestic cattle. Anim. Behav. 20, 474-477.

Brazeau, P., Vale, W., Burgus, R., Ling, N., Butcher, M., Rivier, J. & Guillemin, R. 1973. Hypothalamic polypeptide that inhibits the secretion of immunoreactive pituitary growth hormone. Science 179, 77-79.

Brobeck, J.R. 1948. Food intake as a mechanism of temperature regulation. Yale J. Biol. Med. 20, 545-552.

Brodish, R.J., Kuvshinoff, B.W., Fink, A.S., Turkelson, J., McFadden, D.W. & Solomon, T.E. 1994. Intraduodenal acid augments oleic acid (C18)-induced cholecystokinin release. Ann. N. Y. Acad. Sci. 713, 390.

Broster, W.H. & Broster, V.J. 1998. Body score of dairy cows. J. Dairy Res. 65, 155-173.

Buchanan-Smith, J.G. 1990. An investigation into palatability as a factor responsible for reduced intake of silage by sheep. Anim. Prod. 50, 253-260.

Bueno, L., Duranton, A. & Ruckebusch, Y. 1983. Antagonistic effects of naloxone on CCK-octapeptide induced satiety and rumino-reticular hypomotility in sheep. Life Sci. 32, 855-863.

Burritt, E.A. & Provenza, F.D. 1992. Lambs form preferences for nonnutritive flavors paired with glucose. J. Anim. Sci. 70 , 1133-1136.

Butera, P.C. & Beikirch, R.J. 1989. Central implants of diluted estradiol: Independent effects on ingestive and reproductive behaviours of ovariectomized rats. Brain Res. 491, 266-273.

Cai, X.J., Denis, R., Vernon, R.G., Clapham, J.C., Wilson, S., Arch, J.R.S. & Williams, G. 2001. Food restriction selectively increases hypothalamic orexin-B levels in lactating rats. Regul. Pept. 97, 163-168.

Calapai, G., Corica, F., Allegra, A., Corsonello, A., Sautebin, L., De, G.T., Di, R.M., Costantino, G., Buemi, M. & Caputi, A.P. 1998. Effects of intracerebroventricular leptin administration on food intake, body weight gain and diencephalic nitric oxide synthase activity in the mouse. Brit. J. Pharmacol. 125, 798-802.

Campfield, L.A., Smith, F.J., Guisez, Y., Devos, R. & Burn, P. 1995. Recombinant mouse OB protein: evidence for a peripheral signal linking adposity and central neural networks. Science 269, 546-549.

Campling, R.C. 1970. Physical regulation of voluntary intake. In: Phillipson, A.T. (ed.). Physiology of Digestion and Metabolism in Ruminants, Oriel Press, 226-234.

Campling, R.C. & Balch, C.C. 1961. Factors affecting the voluntary feed intake of the cow. 1. Preliminary observations of the effect, on the voluntary intake of hay, of changes in the amount of the reticuloruminal contents. Brit. J. Nutr. 15, 523-530.

Carnegie, A.B., Tulloh, N.M. & Seebeck, R.M. 1969. Developmental growth and body weight loss of cattle .V. Changes in alimentary tract. Aust. J. Agr. Res. 20, 405-415.

Carpenter, R.G. & Grossman, S.P. 1983. Reversable obesity and plasma fat metabolites. Physiol. Behav. 30, 51-55.

Carr, S.B. & Jacobson, D.R. 1967. Intraruminal addition of mass or removal of rumen contents on voluntary intake of bovine. J. Dairy Sci. 50, 1814-1818.

Carter, R.R. & Grovum, W.L. 1990. Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 5. The inhibitory effect of hypertonicity in the rumen. Brit. J. Nutr. 64, 285-299.

Catzeflis, C., Pierroz, D.D., Rohner-Jeanrenaud F., Rivier, J.E., Sizonenko, P.C. & Aubert, M.L. 1993. Neuropeptide Y administered chronically into the lateral ventricle profoundly inhibits both the gonadotropic and the somatotropic axis in intact adult female rats. Endocrinology 132, 224-234.

Chavez, M., Kaiyala, K., Madden, L.J., Schwartz, M.W. & Woods, S.C. 1995. Intraventricular insulin and the level of maintained body weight in rats. Behav. Neurosci. 109, 528-531.

Cheung, C.C., Clifton, D.K. & Steiner, R.A. 1997. Proopiomelanocortin neurons are direct targets for leptin in the hypothalamus. Endocrinology 138, 4489-4492.

Cheung, C.C., Hohmann, J.G., Clifton, D.K. & Steiner, R.A. 2001. Distribution of galanin messenger RNA-expressing cells in murine brain and their regulation by leptin in regions of the hypothalamus. Neuroscience 103, 423-432.

Chilliard, Y., 1989. Long-term effects of recombinant bovine somatotropin (rBST) on dairy cow performance: a review. In: Sejrsen, K., Vestergaard, M., & Neimann-Sørensen, A. (eds.). Use of somatotropin in livestock production, Elsevier Appl. Sci. 61-87.

Chilliard, Y., Bonnet, M., Delavaud, C., Faulconnier, Y., Leroux, C., Djiane, J. & Bocquier, F. 2001. Leptin in ruminants. Gene expression in adipose tissue and mammary gland, and regulation of plasma concentration. Domest. Anim. Endocrinol. 21, 271-295.

Choi, B.R., Palmquist, D.L. & Allen, M.S. 1997. Sodium mercaptoacetate is not a useful probe to study the role of fat in regulation of feed intake in dairy cattle. J. Nutr. 127, 171-176.

Choi, B.R., Palmquist, D.L. & Choi, B.R. 1996. High fat diets increase plasma cholecystokinin and pancreatic polypeptide, and decrease plasma insulin and feed intake in lactating cows. J. Nutr. 126, 2913-2919.

Choung, J.J. & Chamberlain, D.G. 1993. The effects of abomasal infusions of casein or soya-bean-protein isolate on the milk production of dairy cows in mid-lactation. Brit. J. Nutr. 69, 103-115.

Choung, J.J. & Chamberlain, D.G. 1995. Effects of abomasal infusions of sodium caseinate and of casein hydrolysates varying in the relative proportions of peptides and free amino acids on milk production in dairy cows. J. Dairy Sci. 62, 423-429.

Choung, J.J., Chamberlain, D.G., Thomas, P.C. & Bradbury, I. 1990. The effects of intraruminal infusions of urea on the voluntary intake and milk production of cows receiving grass silage diets. J. Dairy Res. 57, 455-464.

Chruickschank, G.J., Poppie, D.P. & Sykes, A.R. 1987. The influence of intraruminal water-filled ballons on pasture intake by grazing sheep. I: Proc. of the 2nd Int. Symposium on the Nutrition of Herbivores, 97-98.

Clancy, M., Wangsness, P.J. & Baumgardt, B.R. 1977. Effect of silage extract on voluntary intake, rumen fluid constituents, and rumen motility. J. Dairy Sci. 60, 580-590.

Clarke, I.J. 2001. Sex and season are major determinants of voluntary food intake in sheep. Reprod. Fertil. Dev. 13, 577-582.

Clarke, I.J., Rao, A., Chilliard, Y., Delavaud, C. & Lincoln, G.A. 2003. Photoperiod effects on gene expression for hypothalamic appetite-regulating peptides and food intake in the ram. Am. J. Physiol. - Regul. Integrat. Comp. Physiol. 284, R101-R115.

Clarke, I.J., Scott, C.J., Rao, A., Pompolo, S. & Barker-Gibb, M.L. 2000. Seasonal changes in the expression of neuropeptide Y and pro-opiomelanocortin mRNA in the arcuate nucleus of the ovariectomized ewe: Relationship to the seasonal appetite and breeding cycles. J. Neuroendocrinol. 12, 1105-1111.

Clark, J.T., Kalra, P.S., Crowley, W.R. & Kalra, S.P. 1984. Neuropeptide Y and human pancreatic polypeptide stimulate feeding behavior in rats. Endocrinology 115, 427-429.

Collier, R.J., Beede, D.K., Thatcher, W.W., Israel, L.A. & Wilcox, C.J. 1982. Influences of environment and its modification on dairy animal health and production. J. Dairy Sci. 65, 2213-2227.

Conrad, H.R., Baile, C.A. & Mayer, J. 1977. Changing meal patterns and suppression of feed intake with increasing amounts of dietary nonprotein nitrogen in ruminants. J. Dairy Sci. 60, 1725-1733.

Costa, A., Poma, A., Martignoni, E., Nappi, G., Ur, E. & Grossman, A. 1997. Stimulation of corticotrophin-releasing hormone release by the obese *(ob)* gene product, leptin, from hypothalamic explants. NeuroReport 8, 1131-1134.

Crawley, J.N. & Corwin, R.L. 1994. Biological actions of cholecystokinin. Peptides 15, 731-755.

Cunningham, M.D., Marz, F.A.R. & Merilan, C.P. 1964. Effect of drinking-water temperature and water consumption of nonlactating dairy cows. J. Dairy Sci. 47, 382-385.

Dado, R.G. & Allen, M.S. 1995. Intake limitations, feeding behavior, and rumen function of cows challenged with rumen fill from dietary fiber or inert bulk. J. Dairy Sci. 78, 118-133.

Dawson, L. & Mayne, C.S. 1995. The effects of either dietary additions or intraruminal infusion of amines and juice extracted from grass silage on the voluntary intake of steers offered grass silage. Anim. Feed Sci. Tech. 56, 119-131.

Dawson, R., Pelleymounter, M.A., Millard, W.J., Liu, S. & Eppler, B. 1997. Attenuation of leptin-mediated effects by monosodium glutamate- induced arcuate nucleus damage. Am. J. Phys. Endocrinol. Metab. 36, E202-E206.

De Jong, A. 1981. Regulation of food intake in the goat. 1-113. 1981. Ph.D. thesis, Univ. Grönningen.

De Rensis, F. & Scaramuzzi, R.J. 2003. Heat stress and seasonal effects on reproduction in the dairy cow - a review. Theriogenology 60, 1139-1151.

Deetz, L.E. & Wangsness, P.J. 1980. Effect of intrajugular administration of insulin on feed intake, plasma glucose and plasma insulin of sheep. J. Nutr. 110, 1976-1982.

Deetz, L.E. & Wangsness, P.J. 1981. Influence of intrajugular administration of insulin, glucagon and propionate on voluntary feed intake of sheep. J. Anim. Sci. 53, 427-433.

Deetz, L.E., Wangsness, P.J., Kavanaugh, J.F. & Griel, L.C. 1980. Effect of intraportal and continuous intra-jugular administration of insulin on feeding in sheep. J. Nutr. 110, 1983-1991.

Della-Fera, M.A. & Baile, C.A. 1980. CCK-octapeptide injected in CSF and changes in feed intake and rumen motility. Physiol. Behav. 24, 943-950.

Della-Fera, M.A. & Baile, C.A. 1981. Peptides with CCK-like activity administration intracranially elicit satiety in sheep. Physiol. Behav. 26, 979-983.

Della-Fera, M.A. & Baile, C.A. 1984. Control of feed intake in sheep. J. Anim. Sci. 59, 1362-1368.

Demarquilly, C. 1973. Chemical composition, fermentation characteristics, digestibility and voluntary feed intake of forage silage compared to initial green forage. Ann. Zootech. 22, 1-35.

Demarquilly, C. & Dulphy, J.P. 1977. Effect of ensiling on feed intake and animal performance. Proc. Int. Meet. Anim Prod. from Temp. Grassl. 53-61.

Dickson, D.P., Barr, G.R., Johnson, L.P. & Wieckert, D.A. 1970. Social dominance and temperament of holstein cows. J. Dairy Sci. 53, 904-&.

Dowden, D.R. & Jacobson, D.R. 1960. Inhibition of appetite in dairy cattle by certain intermediate metabolites. Nature 188, 148-149.

Drewry, M.M., Harris, R.B.S. & Martin, R.J. 1989. The effect of increased adiposity on food intake of juvinile rats. Physiol. Behav. 45, 381-386.

Dube, M.G., Kalra, S.P. & Kalra, P.S. 1999. Food intake elicited by central administration of orexins/hypocretins: identification of hypothalamic sites of action. Brain Res. 842 , 473-477.

Dube, M.G., Xu, B., Crowley, W.R., Kalra, P.S. & Kalra, S.P. 1994. Evidence that neuropeptide Y is a physiological signal for normal food intake. Brain Res. 646, 341-344.

Dulphy, J.P. & Van Os, M. 1996. Control of voluntary intake of precision-chopped silages by ruminants: a review. Reprod. Nutr. Dev. 36, 113-135.

Ebihara, K., Ogawa, Y., Katsuura, G., Numata, Y., Masuzaki, H., Satoh, N., Tamaki, M., Yoshioka, T., Hayase, M., Matsuoka, N., Aizawa, A.M., Yoshimasa, Y. & Nakao, K. 1999. Involvement of agouti-related protein, an endogenous antagonist of hypothalamic melanocortin receptor, in leptin action. Diabetes 48, 2028-2033.

Edwards, C.M.B., Abusnana, S., Sunter, D., Murphy, K.G., Ghatel, M.A. & Bloom, S.R. 1999. The effect of the orexins on food intake: comparison with neuropeptide Y, melanin-concentrating hormone and galanin. J. Endocrinol. 160, R7-R12.

Egan, A.R. 1972. Nutritional status and intake regulation in sheep .7. Control of voluntary intake of 3 diets and responses to intraruminal feeding. Aust. J. Agr. Res. 23, 347-361.

Ehrhardt, R.A., Slepetis, R.M., Bell, A.W. & Boisclair, Y.R. 2001. Maternal leptin is elevated during pregnancy in sheep. Domest. Anim. Endocrinol. 21, 85-96.

Ehrhardt, R.A., Slepetis, R.M., Bell, A.W. & Cherney, D.J.R. 2000. Nutritional regulation of circulating leptin in growing lambs influenced by sex. J. Anim. Sci. 78,

Elsasser, T.H., Caperna, T.J. & Rumsey, T.S. 1995. Endotoxin administration decreases plasma insulin-like growth factor (IGF)-1 and IGF-binding protein-2 in Angus x Hereford steers independent of changes in nutritional intake. J. Endocrinol. 144, 109-117.

Emmans, G.C., Friggens, N.C. & Verkamp, R.F. 1997. Prediction of the food intake of dairy cows. Variation between cows on the same food. Proceedings of the British Society of Animal Sciences Winter Meeting, 6.

Etherton, T.D. & Bauman, D.E. 1998. Biology of somatotropin in growth and lactation of domestic animals. Physiol. Rev. 78, 745-761.

Faggioni, R., Fantuzzi, G., Villa, P., Buurman, W., van, T.L.J. & Ghezzi, P. 1995. Independent down-regulation of central and peripheral tumor necrosis factor production as a result of lipopolysaccharide tolerance in mice. Infect. Immun. 63, 1473-1477.

Faggioni, R., Fuller, J., Moser, A., Feingold, K.R. & Grunfeld, C. 1997. LPS-induced anorexia in leptin-deficient (ob/ob) and leptin receptor-deficient (db/db) mice. Am. J. Physiol. -Regul. Integr. Comp. Physiol. 42, R181-R186.

Fan, W., Boston, B.A., Kesterson, R.A., Hruby, V.J. & Cone, R.D. 1997. Role of melanocortinergic neurons in feeding and the agouti obesity syndrome. Nature 385, 165-168.

Farningham, D.A.H. & Whyte, C.C. 1993. The role of propionate and acetate in the control of food-intake in sheep. Brit. J. Nutr. 70, 37-46.

Faulkner, A. & Martin, P.A. 1997. The concentrations of some gut polypeptides are elevated during lactation in ruminants. Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol. Biol. 118, 563-568.

Faverdin, P. 1999. The effect of nutrients on feed intake in ruminants. Proc. Nutr Soc. 58, 523-531.

Faverdin, P., Baumont, R. & Ingvartsen, K.L., 1995a. Control and prediction of feed intake in ruminants. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M., & Demarquilly, C. (eds.). Recent developments in the nutrition of herbivores, INRA Editions, 95-120.

Faverdin, P., Baumont, R. & Ingvartsen, K.L. 1995b. Control and prediction of forage and diet intake in ruminants. In: Proc. IVth Int. Symp. Nutr. Herbiv. 95-120.

Faverdin, P., Richou, B. & Peyraud, J. 1992. Effects of digestive infusions of volatile fatty acids or glucose on food intake in lactating or dry cows. Ann. Zootech. 41, 93.

Finck, B.N. & Johnson, R.W. 1997. Anorexia, weight loss and increased plasma interleukin-6 caused by chronic intracerebroventricular infusion of interleukin-1beta in the rat. Brain Res. 761, 333-337.

Finck, B.N., Kelley, K.W., Dantzer, R. & Johnson, R.W. 1998. In vivo and in vitro evidence for the involvement of tumor necrosis factor-alpha in the induction of leptin by lipopolysaccharide. Endocrinology 139, 2278-2283.

Finerty, J. 1952. Parabiosis in physiological studies. Physiol. Rev. 32, 277-302.

Foot, J.Z. 1972. A note on the effect of body condition on the voluntary food intake of dried grass wafers by Scottish Blackface ewes. Anim. Prod. 14, 131-134.

Forbes, J.M. 1974. Feeding in sheep modified by intraventricular estradiol and progesterone. Physiol. Behav. 12, 741-747.

Forbes, J.M., 1986. The effects of sex hormones, pregnancy, and lactation on digestion, metabolism, and voluntary food intake. In: Milligan, L.P., Grovum, W.L., & Dobson, A. (eds.). Control of Digestion and Metabolism in Ruminants, Prentice-Hall, 420-435.

Forbes, J.M., 1995a. Physical limitation of feed intake in ruminants and its interactions with other factors affecting intake. In: Engelhardt, W.v., Leonhard-Marek, S., Breves, G., & Giesecke, D. (eds.). Ruminant physiology: digestion, metabolism, growth and reproduction, Ferdinand Enke Verlag, 217-232.

Forbes, J.M. 1995b. Voluntary food intake and diet selection in farm animals. CAB International, 532.

Forbes, J.M. & Provenza, F.D., 2000. Integration of learning and metabolic signals into a theory of dietary choice and food intake. In: Cronjé, P.B. (eds.). Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction, CABI Publishing, 3-19.

Foster, L.A., Ames, N.K. & Emery, R.S. 1991. Food intake and serum insulin responses to intraventricular infusions of insulin and IGF-I. Physiol. Behav. 50, 745-749.

Friend, T.H. & Polan, C.E. 1974. Social rank, feeding behavior, and free stall utilization by dairy-cattle. J. Dairy Sci. 57, 1214-1220.

Friend, T.H., Polan, C.E. & McGilliard, M.L. 1977. Free stall and feed bunk requirements relative to behavior, production and individual feed-intake in dairy-cows. J. Dairy Sci. 60, 108-116.

Friggens, N.C. 2003. Body lipid reserves and the reproductive cycle: towards a better understanding. Livest. Prod. Sci. 83, 219-236.

Frobish, R.A. & Davis, C.L. 1977. Effects of abomasal infusions of glucose and propionate on milk-yield and composition. J. Dairy Sci. 60, 204-209.

Furuse, A., Yang, S.I., Choi, Y.H., Kawamura, N., Takahashi, A. & Okumura, J. 1991. A note on plasma cholecystokinin concentration in dairy cows. Anim. Prod. 53, 123-125.

Geary, N., Le-Sauter, J. & Noh, U. 1993. Glucagon acts in the liver to control spontaneous meal size in rats. Am. J. Physiol. 264, R116-R122.

Geary, N. & Smith, G.P. 1983. Selective hepatic vagotomy blocks pancreatic glucagon's satiety effect. Physiol. Behav. 31, 391-394.

Geary, N.W. & Smidt, G.P. 1982. Pancreatic glucagon and postprandial satiety in the rat. Physiol. Behav. 28, 313-322.

Gibson, J.P. 1984. The effects of frequency of feeding on milk-production of dairy-cattle - an analysis of published results. Anim. Prod. 38, 181-189.

Glowa, J.R., Barrett, J.E., Russell, J. & Gold, P.W. 1992. Effects of corticotropin releasing hormone on appetitive behaviors. Peptides 13, 609-621.

Glowa, J.R. & Gold, P.W. 1991. Corticotropin releasing hormone produces profound anorexigenic effects in rhesus monkeys. Neuropeptides 18, 55-61.

Goatcher, W.D. & Church, D.C. 1970a. Taste responses in ruminants. 1. Reactions of sheep to sugars, saccharin, ethanol and salts. J. Anim. Sci. 30, 777-783.

Goatcher, W.D. & Church, D.C. 1970b. Taste responses in ruminants. 2. Reactions of sheep to acids, quinine, urea and sodium hydroxide. J. Anim. Sci. 30, 784-790.

Goatcher, W.D. & Church, D.C. 1970c. Taste responses in ruminants. 3. Reactions of pygmy goats, normal goats, sheep and cattle to sucrose and sodium chloride. J. Anim. Sci. 31, 364-372.

Goatcher, W.D. & Church, D.C. 1970d. Taste responses in ruminants. 4. Reactions of pygmy goats, normal goats, sheep and cattle to acetic acid and quinine hydrochloride. J. Anim. Sci. 31, 373-382.

Greenhalgh, J.F.D. & Reid, G.W. 1973. The effects of pelleting various diets on intake and digestibility in sheep and cattle. Anim. Prod. 16, 223-233.

Grovum, W.L. 1979. Factors affecting the voluntary intake of food by sheep .2. Role of distension and tactile input from compartments of the stomach. Brit. J. Nutr. 42, 425-436.

Grovum, W.L., 1995. Mechanisms explaining the effect of short chain fatty acids on feed intake in ruminants - osmotic pressure, insulin and glucagon. In: Engelhardt, W.v., Leonhard-Marek, S., Breves, G., & Giesecke, D. (eds.). Ruminant physiology: digestion, metabolism, growth and reproduction, Ferdinand Enke Verlag, 173-198.

Grovum, W.L. & Chapman, H.W. 1988. Factors affecting the voluntary intake of food by sheep .4. The effect of additives representing the primary tastes on sham intakes by oesophageal-fistulated sheep. Brit. J. Nutr. 59, 63-72.

Grummer, R.R., Bertics, S.J., LaCount, D.W., Snow, J.A., Dentine, M.R. & Stauffacher, R.H. 1990. Estrogen induction of fatty liver in dairy cattle. J. Dairy Sci. 73, 1537-1543.

Grunfeld, C., Zhao, C., Fuller, J., Pollock, A., Moser, A., Friedman, J. & Feingold, K.R. 1996. Endotoxin and cytokines induce expression of leptin, the ob gene product, in hamsters. J. Clin. Invest. 97, 2152-2157.

Gunn, I., O'Shea, D. & Bloom, S.R. 1997. Control of appetite - the role of glucagon-like peptide-1 (7-36) amide. J. Mammary Gland Biol. Neopl. 155, 197-200.

Hahn, T.M., Breininger, J.F., Baskin, D.G. & Schwartz, M.W. 1998. Coexpression of Agrp and NPY in fasting-activated hypothalamic neurons. Nat. Neurosci. 1, 271-272.

Halaas, J.L., Boozer, C., Blair-West, J., Fidahusein, N., Denton, D.A. & Friedman, J.M. 1997. Physiological response to long-term peripheral and central leptin infusion in lean and obese mice. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 94, 8878-8883.

Hansen, M.J., Ball, M.J. & Morris, M.J. 2001. Enhanced inhibitory feeding response to alpha-melanocyte stimulating hormone in the diet-induced obese rat. Brain Res. 892, 130-137.

Harding, R. & Leek, B.F. 1972. Rapidly adapting mechanoreceptors in reticulo-rumen which also respond to chemicals. J. Physiol. 223, 32P-33P.

Hasegawa, N., Nishiwaki, A., Sugawara, K. & Ito, I. 1997. The effects of social exchange between two groups of lactating primiparous heifers on milk production, dominance order, behavior and adrenocortical response. Appl. Anim. Behav. Sci. 51, 15-27.

Haynes, A.C., Jackson, B., Overend, P., Buckingham, R.E., Wilson, S., Tadayyon, M. & Arch, J.R.S. 1999. Effects of single and chronic intracerebroventricular administration of the orexins on feeding in the rat. Peptides 20, 1099-1105.

Head, H.H., Thatcher, W.W., Wilcox, C.J. & Bachmann, K.C. 1976. Effect of a synthetic corticoid on milk yield and composition and on blood metabolites and hormones in dairy cows. J. Dairy Sci. 59, 880-888.

Henneberg, U., Munksgaard, L., Kristensen, E.S. & Konggaard, S.P.&.Ø.V., 1986. Malkekoens adfærd og produktion ved forskellig belægning i sengestalde. I: Beretning 613, Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 61 pp.

Henry, B.A. 2003. Links between the appetite regulating systems and the neuroendocrine hypothalamus: Lessons from the sheep. J. Neuroendocrinol. 15, 697-709.

Henry, B.A., Goding, J.W., Alexander, W.S., Tilbrook, A.J., Canny, B.J., Dunshea, F.R., Rao, A., Mansell, A. & Clarke, I.J. 1999. Central administration of leptin to ovariectomized ewes inhibits food intake without affecting the secretion of hormones from the pituitary gland: evidence for a dissociation of effects on appetite and neuroendocrine function. Endocrinology 140, 1175-1182.

Henry, B.A., Goding, J.W., Tilbrook, A.J., Dunshea, F.R. & Clarke, I.J. 2001. Intracerebroventricular infusion of leptin elevates the secretion of luteinising hormone without affecting food intake in long-term food-restricted sheep, but increases growth hormone irrespective of bodyweight. J. Endocrinol. 168, 67-77.

Hermansen, J.E. 1980. Malkekøers optagelse af græsensilage med forskelligt tørstofindhold, fordøjelighed og gæringskvalitet. 499. beretn., Statens Husdyrbrugsforsøg, 57 pp.

Hikosaka, K., Sasaki, Y. & Tsuda, T. 1979. Effects of glucose, insulin and ffa in food-intake in the sheep. Ann. Rech. Vet. 10, 237-239.

Hill, A.G., Jacobson, L., Gonzalez, J., Rounds, J., Majzoub, J.A. & Wilmore, D.W. 1996. Chronic central nervous system exposure to interleukin-beta causes catabolism in the rat. Am. J. Physiol. 271, R1142-R1148.

Ho, L.T., Chern, Y.F. & Lin, M.T. 1989. The hypothalamic-somatostatinergic pathways mediate feeding behavior in the rat. Experientia 45, 161-162.

Hodgson, J. 1971. Hodgson, J., 1971. The development of solid food intake in calvs. 4. The effect of the addition of material to the rumen, on the voluntary food intake. Anim. Prod. 13, 581-592. Anim. Prod. 13, 581-592.

Holder, J.M. 1963. Chemostatic regulation of appetite in sheep. Nature 200, 1074-1075.

Holst, J.J. 1997. Enteroglucagon. Annu. Rev. Physiol. 59, 257-271.

Holter, J.B., West, J.W. & McGilliard, M.L. 1997. Predicting ad libitum dry matter intake and yield of Holstein cows. J. Dairy Sci. 80, 2188-2199.

Holter, J.B., West, J.W., McGilliard, M.L. & Pell, A.N. 1996. Predicting ad libitum dry matter intake and yields of Jersey cows. J. Dairy Sci. 79, 912-921.

Horvath, T.L., Diano, S. & van-den, P.A. 1999. Synaptic interaction between hypocretin (orexin) and neuropeptide Y cells in the rodent and primate hypothalamus: a novel circuit implicated in metabolic and endocrine regulations. J. Neurosci. 19, 1072-1087.

Horvath, T.L., Naftolin, F., Leranth, C., Sahu, A. & Kalra, S.P. 1996. Morphological and pharmacological evidence for neuropeptide Y- Galanin interaction in the rat hypothalamus. Endocrinology 137, 3069-3077.

Hotta, M., Shibasaki, T., Yamauchi, N., Ohno, H., Benoit, R., Ling, N. & Demura, H. 1991. The effects of chronic central administration of corticotropin-pituitary-adrenocortical hormones. Life Sci. 48, 1491.

Houseknecht, K.L. & Portocarrero, C.P. 1998. Leptin and its receptors: regulators of whole-body energy homeostasis. Domest. Anim. Endocrinol. 15, 457-475.

Hwa, J.J., Ghibaudi, L., Williams, P., Witten, M.B., Tedesco, R. & Strader, C.D. 1998. Differential effects of intracerebroventricular glucagon-like peptide-1 on feeding and energy expenditure regulation. Peptides 19, 869-875.

Håkansson, M.L., de Lecea, L., Sutcliffe, J.G., Yanagisawa, M. & Meister, B. 1999. Leptin receptor- and STAT3-immunoreactivities in hypocretin/orexin neurones of the lateral hypothalamus. J. Neuroendocrinol. 11, 653-663.

Håkansson, M.L. & Meister, B. 1998. Transcription factor STAT3 in leptin target neurons of the rat hypothalamus. Neuroendocrinology 68, 420-427.

Igono, M.O., Bjortvedt, G. & Sanfordcrane, H.T. 1992. Environmental profile and critical-temperature effects on milk-production of holstein cows in desert climate. Int. J. Biometeorology 36, 77-87.

Illius, A.W. & Jessop, N.S. 1996. Metabolic constraints on voluntary intake in ruminants. J. Anim. Sci. 74, 3052-3062.

Ingvartsen, K.L. 1992a. A system for prediction of voluntary feed intake in growing cattle and use of feed intake to monitor performance. Ph.D. Thesis, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, 212 pp.

Ingvartsen, K.L. 1992b. Virkning af græsmarksafgrøders konservering og tørstofindhold på ungdyrs foderoptagelse, tilvækst og foderudnyttelse: En oversigt. Beretning 711, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-44.

Ingvartsen, K.L. 1994a. Foderoptagelsessystemet for ungdyr. Revision og videreudvikling af 86/87-systemet. Beretning 724, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-41.

Ingvartsen, K.L. 1994b. Models of voluntary food intake in cattle. Livest. Prod. Sci. 39, 19-38.

Ingvartsen, K.L. & Andersen, H.R. 1993. Space allowance and type of housing for growing cattle: A review of performance and possible relation to neuroendocrine function. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 43, 65-80.

Ingvartsen, K.L. & Andersen, J.B. 2000. Integration of metabolism and intake regulation: a review focusing on periparturient animals. J. Dairy Sci. 83, 1573-1597.

Ingvartsen, K.L., Andersen, H.R. & Foldager, J., 1986. Foderoptagelse hos voksende kvæg. Beretning 614, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-115.

Ingvartsen, K.L., Andersen, H.R. & Foldager, J. 1992a. Effect of sex and pregnancy on feed intake capacity of growing cattle. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 40-46.

Ingvartsen, K.L., Andersen, H.R. & Foldager, J. 1992b. Random variation in voluntary dry matter intake and effect of day length on feed intake capacity in growing cattle. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 121-126.

Ingvartsen, K.L. & Boisclair, Y. 2001. Leptin and the regulation of food intake, energy homeostasis and immunity with special focus on periparturient ruminants. Dom. Anim. Endoc. 21, 215-250.

Ingvartsen, K.L., Danfær, A., Andersen, P.H. & Foldager, J. 1995. Prepartum feeding of dairy cattle: a review of the effect on prepartum metabolism, feed intake, production and health. In: Book of Abstracts of the 46th Annual Meeting of the EAAP, Prague, Czech Republic, 83.

Ingvartsen, K.L., Danfær, A., Andersen P.H. & Foldager. J. 1996. Prepartum feeding of dairy cattle: a review of the effect on periparturient metabolism, feed intake, production and health. Stocarstvo 50, 401-409.

Ingvartsen, K.L., Dewhurst, R.J. & Friggens, N.C. 2003. On the relationship between lactational performance and health: is it yield or metabolic imbalance that cause production diseases in dairy cattle? A position paper. Livest. Prod. Sci. 83, 277-308.

Ingvartsen, K.L., Friggens, N.C. & Faverdin, P. 1999. Food intake regulation in late pregnancy and early lactation. Brit. Soc. Anim. Sci. Occ. Publ. No. 24, 37-54.

Ingvartsen, K.L. & Sejrsen, K. 1995. Effect of immunization against somatostatin (SS) in cattle: a review of performance, carcass composition and possible mode of action. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 45, 124-131.

Inokuchi, A., Oomura, Y. & Nishimura, H. 1984. Effect of intracerebroventricularly infused glucagon on feeding behavior. Physiol. Behav. 33, 397-400.

Jang, M., Mistry, A., Swick, A.G. & Romsos, D.R. 2000. Leptin rapidly inhibits hypothalamic neuropeptide Y secretion and stimulates corticotropin-releasing hormone secretion in adrenalectomized mice. J. Nutr. 130, 2813-2820.

Johnson, R.W. 1998. Immune and endocrine regulation of food intake in sick animals. Domest. Anim. Endocrinol. 15, 309-319.

Johnson, T.R. & Combs, D.K. 1991. Effects of prepartum diet, inert rumen bulk, and dietary polyethylene glycol on dry matter intake of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 74, 933-944.

Johnson, T.R. & Combs, D.K. 1992. Effects of inert rumen bulk on dry matter intake in early and mid-lactation cows fed diets differing in forage content. J. Dairy Sci. 75, 508-519.

Jureus, A., Cunningham, M.J., McClain, M.E., Clifton, D.K. & Steiner, R.A. 2000. Galanin-like peptide (GALP) is a target for regulation by leptin in the hypothalamus of the rat. Endocrinology 141, 2703-2706.

Kadzere, C.T., Murphy, M.R., Silanikove, N. & Maltz, E. 2002. Heat stress in lactating dairy cows: a review. Livest. Prod. Sci. 77, 59-91.

Kato, S., Sasaki, Y. & Tsuda, T. 1979. Food intake and rumen osmolality in sheep. Ann. Rech. Vet. 10, 229-230.

Kennedy, G.C. 1953. The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. Proc. Royal Soc., Ser. B 139, 578-592.

Kennedy, P.M. & Christopherson, L.P. 1976. The effect of cold exposure of sheep on digestion, rumen turn over time and efficiency of microbial synthesis. Brit. J. Nutr. 36, 231.

Kennedy, P.M., Christopherson, R.J. & Milligan, L.P. 1986. Digestive responses to cold. In: Control of digestion and metabolism in ruminants, 10-9-2084, Proc. Sixth Int. Symp. Ruminant Physiol., Banff, Canada, 285-306.

Kennedy, P.M. & Milligan, L.P. 1978. The effect of cold exposure of sheep on digestion, microbial synthesis and nitrogen transformation in sheep. Brit. J. Nutr. 39, 105-117.

Kondo, S., Sekine, J., Okubo, M. & Asahida, Y. 1989. The effect of group-size and space allowance on the agonistic and spacing behavior of cattle. Appl. Anim. Behav. Sci. 24, 127-135.

Konggaard, S.P. & Krohn, C.C. 1978. Undersøgelser over fodероptagelse og social adfærd hos gruppefodrede køer i løsdrift. III. Første kalvs køer i gruppe for sig eller i gruppe med ældre køer. Beretning 469, Statens Husdyrbrugsforsøg, 30 pp.

Koylu, E.O., Couceyro, P.R., Lambert, P.D., Ling, N.C., DeSouza, E.B. & Kuhar, M.J. 1997. Immunohistochemical localization of novel CART peptides in rat hypothalamus, pituitary and adrenal gland. J. Neuroendocrinol. 9, 823-833.

Krahn, D.D., Gosnell, B.A., Grace, M. & Levine, A.S. 1986. CRF antagonist partially reverses CRF- and stress-induced effects on feeding. Brain Res. Bul. 17, 285-289.

Kristensen, P., Judge, M.E., Thim, L., Ribel, U., Christiansen, K.N., Wulff, B.S., Clausen, J.T., Jensen, P.B., Madsen, O.D., Vrang, N., Larsen, P.J. & Hastrup, S. 1998. Hypothalamic CART is a new anorectic peptide regulated by leptin. Nature 393, 72-76.

Kristensen, V.F. 1995. Forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer. Intern rapport 61, Statens Husdyrbrugsforsøg, 1-28.

Kristensen, V.F. & Ingvartsen, K.L. 1985. Variations in voluntary feed intake in cattle related to animal factors. Dairy cows. In: 36th Annual Meeting of the EAAP, Kallithea, Greece, 302-303.

Krohn, C.C. & Konggaard, S.P. 1986. Malkekoens optagelse af forskellige fodermidler ved selvvalg eller tildelt som fuldfoder. In: Beretning 626, Statens Husdyrbrugsforsøg, 1-31.

Kyrkouli, S.E., Stanley, B.G. & Leibowitz, S.F. 1986. Galanin: stimulation of feeding induced by medial hypothalamic injection of this novel peptide. Eur. J. Pharmacol. 122, 159-160.

Langhans, W. 1996a. Bacterial products and the control of ingestive behavior: clinical implications. Nutr. 12, 303-315.

Langhans, W. 1996b. Metabolic and glucostatic control of feeding. Proc. Nutr. Soc. 55, 497-515.

Langhans, W., Savoldelli, D. & Weingarten, S. 1993. Comparison of the feeding responses to bacterial lipopolysaccharide and interleukin-1β. Physiol. Behav. 53, 643-649.

Langhans, W. & Scharrer, E. 1987. Evidence for a vagally mediated satiety signal derived from hepatic fatty acid oxidation. J. Auton. Nervous Sys. 18, 13-18.

Langhans, W., Ziegler, U., Scharrer, E. & Geary, N.W. 1982. Stimulation of feeding rats by intraperitoneal injections of antibodies to glucagon. Science 218, 894-896.

Leek, B.F. 1986. Sensory recptors in the ruminant alimentary tract. In: Control of Digestion and Metabolism in Ruminants, 10-9-0084, Proc. Sixth Int. Symp. Ruminant Physiol., Banff, Canada, 3-17.

Leek, B.F. & Harding, R.H., 1975. Sencory nervous receptors in the ruminant stomach and the reflex control of reticulo-ruminal motility. In: McDonald, I.W. & Warner, A.I.C. (eds.). Univ. of New England, 60-76.

Leuvenink, H.G.D., Bleumer, E.J.B., Bongers, L.J.G.M., vanBruchem, J. & vanderHeide, D. 1997. Effect of short-term propionate infusion on feed intake and blood parameters in sheep. Am. J. Physiol. Endocrinol. Met. 35, E997-E1001.

Levine, A.S., Rogers, B., Kneip, J., Grace, M. & Morley, J.E. 1983. Effect of centrally administered corticotropin releasing factor (CRF) on multiple feeding paradigms. Neuropharmacology 22, 337-339.

Levine, A.S. & Morley, J.E. 1982. Peripherally administered somatostatin reduces feeding by a vagal mediated mechanism. Pharmacol. Biochem. Behav. 16, 897-902.

Liddle, R.A. 1995. Regulation of cholecystokinin secretion by intraluminal releasing factors. Am. J. Physiol. 269, G319-G327.

Liddle, R.A. 1997. Cholecystokinin cells. Annu. Rev. Physiol. 59, 221-242.

Lin, M.T., Chen, Y.F. & Ho, L.T. 1987. Hypothalamic involvement in the hyperglycemia and satiety actions of somatostatin in rats. Neuroendocrinol. 45, 62-67.

Lippke, H. 2003. Digestability and volatile fatty acids in steers and wethers at 21 and 32 C ambient temperature. J. Dairy Sci. 58, 1860-1864.

Lopez, M., Seoane, L., Garcia, M.C., Lago, F., Casanueva, F.F., Senaris, R. & Dieguez, C. 2000. Leptin regulation of prepro-orexin and orexin receptor mRNA levels in the hypothalamus. Biochem. Biophys. Res. Comm. 269, 41-45.

Lotter, E., Krinsky, R., McKay, J.M., Treneer, C., Porte, D. & Woods, S. 1981. Somatostatin decreases food intake of rats and baboons. J. Comp. Physiol. Psych. 95, 278-287.

Luheshi, G.N., Gardner, J.D., Rushforth, D.A., Loudon, A.S. & Rothwell, N.J. 1999. Leptin actions on food intake and body temperature are mediated by IL-1. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 96, 7047-7052.

Malbert, C.H. & Ruckebusch, Y. 1986. Hyperphagia induced by pylorectomy in sheep. Physiol. Behav. 45, 495-499.

Manning, R., Alexander, G.I., Kreuger, H.M. & Bogart, R. 1959. The effect of intravenoius glucose injections on appetite in adult ewes. Am. J. Vet. Res. 20, 242-246.

Manson, F.J. & Appleby, M.C. 1990. Spacing of dairy-cows at a food trough. Appl. Anim. Behav. Sci. 26, 69-81.

Martin, F.H. & Baile, C.A. 1970. Rumen wall anesthesia and feed intake of goats. J. Anim. Sci. 29, 173.

Martin, F.H. & Baile, C.A. 1972. Feed intake of goats and sheep following acetate or propionate injections into rumen, ruminal pouches, and abomasum as affected by local anesthetics. J. Dairy Sci. 55, 606-613.

Martin, J.R., Novin, D. & Vanderweele, D.A. 1978. Loss of glucagon suppression of feeding following vagotomy in rats. Am. J. Physiol. 234, E314-E318.

Mashek, D.G., Norup, L.R., Andersen, J.B. & Ingvartsen, K.L. 2002. Effects of 4-day hyperinsulinemic-euglycemic clamps during early and mid-lactation on milk yield, milk composition, feed intake, and energy balance. Livest. Prod. Sci. 77, 241-251.

Mastronardi, C.A., Yu, W.H., Rettori, V. & McCann, S. 2000. Lipopolysaccharide-induced leptin release is not mediated by nitric oxide, but is blocked by dexametbasone. Neuroimmunomodul. 8, 91-97.

Matson, C.A., Reid, D.F., Cannon, T.A. & Ritter, R.C. 2000. Cholecystokinin and leptin act synergistically to reduce body weight. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 278, R882-R890.

Mbanya, J.N., Anil, M.H. & Forbes, J.M. 1993. The voluntary intake of hay and silage by lactating cows in response to ruminal infusion of acetate or propionate, or both, with or without distension of the rumen by a balloon. Brit. J. Nutr. 69, 713-720.

McCann, J.P., Bergman, E.N. & Beermann, D.H. 1992. Dynamic and static phases of severe dietary obesity in sheep: food intakes, endocrinology and carcass and organ chemical composition. J. Nutr. 122, 496-505.

McGowan, M.K., Andrews, K.M. & Grossman, S.P. 1992. Chronic intrahypothalamic infusions of insulin or insulin antibodies alter body weight and food intake in the rat. Physiol. Behav. 51, 753-766.

McHugh, K.J., Collins, S.M. & Weingarten, H.P. 1994. Central interleukin-1 receptor contributes to suppression of feeding after acute colitis in the rat. Am. J. Physiol. 266, R1659-R1663.

McLaughlin, C.L., Rogan, G.J., Tou, J., Baile, C.A. & Joy, W.D. 1992. Food intake and body temperature responses of rats to recombinant human interleukin-1β and a tripeptide interleukin-1β antagonist. Physiol. Behav. 52, 1155-1160.

McLeod, D.S. & Wilkins, R.J. 1970. Effect of intraruminal feeding on intake of silage. J. Agr. Sci. 75, 559-564.

McMinn, J.E., Seeley, R.J., Wilkinson, C.W., Havel, P.J., Woods, S.C. & Schwartz, M.W. 1998. NPY-induced overfeeding suppresses hypothalamic NPY mRNA expression: potential roles of plasma insulin and leptin. Regul. Pept. 75-76, 425-431.

Meeran, K., O'Shea, D., Edwards, C.M.B., Turton, M.D., Heath, M.M., Gunn, I., Abusnana, S., Rossi, M., Small, C.J., Goldstone, A.P., Taylor, G.M., Sunter, D., Steere, J., Choi, S.J., Ghatei, M.A. & Bloom, S.R. 1999. Repeated intracerebroventricular administration of glucagon-like peptide-1-(7-36) amide or exendin-(9-39) alters body weight in the rat. Endocrinology 140, 244-250.

Menzi, W.J. & Chase, L.E. 1994. Feeding behavior of cows housedin free stall barns. Am. Soc. Agr. Eng., St. Josef, 829-831.

Mercer, J.G., Hoggard, N., Williams, L.M., Lawrence, C.B., Hannah, L.T., Morgan, P.J. & Trayhurn, P. 1996. Coexpression of leptin receptor and preproneuropeptide Y mRNA in arcuate nucleus of mouse hypothalamus. J. Neuroendocrinol. 8, 733-735.

Mertens, D.R. 1987. Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. J. Anim. Sci. 64, 1548-1558.

Mertens, D.R. 1994. Regulation of forage intake. In: Fahey, G.C., Collins, M., Mertens, D.R., & Moser, L.E. (eds.). Forage quality, evaluation, and utilization, Am. Soc. Agron. 450-493.

Miner, J.L., Della-Fera, M.A., Paterson, J.A. & Baile, C.A. 1989. Lateral cerebroventricular injection of neuropeptide Y stimulates feeding in sheep. Am. J. Physiol. 257, R383-R387.

Mistry, A.M., Swick, A.G. & Romsos, D.R. 1997. Leptin rapidly lowers food intake and elevates metabolic rates in lean and ob/ob mice. J. Nutr. 127, 2065-2072.

Mizuno, T.M., Kleopoulos, S.P., Bergen, H.T., Roberts, J.L., Priest, C.A. & Mobbs, C.V. 1998. Hypothalamic pro-opiomelanocortin mRNA is reduced by fasting and [corrected] in ob/ob and db/db mice, but is stimulated by leptin [published erratum appears in Diabetes 1998 Apr;47(4):696]. Diabetes 47, 294-297.

Mizuno, T.M. & Mobbs, C.V. 1999. Hypothalamic agouti-related protein messenger ribonucleic acid is inhibited by leptin and stimulated by fasting. Endocrinology 140, 814-817.

Mondal, M.S., Nakazato, M., Date, Y., Murakami, N., Yanagisawa, M. & Matsukura, S. 1999. Widespread distribution of orexin in rat brain and its regulation upon fasting. Biochem. Biophys. Res. Comm. 256, 495-499.

Montgomery, M.J., Schultz, L.H. & Baumgardt, B.R. 1963. Effect of intraruminal infusion of volatile fatty acids and lactic acid on voluntary hay intake. J. Dairy Sci. 46, 1380-1384.

Mook, D.G., Kenny, N.J., Roberts, S., Nussbaum, A.I. & Rodier, W.I. 1972. Ovarian-adrenal interaction in regulation of body weight by femaile rats. J. Comp. Physiol. Psych. 81, 198-211.

Morimoto, I., Yamamoto, S., Kai, K., Fujihira, T., Morita, E. & Eto, S. 2000. Centrally administered murine-leptin stimulates the hypothalamus-pituitary-adrenal axis through arginine- vasopressin. Neuroendocrinology 71, 366-374.

Morley, J.E. 1990. Appetite regulation by gut peptides. Annu. Rev. Nutr. 10, 383-395.

Morley, J.E., Alshaher, M.M., Farr, S.A., Flood, J.F. & Kumar, V.B. 1999. Leptin and neuropeptide Y (NPY) modulate nitric oxide synthase: further evidence for a role of nitric oxide in feeding. Peptides 20, 595-600.

Morley, J.E. & Levine, A.S. 1982. Corticotropin-releasing factor, grooming and ingestive behavior. Life Sci. 31, 1459-1464.

Morrison, C.D., Daniel, J.A., Holmberg, B.J., Djiane, J., Raver, N., Gertler, A. & Keisler, D.H. 2001. Central infusion of leptin into well-fed and undernourished ewe lambs: effects on feed intake and serum concentrations of growth hormone and luteinizing hormone. J. Endocrinol. 168, 317-324.

Muir, L.A., Hibbs, J.W., Conrad, H.R. & Smith, K.L. 1972. Effect of estrogen and progesterone on feed intake and hydroxyproline excretion following induced hypocalcemia in dairy cows. J. Dairy Sci. 31, 145-148.

Murphy, M.R., Geijsel, A.P., Hall, E.C. & Shanks, R.D. 1997. Dietary variety via sweetening and voluntary feed intake of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 80, 894-897.

Nandra, K.S., Hendry, A. & Dobos, R.C. 1993. A study of voluntary intake and digestibility of roughages in relation to their degradation characteristics and retention time in the rumen. Anim. Feed Sci. Technol. 43, 227-237.

Nombekela, S.W., Murphy, M.R., Gonyou, H.W. & Marden, J.I. 1994. Dietary preferences in early lactation cows as affected by primary tastes and some common feed flavors. J. Dairy Sci. 77, 2393-2399.

Oba, M. & Allen, M.S. 2003a. Dose-response effects of intrauminal infusion of propionate on feeding behavior of lactating cows in early or midlactation. J. Dairy Sci. 86, 2922-2931.

Oba, M. & Allen, M.S. 2003b. Effects of intraruminal infusion of sodium, potassium, and ammonium on hypophagia from propionate in lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 86, 1398-1404.

Oba, M. & Allen, M.S. 2003c. Extent of hypophagia caused by propionate infusion is related to plasma glucose concentration in lactating dairy cows. J. Nutr. 133, 1105-1112.

Oba, M. & Allen, M.S. 2003d. Hypophagic effects of ammonium are greater when infused with propionate compared with acetate in lactating dairy cows. J. Nutr. 133, 1100-1104.

Oba, M. & Allen, M.S. 2003e. Intraruminal infusion of propionate alters feeding behavior and decreases energy intake of lactating dairy cows. J. Nutr. 133, 1094-1099.

Ohtaki, T., Kumano, S., Ishibashi, Y., Ogi, K., Matsui, H., Harada, M., Kitada, C., Kurokawa, T., Onda, H. & Fujino, M. 1999. Isolation and cDNA cloning of a novel galanin-like peptide (GALP) from porcine hypothalamus. J. Biol. Chem. 274, 37041-37045.

Olofsson, J. 1999. Competition for total mixed diets fed for ad libitum intake using one or four cows per feeding station. J. Dairy Sci. 82, 69-79.

Orskov, C., Poulsen, S.S., Moller, M. & Holst, J.J. 1996. Glucagon-like peptide I receptors in the subfornical organ and the area postrema are accessible to circulating glucagon-like peptide I. Diabetes 45, 832-835.

Os, M.v., Dulphy, J.P. & Baumont, R. 1995a. The influence of ammonia and amines on grass silage intake and intake behaviour in dairy cows. Ann. Zootech. 44, 73-85.

Os, M.v., Dulphy, J.P. & Baumont, R. 1995b. The effect of protein degradation products in grass silages on feed intake and intake behaviour in sheep. Brit. J. Nutr. 73, 51-64.

Palmiter, R.D., Erickson, J.C., Hollopeter, G., Baraban, S.C. & Schwartz, M.W. 1998. Life without neuropeptide Y. Recent. Progress Horm. Res. 53, 163-199.

Peters, R.R., Chapin, L.T., Leining, K.B. & Tucker, H.A. 1980. Supplemental lighting stimulates growth and lactation in cattle. J. Anim. Sci. 51, 1153.

Phillip, L.E., Buchanan-Smith, J.G. & Grovum, W.L. 1981. Effects of infusing the rumen with acetic-acid and nitrogenous constituents in maize silage extracts on food-intake, ruminal osmolality and blood acid-base-balance in sheep. J. Agr. Sci. 96, 429-438.

Plata-Salaman, C.R. 1994. Meal patterns in response to the intracerebroventricular administration of interleukin-1 beta in rats. Physiol. Behav. 55, 727-733.

Plata-Salaman, C.R. 1998. Cytokine-induced anorexia. Behavioral, cellular, and molecular mechanisms. Ann. N. Y. Acad. Sci. 856, 160-170.

Plata-Salaman, C.R. & Borkoski, J.P. 1993. Centrally administered bacterial lipopolysaccharide depresses feeding in rats. Pharmacol. Biochem. Behav. 46, 787-791.

Plata-Salaman, C.R. & French-Mullen, J.M.H. 1992. Intracerebroventricular administration of a specific IL-1 receptor antagonist blocks food and water intake suppression induced by interleukin-1 beta. Physiol. Behav. 51, 1277-1279.

Plata-Salaman, C.R. & Oomura, Y. 1986. Effect of intra-third ventricular administration of insulin on food intake after food deprivation. Physiol. Behav. 37, 735-739.

Plata-Salaman, C.R., Oomura, Y. & Kai, Y. 1988. Tumor necrosis factor and interleukin-1 beta: suppression of food intake by direct action in the central nervous system. Brain Res. 448, 106-114.

Plata-Salaman, C.R., Sonti, G., Borkoski, J.P., Wilson, C.D. & French-Mullen, J.M.H. 1996. Anorexia induced by chronic central administration of cytokines at estimated pathophysiological concentrations. Physiol. Behav. 60, 867-875.

Polonsky, K.S., Given, B.D. & Van Cauter, E. 1988. Twenty-four-hour profiles and pulsatile patterns of insulin secretion in normal and obese subjects. J. Clin. Invest. 81, 442-448.

Porte, D., Jr. & Woods, S.C. 1981. Regulation of food intake and body weight by insulin. Diabetologia 20, 274-280.

Priyanti, A., Inounu, I. & Tiesnamurti, B. 1996. Use of the FecJF gene in developing commercial sheep farming: economic analysis. Pemanfaatan gen FecJF dalam pengembangan usaha ternak domba untuk tujuan komersial: analisis ekonomi 2, 1-10.

Provenza, F.D. 1995. Role of learning in food preferences of ruminants: Greenhalg and Reid revisited. In: Engelhardt, W.v., Leonhard-Marek, S., Breves, G., & Giesecke, D. (eds.). Ruminant physiology: digestion, metabolism, growth and reproduction, Ferdinand Enke Verlag, 233-247.

Qu, D.Q., Ludwig, D.S., Gammeltoft, S., Piper, M., Pelleymounter, M.A., Cullen, M.J., Mathes, W.F., Przypek, J., Kanarek, R. & MaratosFlier, E. 1996. A role for melanin-concentrating hormone in the central regulation of feeding behaviour. Nature 380, 243-247.

Rhind, S.M., Archer, Z.A. & Adam, C.L. 2002. Seasonality of food intake in ruminants: recent developments in understanding. Nutr. Res. Rev. 15, 43-65.

Richard, D. 1998. Involvement of corticotropin-releasing factor in the control of food intake and energy expenditure. Ann. N. Y. Acad. Sci. 697, 155-172.

Riedy, C.A., Chavez, M. & Woods, S.C. 1995. Central insulin enhances sensitivity to chelecystokinin. Physiol. Behav. 58, 755-760.

Rohner-Jeanrenaud, F., Cusin, I., Sainsbury, A., Zakrzewska, K.E. & Jeanrenaud, B. 1996. The loop system between neuropeptide Y and leptin in normal and obese rodents. Horm. Metab. Res. 28, 642-648.

Rook, A.J., Dhanoa, M.S. & Gill, M. 1990a. Prediciton of the voluntary intake of grass silages by beef cattle. 3. Precision of alternative prediction models. Anim. Prod. 50, 455-466.

Rook, A.J., Dhanoa, M.S. & Gill, M. 1990b. Prediction of the voluntary intake of grass silages by beef cattle. 2. Principal component and ridge regression analyses. Anim. Prod. 50, 439-454.

Rook, A.J. & Gill, M. 1990. Prediction of the voluntary intake of grass silages by beef cattle. 1. Linear regression analyses. Anim. Prod. 50, 425-438.

Rook, J.A.F., Campling, R.C., Balch, C.C. & Fisher, L.J. 1963. Utilization of acetic, propionic and butyric acids by growing heifers. Brit. J. Nutr. 17, 399-401.

Rossi, M., Kim, M.S., Morgan, D.A., Small, C.J., Edwards, C.M.B., Sunter, D., Abusnana, S., Goldstone, A.P., Russell, S.H., Stanley, S.A., Smith, D.M., Yagaloff, K., Ghatei, M.A. & Bloom, S.R. 1998. A C-terminal fragment of Agouti-related protein increases feeding and antagonizes the effect of alpha-melanocyte stimulating hormone in vivo. Endocrinol. Phil. 139, 4428-4431.

Ruckebusch, Y. & Malbert, C.H. 1986. Stimulation and inhibition of food intake in sheep by centrally-administered hypothalamic releasing factors. Life Sci. 38, 929-934.

Ruckebusch, Y., Phaneuf, L. & Dunlop, R. (eds.) 1991. Physiology of small and large animals. D.C. Decker Inc., 1-672.

Sahu, A. 1998a. Evidence suggesting that galanin (GAL), melanin-concentrating hormone (MCH), neurotensin (NT), proopiomelanocortin (POMC) and neuropeptide Y (NPY) are targets of leptin signaling in the hypothalamus. Endocrinology 139, 795-798.

Sahu, A. 1998b. Leptin decreases food intake induced by melanin-concentrating hormone (MCH), galanin (GAL) and neuropeptide Y (NPY) in the rat. Endocrinology 139, 4739-4742.

Sahu, A., Kalra, P.S. & Kalra, S.P. 1988. Food deprivation and ingestion induce reciprocal changes in neuropeptide Y concentrations in the paraventricular nucleus. Peptides 9, 83-86.

Sakurai, T., Amemiya, A., Ishii, M., Matsuzaki, I., Chemelli, R.M., Tanaka, H., Williams, S.C., Richardson, J.A., Kozlowski, G.P., Wilson, S., Arch, J.R., Buckingham, R.E., Haynes, A.C., Carr, S.A., Annan, R.S., McNulty, D.E., Liu, W.S., Terrett, J.A., Elshourbagy, N.A., Bergsma, D.J. & Yanagisawa, M. 1998. Orexins and orexin receptors: a family of hypothalamic neuropeptides and G protein-coupled receptors that regulate feeding behavior. Cell 92, 573-585.

Sarraf, P., Frederich, R.C., Turner, E.M., Ma, G., Jaskowiak, N.T., Rivet, D.J., Flier, J.S., Lowell, B.B., Fraker, D.L. & Alexander, H.R. 1997. Multiple cytokines and acute inflammation raise mouse leptin levels: Potential role in inflammatory anorexia. J. Exp. Med. 185, 171-175.

Sartin, J.L., Dyer, C., Matteri, R., Buxton, D., Buonomo, F., Shores, M., Baker, J., Osborne, J.A., Braden, T. & Steele, B. 2001. Effect of intracerebroventricular orexin-B on food intake in sheep. J. Anim. Sci. 79, 1573-1577.

Satoh, N., Ogawa, Y., Katsuura, G., Tsuji, T., Masuzaki, H., Hiraoka, J., Okazaki, T., Tamaki, M., Hayase, M., Yoshimasa, Y., Nishi, S., Hosoda, K. & Nakao, K. 1997. Pathophysiological significance of the *obese* gene product, leptin, in ventromedial hypothalamus (VMH)-lesioned rats: evidence for loss of its satiety effect in VMH-lesioned rats. Endocrinology 138, 947-954.

Scharrer, E. & Langhans, W. 1986. Control of food intake by fatty acid oxidation. Am. J. Physiol. 250, R1003-R1006.

Schick, R.R., Schusdziarra, V., Yaksh, T.L. & Go, V.L. 1994. Brain regions where cholecystokinin exerts its effect on satiety. Ann. N. Y. Acad. Sci. 713, 242-254.

Schobitz, B., Pezeshki, G., Pohl, T., Hemmann, U., Heinrich, P.C., Holsboer, F. & Reul, J.M. 1995. Soluble interleukin-6 (IL-6) receptor augments central effects of IL-6 in vivo. FASEB J. 9, 659-664.

Schulman, J.L., Carleton, J.L., Whitney, G. & Whitehorn, J.C. 1957. Effect of glucagon on food intake and body weight in man. J. Appl. Physiol. 11, 419-421.

Schwartz, M.W., Marks, J.L., Sipols, A.J., Baskin, D.G., Woods, S.C., Kahn, S.E. & Porte, D. 1991. Central insulin administration reduces neuropeptide Y mRNA expression in the arcuate nucleus of food-deprived lean (Fa/Fa) but not obese (fa/fa) Zucker rats. Endocrinology 128, 2645-2647.

Schwartz, M.W., Seeley, R.J., Campfield, L.A., Burn, P. & Baskin, D.G. 1996. Identification of targets of leptin action in rat hypothalamus. J. Clin. Invest. 98, 1101-1106.

Schwartz, M.W., Seeley, R.J., Woods, S.C., Weigle, D.S., Campfield, L.A., Burn, P. & Baskin, D.G. 1997. Leptin increases hypothalamic pro-opiomelanocortin mRNA expression in the rostral arcuate nucleus. Diabetes 46, 2119-2123.

Schwartz, M.W., Sipols, A., Kahn, S.E., Lattemann, D.F., Taborsky-GJ, J., Bergman, R.N., Woods, S.C. & Porte, D. 1990. Kinetics and specificity of insulin uptake from plasma into cerebrospinal fluid. Am. J. Physiol. 259, E378-E383.

Seoane, J.R. & Baile, C.A. 1972. Effects of intraventricular (3 ventricle) injections of 2-deoxy-D-glucose, glucose and xylose on feeding behavior of sheep. Physiol Behav. 9, 423-428.

Shaver, R.D., Satter, L.D. & Jorgensen, N. 1988. Impact of forage fiber content on digestion and digesta passage in lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 71, 1556-1565. J. Dairy Sci. 71, 1556-1565.

Silver, A.J. & Morley, J.E. 1991. Role of CCK in regulation of food intake. Prog. Neurobiol. 36, 23-34.

Simkins, K.L., Suttie, J.W. & Baumgardt, B.R. 1965a. Regulation of food intake in ruminants .3. Variation in blood and rumen metabolites in relation to food intake. J. Dairy Sci. 48, 1629-1634.

Simkins, K.L., Suttie, J.W. & Baumgardt, B.R. 1965b. Regulation of food intake in ruminants .4. Effect of acetate propionate butyrate and glucose on voluntary food intake in dairy cattle. J. Dairy Sci. 48, 1635-1642.

Singer-Koegler, L.K., Magluyan, P. & Ritter, S. 1996. The effects of low-, medium-, and high-fat diets on 2-deoxy-D-glucose- and mercaptoacetate-induced feeding. Physiol. Behav. 60, 321-323.

Skovborg, E.B. & Andersen, P.E., 1973. Konserverede græsmarksafgrøder til malkekøer. II. 4.beretn. Fællesudvalget for Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, København, 46 pp.

Small, C.J., Kim, M.S., Stanley, S.A., Mitchell, J.R.D., Murphy, K., Morgen, D.G.A., Ghatei, M.A. & Bloom, S.R. 2001. Effects of chronic central nervous system administration of agouti-related protein in pair-fed animals. Diabetes 50, 248-254.

Smith, B.K. & Kluger, M.J. 1993. Anti TNFantibodies normalized body temperature and enhanced food intake in tumor-bearing rats. Am. J. Physiol. 248, R615-R619.

Smith, G.P. & Gibbs, J. 1994. Satiating effect of cholecystokinin. Ann. N. Y. Acad. Sci. 713, 236-241.

Spencer, G.S.G. 1986. Immuno-neutralization of somatostatin and its effect on animal production. Domest. Anim. Endocrinol. 3, 55-68.

Spencer, G.S.G. & Fadlalla, A.M., 1989. Effect of intracerebroventricular administration of anti-somatostatin serum on the regulation of appetite in sheep. In: Boda, K. (eds.). Endocrinology of farm animals, Kosice, Prague, Czech Republic, 51-54.

Stanley, B.G., Kyrkouli, S.E., Lampert, S. & Leibowitz, S.F. 1986. Neuropeptide Y chronically injected into the hypothalamus: a powerful neurochemical inducer of hyperphagia and obesity. Peptides 7, 1189-1192.

Stanley, S.A., Small, C.J., Murphy, K.G., Rayes, E., Abbott, C.R., Seal, L.J., Morgan, D.G.A., Sunter, D., Dakin, C.L., Kim, M.S., Hunter, R., Kuhar, M., Ghatei, M.A. & Bloom, S.R. 2001. Actions of cocaine- and amphetamine-regulated transcript (CART) peptide on regulation of appetite and hypothalamo-pituitary axes in vitro and in vivo in male rats. Brain Res. 893, 186-194.

Steen, R.W.J., Gordon, F.J., Mayne, C.S., Poots, R.E., Kilpatrick, D.J., Unsworth, E.F., Barnes, R.J., Porter, M.G. & Pippard, C.J. 1995. Prediction of the intake of grass silage by cattle. In: Garnsworthy, P.C. & Cole, D.J.A. (eds.). Prediction of the intake of grass silage by cattle, 67-89.

Stensig, T. 1992. Anvendelse af nedbrydningsprofiler for tørstof og cellevægskulhydrater til beskrivelse af fordøjelighed og ad libitum foderoptagelse hos kvæg. Hovedopgave i kvægproduktion, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København, 96 pp.

Stensig, T. & Robinson, P.H. 1997. Digestion and passage kinetics of forage fiber in dairy cows as affected by fiber-free concentrate in the diet. J. Dairy Sci. 80, 1339-1352.

Stensig, T., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1998. Digestion and passage kinetics of fibre in dairy cows as affected by the proportion of wheat starch or sucrose in the diet. Acta Agr. Scand., Sect A, Animal Sci. 48, 129-140.

Stensig, T., Weisbjerg, M.R., Madsen, J. & Hvelplund, T. 1994. Estimation of voluntary feed intake from in sacco degradation and rate of passage of DM or NDF. Livest. Prod. Sci. 39, 49-52.

Stephens, T.W., Basinski, M., Bristow, P.K., Bue-Valleskey, J., Burgett, S.G., Craft, L., Hale, J., Hoffmann, J., Hsiung, H.M., Kriauciunas, A., MacKellar, W., Rosteck, P.R.Jr., Schoner, B., Smith, D., Tinsley, F.C., Zhang, X.-Y. & Heiman, M. 1995. The role of neuropeptide Y in the antiobesity action of the *obese* gene product. Nature 377, 530-532.

Strubbe, J.H. & Mein, C.G. 1977. Increased feeding in response to bilateral injections of insulin antibodies in the VMH. Physiol. Behav. 19, 309-313.

Strudsholm, F., Foldager, J. & Gildbjerg, L. 1985. Mave-tarmkanalens udvikling samt foderoptagelse og mælkeproduktion i første laktation hos kvier opdrættet på store og små mængder halm. Beretning 589, Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 1-69.

Sweet, D.C., Levine, A.S., Billington, C.J. & Kotz, C.M. 1999. Feeding response to central orexins. Brain Res. 821, 535-538.

Sørensen, M.T. & Andersen, B.B. 1983. Kunstig forlænget daglængde til ungtyre. Beretning 525, Statens Husdyrbrugsforsøg , København, 1-3.

Tang-Christensen M., Havel, P.J., Jacobs, R.R., Larsen, P.J. & Cameron, J.L. 1999. Central administration of leptin inhibits food intake and activates the sympathetic nervous system in rhesus macaques. J. Clin. Endocrinol. Metab. 84, 711-717.

Tarttelin, M.F. & Gorski, R.A. 1973. The effect of ovarian steroids on food and water intake and body weight in the female rat. Acta Endocrinol. 73, 551-568.

Thiele, T.E., van, D.G., Campfield, L.A., Smith, F.J., Burn, P., Woods, S.C., Bernstein, I.L. & Seeley, R.J. 1997. Central infusion of GLP-1, but not leptin, produces conditioned taste aversions in rats. Am. J. Physiol. 272, R726-R730.

Thim, L., Nielsen, P.F., Judge, M.E., Andersen, A.S., Diers, I., Egel-Mitani, M. & Hastrup, S. 1998. Purification and characterisation of a new hypothalamic satiety peptide, cocaine and amphetamine regulated transcript (CART), produced in yeast. FEBS Letters 428, 263-268.

Thornton, J.E., Chung, C.C., Clifton, D.K. & Steiner, R.A. 1997. Regulation of the hypothalamic proopiomelanocortin mRNA by leptin in ob/ob mice. Endocrinology 138, 5063-5066.

Tolkamp, B.J., Dewhurst, R.J., Friggens, N.C., Kyriazakis, I., Veerkamp, R.F. & Oldham, J.D. 1998. Diet choice by dairy cows. 1. Selection of feed protein content during the first half of lactation. J. Dairy Sci. 81, 2657-2669.

Tolkamp, B.J. & Kyriazakis, I. 1997. Measuring diet selection in dairy cows: effects of training on choice of dietary protein level. Anim. Sci. 64, 197-207.

Turton, M.D., O'Shea, D., Gunn, I., Beak, S.A., Edwards, C.M.B., Meeran, K., Choi, S.J., Taylor, G.M., Heath, M.M., Lambert, P.D., Wilding, J.P., Smith, D.M., Ghatei, M.A., Herbert, J. & Bloom, S.R. 1996. A role for glucagon-like peptide-1 in the central regulation of feeding. Nature 379, 69-72.

Uehara, Y., Shimizu, H., Ohtani, K., Sato, N. & Mori, M. 1998. Hypothalamic corticotropin-releasing hormone is a mediator of the anorexigenic effect of leptin. Diabetes 47, 890-893.

Van-Miert, A.S., van-Duin, C.T. & Wensing, T. 1992. Fever and acute phase response induced in dwarf goats by endotoxin and bovine and human recombinant tumour necrosis factor alpha. J. Vet. Pharmacol. Ther. 15, 332-342.

van Os, M., Dulphy, J.P. & Baumont, R. 1995. The effect of protein-degradation products in grass silages on feed-intake and intake behavior in sheep. Brit. J. Nutr. 73, 51-64.

Van Soest, P.J. 1965. Symposium on factors influencing the voluntary intake of herbage by ruminants: voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. J. Anim. Sci. 24, 834-843.

Vandermeerschen-Doizé, F., Bouchat, J.C., Bouckoms-Vandermeir, M.-A. & Paquay, R. 1983. Effects of long-term *ad libitum* feeding on plasma lipid components and blood glucose, β-hydroxybutyrate and insulin concentrations in lean adult sheep. Reprod. Nutr. Dev. 23, 51-63.

Vandermeerschen-Doizé, F., Bouckoms-Vandermeir, M.-A. & Paquay, R. 1982. Effects of long-term *ad libitum* feeding on the voluntary food intake, body weight, body composition and adipose tissue morphology of lean adult sheep. Reprod. Nutr. Dev. 22, 1049-1060.

Vandermeerschen-Doizé, F. & Paquay, R. 1984. Effects of continuous long-term intravenous infusion of long-chain fatty acids on feeding behaviour and blood components of adult sheep. Appetite 5, 137-146.

Vanderweele, D.A., Xavier, P.F., Novin, D. & Bush, M.J. 1980. Chronic insulin infusion suppresses food ingestion and body weight gain in rats. Brain Res. Bul. 5, 7-11.

Vernon, R.G., Denis, R.G.P. & Sorensen, A. 2001. Signals of adiposity. Domest. Anim. Endocrinol. 21, 197-214.

Vicini, J.L., Clark, J.H., Hurley, W.L. & Bahr, J.M. 1988. Effects of abomasal or intravenous administration of arginine on milk production, milk composition, and concentrations of somatotropin and insulin in plasma of dairy cows. J. Dairy Sci. 71, 658-665.

Vrang, N., Tang-Christensen, M., Larsen, P.J. & Kristensen, P. 1999. Recombinant CART peptide induces c-Fos expression in central areas involved in control of feeding behaviour. Brain Res. 818, 499-509.

Vuagnat, B.A., Pierroz, D.D., Lalaoui, M., Englaro, P., Pralong, F.P., Blum, W.F. & Aubert, M.L. 1998. Evidence for a leptin-neuropeptide Y axis for the regulation of growth hormone secretion in the rat. Neuroendocrinology 67, 291-300.

Wade, G.N. & Gray, J.M. 1979. Gonodal effects on food intake and adiposity: a metabolic hypothesis. Physiol. Behav. 22, 583-593.

Waldo, D.R. 1986. Effect of forage quality on intake and forage-concentrate interactions. J. Dairy Sci. 69, 617-631.

Wang, T., Hartzell, D.L., Rose, B.S., Flatt, W.P., Hulsey, M.G., Menon, N.K., Makula, R.A. & Baile, C.A. 1999. Metabolic responses to intracerebroventricular leptin and restricted feeding. Physiol. Behav. 65, 839-848.

Wang, T.L., Edwards, G.L., Baile, C.A. & Wang, T.L. 1998. Glucagon-like peptide-1 (7-36) amide administered into the third cerebroventricle inhibits water intake in rats. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 219, 85-91.

Wang, Z.L., Kulkarni, R.N., Wang, R.M., Smith, D.M., Ghatei, M.A., Byfield, P.G.H., Bennet, W.M. & Bloom, S.R. 1997. Possible evidence for endogenous production of a novel galanin- like peptide. J. Clin. Invest. 100, 189-196.

Warner, R.G. & Flatt, W.P. 1965. Anatomical development of the ruminant stomach. In: Dougharty, R.W. (ed.). Physiology of Digestion in Ruminants, Butterworth, 24-37.

Warren, E.J., Finck, B.N., Arkins, S., Kelley, K.W., Scamurra, R.W., Murtaugh, M.P. & Johnson, R.W. 1997. Coincidental changes in behavior and plasma cortisol in unrestrained pigs after intracerebroventricular injection of tumor necrosis factor-alpha. Endocrinology 138, 2365-2371.

Weingarten, H.P. 1995. Cytokine and food intake: The relevance of the immune system to student of ingestive behavior. Neurosci. Biobehav. Rev. 20, 163-170.

Weisbjerg, M.R., Bhargava, P.K., Hvelplund, T. & Madsen, J. 1990. Anvendelse af nedbrydningsprofiler i fodermiddelvurderingen. Beretning 679, Statens Husdyrbrugsforsøg, Foulum, 33 pp.

Welch, J.D. 1967. Appetite control in sheep by indigestible fibres. J. Anim. Sci. 26, 848-855.

West, J.W. 2003. Effects of heat-stress on production in dairy cattle. J. Dairy Sci. 86, 2131-2144.

West, J.W., Mullinix, B.G. & Bernard, J.K. 2003. Effects of hot, humid weather on milk temperature, dry matter intake, and milk yield of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 86, 232-242.

Weston, R.H. 1966. Factors limiting the intake of feed by sheep. 1. The significance of palatability, the capacity of the alimentary tract to handle digesta, and the supply of glucogenic substrate. Aust. J. Agr. Res. 17, 939-954.

Williams, L.M., Adam, C.L., Mercer, J.G., Moar, K.M., Slater, D., Hunter, L., Findlay, P.A. & Hoggard, N. 1999. Leptin receptor and neuropeptide Y gene expression in the sheep brain. J. Neuroendocrinol. 11, 165-169.

Wirth, M.M. & Giraudo, S.Q. 2000. Agouti-related protein in the hypothalamic paraventricular nucleus: effect on feeding. Peptides 21, 1369-1375.

Woods, S.C., Lotter, E.C., McKay, L.D. & Porte, D. 1979. Chronic intracerobroventricular infusion of insulin reduces food intake and body weight of baboons. Nature 282, 503-505.

Woods, S.C., Porte, D.Jr., Bobbioni, E., Ionescu, E., Sauter, J.F., Rohner-Jeanrenaud F. & Jeanrenaud, B. 1985. Insulin: its relationship to the central nervous system and to the control of food intake and body weight. Am. J. Clin. Nutr. 42, 1063-1071.

Wyrwicka, W. & Dobrzecka, C. 1960. Relationship between feeding and satiation centres of the hypothalamus. Science 132, 805-806.

Xu, S., Harrison, J.H., Chalupa, W., Sniffen, C., Julien, W., Sato, H., Fujieda, T., Watanabe, K., Ueda, T. & Suzuki, H. 1998. The effect of ruminal bypass lysine and methionine on milk yield and composition of lactating cows. J. Dairy Sci. 81, 1062-1077.

Yamada, H., Okumura, T., Motomura, W., Kobayashi, Y. & Kohgo, Y. 2000. Inhibition of food intake by central injection of anti-orexin antibody in fasted rats. Biochem. Biophys. Res. Comm. 267, 527-531.

Yamada, T. 1986. Gut somatostatin. In: Reichlin, S. (ed.). Somatostatin. Basic and clinical status., Plenum Press, 221-228.

Yamamoto, Y., Ueta, Y., Date, Y., Nakazato, M., Hara, Y., Serino, R., Nomura, M., Sibuya, I., Matsukura, S. & Yamashita, H. 1999. Down regulation of the prepro-orexin gene expression in genetically obese mice. Molecul. Brain Res. 65, 14-22.

Yamamoto, Y., Ueta, Y., Serino, R., Nomura, M., Shibuya, I. & Yamashita, H. 2000. Effects of food restriction on the hypothalamic prepro-orexin gene expression in genetically obese mice. Brain Res. Bul. 51, 515-521.

Yamanaka, A., Sakurai, T., Katsumoto, T., Yanagisawa, M. & Goto, K. 1999. Chronic intracerebroventricular administration of orexin-A to rats increases food intake in daytime, but has no effect on body weight. Brain Res. 849, 248-252.

Yang, C.M.J., Schingoethe, D.J. & Casper, D.P. 1986. Protected methionine and heat-treated soybean-meal for high producing dairy-cows. J. Dairy Sci. 69, 2348-2357.

Young, B.A. 1983. Ruminant cold stress - effect on production. J. Anim. Sci. 57, 1601-1607.

Young, B.A. 1987. The effect of climate upon intake. In: Hacker, J.B. & Thernouth, J.H. (eds.). The nutrition of Herbivores, Academic Press, 163-190.

Zarjevski, N., Cusin, I., Vettor, R., Rohner, J.F. & Jeanrenaud, B. 1993. Chronic intracerebroventricular neuropeptide-Y administration to normal rats mimics hormonal and metabolic changes of obesity. Endocrinology 133, 1753-1758.

Zhang, Y., Proenca, R., Maffei, M., Barone, M., Leopold, L. & Friedman, J.M. 1994. Positional cloning of the mouse *obese* gene and its human homologue. Nature 372, 425-432.

Ørskov, E.R. & McDonald, I. 1979. The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage. J. Agr. Sci. 92, 499-503.

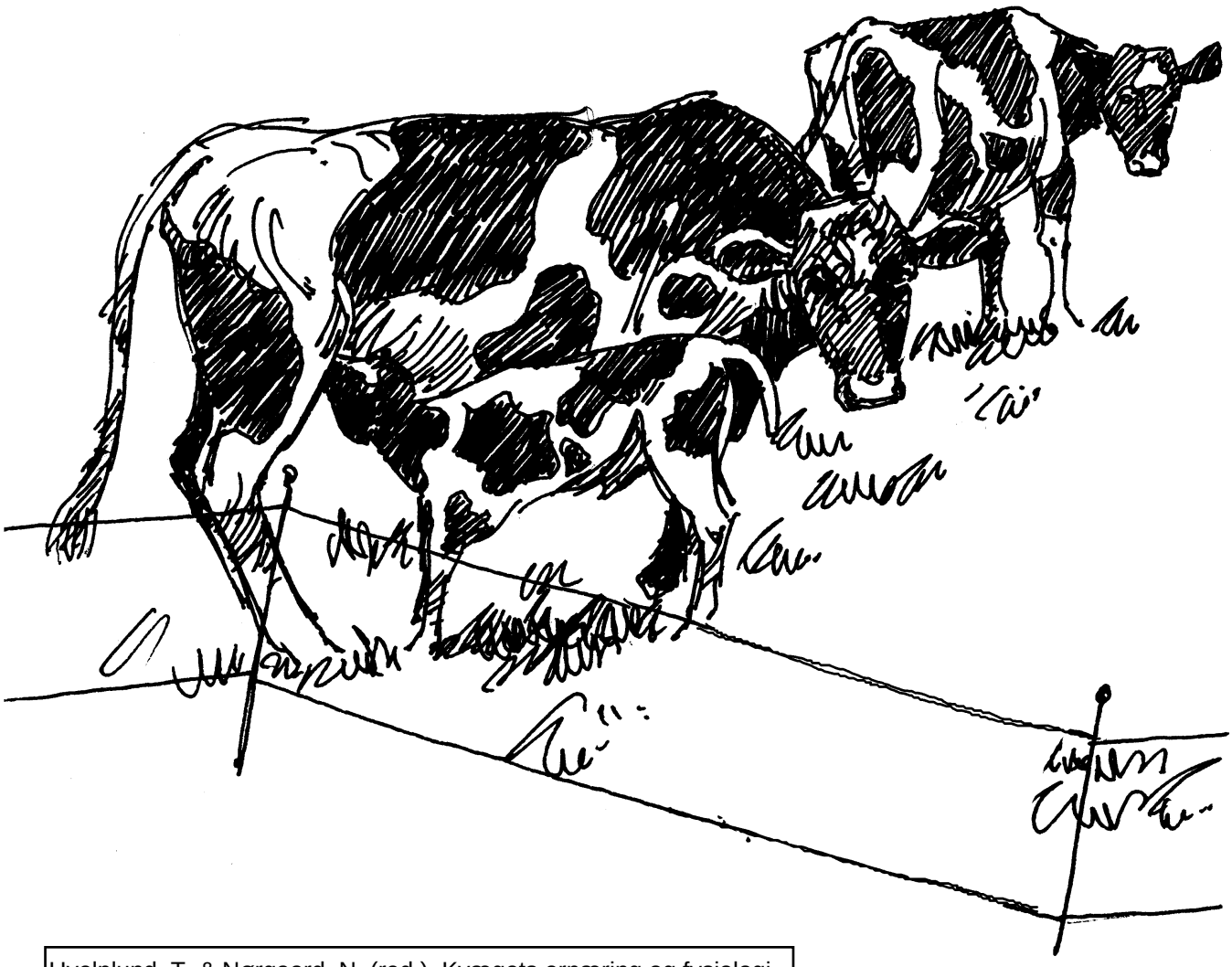
Ørskov, E.R., Reid, G.W. & Kay, M. 1988. Prediction of intake by cattle from degradation characteristics of roughages. Anim. Prod. 46, 29-34.

Mikrobiel omsætning i formaverne

8

af Niels Bastian Kristensen [1], Torben Hvelplund [1], Martin Riis Weisbjerg [1] og Peder Nørgaard [2]

[1] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi, Danmarks JordbrugsForskning og
[2] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi. Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering, DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

8.1 Indledning

Koen stiller formaverne til rådighed for mikroorganismer som et forgæringskammer og forsyner dem med det foder, som er grundlaget for den mikrobielle vækst. Mikroorganismerne kvitterer ved at forsyne drøvtyggeren med kortkædede fedtsyrer (SCFA) og andre slutprodukter fra fermenteringen af foderet, og til sidst med deres eget liv, når cellerne skylles ud af vommen og fordøjes i tyndtarmen. Denne gensidige nytte for henholdsvis mikroorganismerne, der lever i formaverne og værtsdyret, kaldes symbiose. Mikroorganismernes omsætning af foderet betyder, at sammenhængen mellem foderets sammensætning og de næringsstoffer, koen absorberer, er en kompleks funktion ikke kun af foderets indhold af specifikke næringsstoffer, men også dets fysiske form og koens formavefunktion.

Koens formaver er koloniseret af ca. 10^{10} bakterier, 10^6 protozoer og 10^{3}-10^7 svampe pr. ml vomindhold. Sammenlagt er der omkring 3 kg mikrobielt biomasse i formaverne. Utallige arter af mikroorganismer hjælper hinanden, æder hinanden og konkurrerer med hinanden i et meget komplekst samspil. Den mikrobielle omsætning i formaverne foregår under strengt anaerobe forhold i et system, hvor pH normalt varierer mellem 5,7 og 7,0, temperaturen er 36-41° C, og det osmotiske tryk er 250-350 mosmol pr. kg (Czerkawski, 1986). Disse fysisk-kemiske rammer tillader den store mangfoldighed af mikroorganismer at udføre deres livsprocesser, men selv mindre variationer i disse parametre kan øve væsentlig indflydelse på hvilke omsætningsveje/mikroorganismer, der dominerer i formaverne, og hvor meget og til hvad foderet omsættes. F.eks. vil omsætningen af cellevægskulhydrater blive hæmmet ved pH under 6,0-6,2, mens andelen af propionat vil øges ved lavt pH.

Formålet med nærværende kapitel er at give en generel præsentation af vommens biologi og de grundlæggende fysiske, biokemiske og mikrobielle forudsætninger herfor.

8.2 Forgæring i vommen

Ved forgæringen i vommen sker der en nedbrydning af foderets kulhydrater til acetat, propionat, butyrat, CO_2 og CH_4 under dannelse af ATP.

Fuldstændig forbrænding af organiske forbindelser til CO_2 og H_2O kræver ilt som endelig elektron-acceptor. Ved forgæring sker der en ufuldstændig forbrænding, og forgæringsprodukter som SCFA kan derfor efterfølgende udnyttes som energikilde i drøvtyggerens celler, hvor der er ilt til stede.

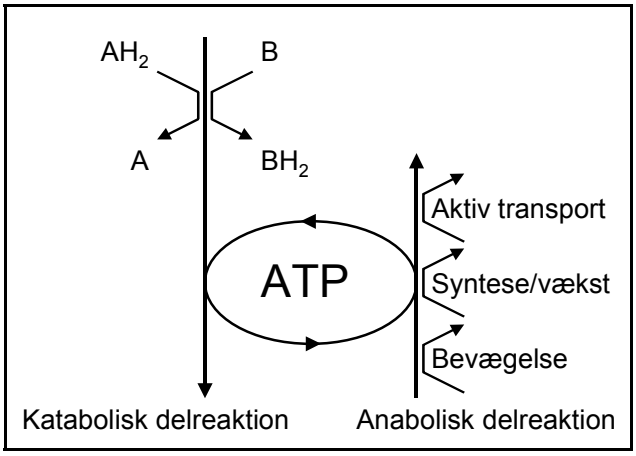
Mikroorganismernes konkurrence og samspil i vommen adskiller sig markant fra den velkoordinerede aktivitet af koens celler ved, at de ikke reproduceres som et integreret system. Den overordnede styring af den mikrobielle population i formaverne begrænser sig til koens mulighed for at 'bestemme', hvilket foder hun indtager, tygning af foder, spytproduktion, absorption af SCFA, omrøring af indholdet ved formavemotorikken og selektiv tilbageholdelse af materiale i vommen. Selve udnyttelsen af den økologiske niche i vommen kan koen ikke direkte styre – vi kan kalde vommens mikrobielle system for 'anarki' sammenholdt med det intermediære 'enevælde'. I det store integrerede og styrede system, som den intermediære næringsstofomsætning i koen udgør, er der normalt en nøje koordination og regulation af mængde og sammensætning af det substrat, de enkelte organer og celler omsætter. I vommen kan flere organismer godt etablere et samarbejde, men dette vil kun eksistere, så længe det giver disse organismer bedre muligheder for at overleve og reproducere sig end deres kon-

kurrenter. Underskud af ammoniak ved stort stivelsesfoder eller fodring med mange roer kan medføre intracellulær oplagring af stivelse i bakterier og protozoer samt extracellulær dannelse af slim, men generelt er der ingen overordnet styrende enhed, der f.eks. kan diktere, at glukose oplagres i vommen til perioder med lav næringsstofforsyning.

Næringsstofomsætningen i vommen vil ikke være i kemisk ligevægt, da det ville være ensbetydende med, at der ikke kunne udvindes kemisk energi til anaboliske processer, men der kunne være grund til at antage, at omsætningen i vommen i langt højere grad er under direkte termodynamisk kontrol end den intermediære omsætning (Kohn & Boston, 2000).

Anaerob energiomsætning

Energiomsætning kan opstilles skematisk (Figur 8.1) som en katabolisk (nedbrydende) delreaktion, hvor en energetisk favorabel redox-proces (oxidation af A og reduktion af B) er kemisk koblet (via ATP) til en anabolisk delreaktion (fysisk aktivitet, syntese af polymerer, vækst, aktiv transport). Principielt er det samme proces, der forløber i koens celler og mikroorganismerne i koens formaver, men de kemiske rammer for processen i formaverne og i koen er vidt forskellige. Luftens ilt tjener som endelig elektron-acceptor i koens celler (hos koen er B = ilt), mens det store flertal af vommens mikroorganismer må anvende det omsatte substrat (foder) som både elektron-donor og elektron-acceptor. Når det omsatte substrat tjener både som elektron-donor og elektron-acceptor, kaldes processen forgæring.



Figur 8.1 *Energiomsætning er summen af en række tætkoblede delprocesser. Venstre side er den kataboliske delreaktion, hvor energi frigives ved en redox-proces, og substrat nedbrydes. Højre side er den anaboliske delreaktion, der indbefatter opretholdelse af cellemembranpotentialer og iongradienter, syntese af polymerer (f.eks. proteiner), vækst samt fysisk aktivitet. Den kataboliske delreaktion er koblet til den anaboliske delreaktion via ATP. En del af energien i det omsatte substrat genfindes ikke på højre side, da den er frigivet som varme.*

ATP

Den mest betydende reaktion for kobling af den kataboliske og den anaboliske delreaktion er ligevægten ATP + H_2O < > ADP + P_i (ATP adenosin-5'-trifosfat, ADP adenosin-5'-difosfat). Spaltningen af ATP til ADP + P_i er energetisk favorabel og kan dermed via enzymatisk kobling drive en ellers ufavorabel proces som f.eks. en ionpumpe, der opretholder en iongradient over cellemembranen. ATP oplagres ikke i større mængder i cellen og kan sammenlignes med en cykelkæde, der kobler pedalerne med baghjulet på en cykel.

Den tætte kobling mellem den kataboliske delreaktion og den anaboliske delreaktion i cellen betyder, at der må være et konstant substratflow gennem den kataboliske delreaktion for at opretholde cellens ATP-potentiale.

Fosforylering af ADP til ATP sker ved to forskellige mekanismer: substrat-niveau-fosforylering (SLP) og fosforylering koblet til elektrontransport, hvilket svarer til den oxidative fosforylering i mitokondrier. Ved SLP er der en direkte enzymatisk kobling mellem omsætning af substratet og dannelse af ATP, mens der ved fosforylering koblet til elektrontransport er en indirekte kobling via en iongradient over en membran. En meget større del af den samlede ATP-produktion sker ved SLP i vommen sammenlignet med ATP-produktion i koens celler, og det er bemærkelsesværdigt, at måske kun 6 til 7 kemiske reaktioner i vommen giver mulighed for ATP-syntese via SLP. ATP-produktion ved SLP sker i vommen fortrinsvist i glykolysen og ved dannelse af acetat og butyrat. Der er væsentlig forskel på mængden af ATP, der dannes ved omsætning af f.eks. glukose ved fermentering (2 til 4,5 ATP / glukose) og fuldstændig forbrænding (32 til 36 ATP / glukose).

Kulhydrater

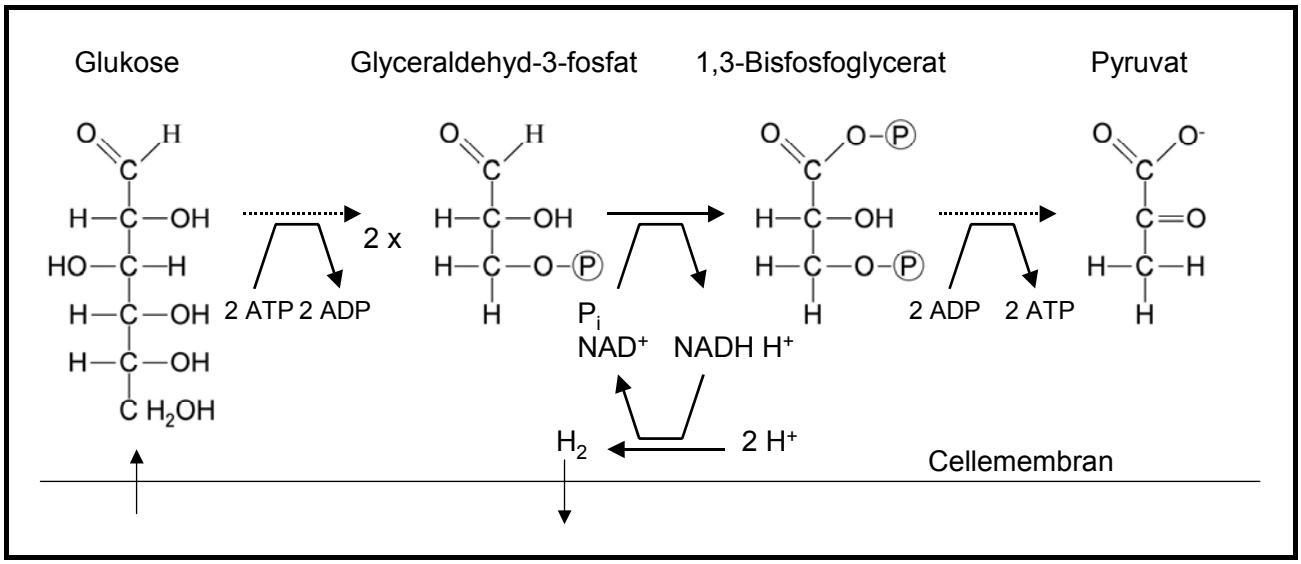
Kulhydrater udgør det kvantitativt vigtigste substrat for den anaerobe energiomsætning i vommen. Det er med andre ord forgæringen af kulhydrat, der leverer energien til de fleste andre mikrobielle aktiviteter som f.eks. mikrobiel vedligehold og vækst.

En foderration for drøvtyggere indeholder en meget bred vifte af kulhydrater og en lang række forskellige glukosidbindinger, der hver kræver deres enzymer for spaltning. De 4 kvantitativt vigtigste polysakkarider i foderet er stivelse, cellulose, hemicellulose og pektiner. Stivelse er et polysakkarid af glukose primært bundet sammen af glukosidbindinger af typen α-1:4 og har generelt (afhænger dog af kilden) en høj tilgængelighed for både vommikrober og tyndtarmsfordøjelse. Cellulose er som stivelse et polysakkarid af glukose, men bundet sammen af glukosidbindinger af typen β-1:4 og derfor ikke tilgængeligt for tyndtarmsfordøjelse, men tilgængeligt i vommen hvor cellulose hydrolyseres af mikrobielle cellulaser. Såvel cellulose som stivelse nedbrydes dermed direkte til substrat for glykolysen. Hemicullulose og pektiner (galacturonsyre omsættes også via xylose) spaltes til pentoser, der efter omlejring til fruktose og triosefosfat også indgår i glykolysen (Czerkawski, 1986).

Uanset om vi fodrer koen med langsomt fordøjeligt halm, hurtigt fordøjelige cellevægge med højt indhold af pektin eller store mængder af stivelse omsættes kulhydraterne overvejende via glykolysen.

Glykolysen

Glykolysen er en central omsætningsvej for kulhydrater i formaverne. Figur 8.2 illustrerer nogle centrale intermediære i glykolysen, hvor glukose under forbrug af 2 ATP spaltes til to glyceraldehyd-3-fosfat (dihydroxyacetone-fosfat omdannes til glyceraldehyd-3-fosfat ved triosefosfat-isomerase). Oxidation og fosforylering af glyceraldehyd-3-fosfat til 1,3-bisfosfoglycerat bliver ikke modsvaret af en intramolekylar reduktion, og i dette reaktionstrin er der et overskud af 1 elektronpar fra hver glyceraldehyd-3-fosfat, i alt 2 elektronpar pr. omsat glukose. Videre omsætning af 1,3-bisfosfoglycerat til pyruvat driver syntesen af 2 ATP via substrat-niveau-fosforylering (SLP) (via 3-fosfoglycerat kinase og pyruvat kinase). Glykolysen giver dermed netto 2 ATP (2 ATP forbrugte, 4 ATP dannet), men også et overskud af 2 elektronpar.



Figur 8.2 *Glykolysen er en central omsætningsvej for kulhydrat i vommen. I glykolysen sker der en partiel oxidation og spaltning af glukose til 2 pyruvat. I glykolysen dannes netto 2 ATP og 2 elektronpar. NAD^+ fungerer som en intermediær elektron-acceptor intracellulært mens H_2 er den vigtigste intercellulære transportør af redox-elektroner. H_2 repræsenterer et elektronpar ($2H^+ + 2e^- \leftrightarrow H_2$ og $NAD^+ + H_2 \leftrightarrow NADH + H^+$).*

Vi har her set, hvordan den partielle oxidation af glukose (C i glukose har gns. oxidationstrin 0) til pyruvat (C i pyruvat har gns. oxidationstrin 2/3) via glykolysen er koblet til dannelse af ATP via SLP. Vi har dog endnu et uløst problem, idet vi, som det fremgik af Figur 8.1, ikke kan oxidere glukose uden af reducere noget andet. Som intermediær elektron-acceptor anvendes i et meget stort antal redox-processer NAD^+/NADH-systemet (**N**ictonamid**a**denin**d**inucleotid). Men reduktion af NAD^+ til NADH er ikke i sig selv løsningen til vores redoxligning. NAD^+/NADH er kun et intermediært system, der anvendes til at koble den elekton-donerende delreaktion med den elektron-accepterende delreaktion. I koens celler er det forholdsvist nemt at finde den endelige elektron-acceptor, O_2, men under de anaerobe forhold i vommen skal der findes en anden løsning: reduktion af CO_2 til metan (CH_4), dannelse af propionat, mætning af umættede fedtsyrer, de novo syntese af langkædede fedtsyrer eller reduktion af uorganiske oxidationsmidler som NO_3^- eller SO_4^{2-}. I mange tilfælde vil redox-elektroner udveksles mellem mikroorganismer. Da NADH ikke sendes fra en celle til en anden, vil mikroorganismer med overskud af redox-elektroner reoxidere deres NADH ved reduktion af H^+ til H_2. H_2 afgives herefter til vomvæsken, hvor det kan tages op af bakterier, der f.eks. danner metan eller propionat.

Dannelse af laktat og kortkædede fedtsyrer i formaverne

Pyruvat fra glykolysen udveksles generelt ikke mellem mikroorganismer i formaverne, men omsættes til kortkædede fedtsyrer, succinat, laktat eller bruges som substrat for f.eks. aminosyresyntese. Så trods det, at pyruvat er omdrejningspunktet for stort set hele vomomsætningen, er pyruvatkoncentrationen i vomvæsken meget lav. Endnu mere overraskende er det dog, at trods det, at slutprodukterne af glykolysen tilsyneladende

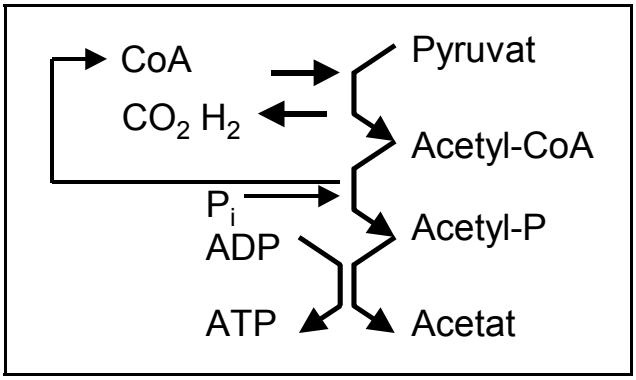
kun består af pyruvat og et overskud af redox-elektroner, er forudsigelse af den endelige sammensætning af fermentationsprodukter meget vanskelig. Årsagen er primært, at mikroorganismerne i vommen høster 50 % eller mere af den samlede ATP-produktion ved omsætning af pyruvat og redox-elektronerne fra glykolysen, og til dette formål udnyttes et væld af biologiske nicher.

Laktat

Reduktion af pyruvat til laktat løser problemet med overskydende redox-elektroner fra glykolysen, idet NADH herved oxideres til NAD^+, og glykolysen kan holdes i gang. Mikroorganismerne høster dog ingen ekstra energi ved at omsætte pyruvat til laktat, og laktatkoncentrationen er ved normale forhold i vommen fra ikke målelig til nogle få mM. Et begreb som 'normale forhold i vommen' er ikke særligt entydigt, men har en vis berettigelse, idet mikrobiel vækst og aktivitet hos drøvtyggere fodret med en stor andel grovfoder generelt er begrænset af mikroorganismernes energiforsyning. Med andre ord er en væsentlig konkurrenceparameter mikroorganismerne imellem, hvor meget ATP der kan udvindes af det til rådighed værende substrat. Som vi skal se nedenfor, er laktat ikke et væsentligt slutprodukt under energibegrænsning, idet det med fordel kan omsættes til bl.a. propionat. Laktat indtaget med ensilage og laktat, der måtte blive dannet i vommen, bliver for en stor dels vedkommende fermenteret til SCFA, når vommen opererer under energibegrænsning. Som det kort vil blive omtalt under afsnittet om vomacidose, vendes der op og ned på konkurrencesituationen i formaverne, når det mikrobielle system ikke er begrænset af energi(glukose)forsyningen.

Acetat

Acetat er generelt den dominerende SCFA i vommen og udgør hos malkekøer omkring 50-70 % af den samlede molære koncentration af SCFA. Som det fremgår af Figur 8.3, kan pyruvat omsættes til acetat via ganske få reaktionstrin og med et relativt stort udbytte i ATP (1 ATP pr. acetat).



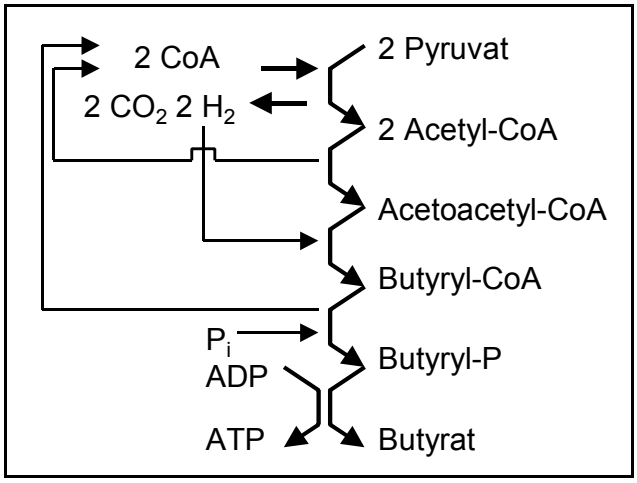
Figur 8.3 *Omsætning af pyruvat til acetat sker ved ganske få reaktionstrin og er en effektiv kilde til ATP, men giver også en høj produktion af brint (H_2). ATP dannes ved substrat-niveau-fosforylering.*

Decarboxyleringen af pyruvat driver reaktionen med frit CoA til acetyl-CoA, og dette trin kræver derfor ikke input af ATP, men genererer ud over CO_2 endnu et par redox-elektroner fra oxidation af det acetaldehyd, der var det direkte produkt af decarboxyleringen af pyruvat. Nøglen til høst af ATP ved dannelse af acetat er den energirige acetyl-fosfatbinding, der ved enzymet acetatkinase fører til fosforylering af 1 ADP til 1 ATP pr. acetat. Den overordnede reaktionsligning for omsætning af glukose til acetat er vist i Tabel 8.1.

Butyrat

Butyrat udgør fra 5-20 % af den molære koncentration af SCFA i vomvæsken. Butyrat dannes fra pyruvat via acetyl-CoA og er dermed biokemisk tæt forbundet med acetat. Dette observeres bl.a. ved en betydelig udveksling af kulstof mellem puljerne af acetat og butyrat i vommen. Dannelsen af ATP ved butyrat-forgæring svarer i princippet til

ATP-dannelsen ved acetatforgæring, idet butyryl-fosfatbindingen driver ATP-syntese via butyratkinase, men vi høster altså stadig kun 1 ATP pr. butyrat og dermed halvt så meget ATP pr. omsat pyruvat som ved acetatforgæring. Til gengæld medgår der 2 elektronpar til reduktion af acetoacetyl-CoA til butyryl-CoA (Figur 8.4) og omsætning af pyruvat til butyrat medfører dermed ikke overskud af redox-elektroner og frigivelse af mere H_2 end det, der allerede er dannet ved glykolysen.



Figur 8.4 *Omsætning af pyruvat til butyrat, der delvist overlapper med omsætningsvejen for acetat. Butyratdannelse bruger de redox-elektroner, der fremkommer ved omsætning af pyruvat til acetyl-CoA. Butyratdannelse er koblet til ATP-syntese ved substrat-niveau-fosforylering.*

Propionat

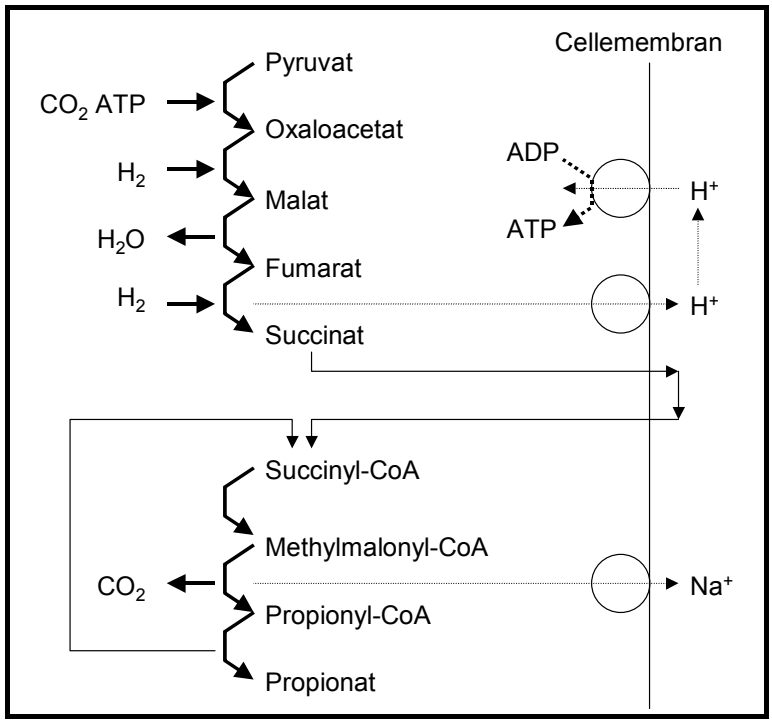
Propionat udgør fra 15-40 % af den molære koncentration af SCFA i vommen. Dannelse af propionat sker ved 2 forskellige omsætningsveje: ved den randomiserede (Figur 8.5) og ved acrylylomsætningsvejen (Figur 8.6). Begge disse omsætningsveje adskiller sig på flere punkter fra omsætningsvejene, der fører til acetat og butyrat:

- Dannelse af propionat fører ikke til nettosyntese af ATP via substrat-niveau-fosforylering (SLP). Derimod indgår i både den randomiserede og acrylylomsætningsvejen reduktionsreaktioner (elektron-acceptor), der formentligt er koblet til generering af en proton- eller natriumgradient over cellemembranen. Protongradienten over cellemembranen udnyttes derefter af en membranbunden ATP-syntetase til ATP-syntese på samme måde, som protongradienten over den indre mitokondriemembran driver ATP-syntese i den eukaryote celle. Den centrale betydning af protongradienten for ATP-syntese ved begge propionatomsætningsveje er måske forklaringen på, hvorfor pH har afgørende betydning for propionatdannelse

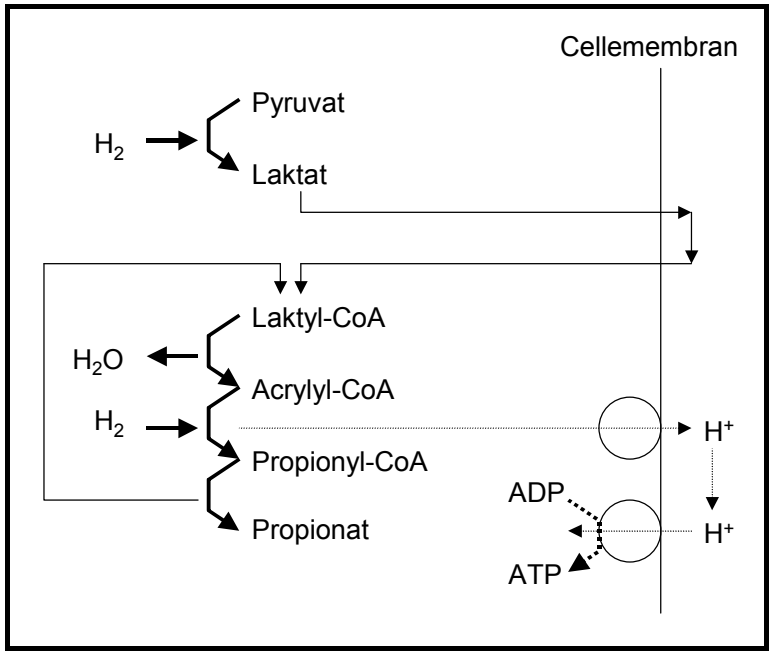
- Dannelse af propionat involverer ofte flere forskellige mikroorganismer, der udveksler intermediære som succinat, laktat og H_2

- Dannelse af propionat medfører et nettoforbrug af redox-elektroner (H_2) (Tabel 8.1) og er derfor en afgørende faktor for redox-balancen i vommen.

Når propionyl-CoA ikke resulterer i nettosyntese af ATP, som det sker ved acetyl-CoA og butyryl-CoA, skyldes det, at der i omsætningsvejen, der fører til propionat, er behov for at aktivere succinat til succinyl-CoA eller laktat til laktyl-CoA. Disse reaktionstrin kræver input af energi svarende til mindst 1 ATP, så ligegyldigt, om der evt. findes en propionatkinase, vil det ikke føre til nogen nettodannelse af ATP via SLP.



Figur 8.5 *Dannelse af propionat via den randomiserede omsætningsvej. Der dannes ikke ATP ved direkte substrat-niveau-fosforylering som ved dannelse af acetat og butyrat. ATP-syntese drives af de iongradienter over cellemembranen, der opbygges ved kobling til reducerende trin i omsætningsvejen. Succinat ses ofte som et produkt af omsætningen hos en mikroorganisme, der efterfølgende optages af en anden mikroorganisme.*



Figur 8.6 *Dannelse af propionat ved acrylylomsætningsvejen. I denne omsætningsvej er laktat den intermediær, der udveksles mellem mikroorganismer. Princippet for ATP-syntese er det samme som ved den randomiserede omsætningsvej.*

Tabel 8.1 *Centrale reaktioner i formaverne med angivelse af fri energi for reaktionen og forventede antal ATP dannet*

	Substrat		Produkt	ΔG	ATP
(1)	glukose + 4 H_2O	→	2 **acetat**$^-$ + 2 HCO_3^- + 4 H^+ + 4 H_2	- 305	4
(2)	glukose + 2 H_2	→	2 **propionat**$^-$ + 2 H^+ + 2 H_2O	- 296	4
(3)	glukose + 2 H_2O	→	**butyrat**$^-$ + 2 HCO_3^- + 3 H^+ + 2 H_2	- 301	3
(4)	CO_2 + 4 H_2	→	**metan** + 2 H_2O	- 49	1
(5)	2 CO_2 + 4 H_2	→	**acetat**$^-$ + H^+ + 2 H_2O	- 12	?
(6)	ATP	→	ADP + P_i	- 50	1

ΔG angiver forskellen i fri energi (kJ/mol) ved en kemisk reaktion ($X + nY \rightarrow mZ + kQ$) og kan beregnes som: $\Delta G = \Delta G_0 + RT \times Ln ([Z]^m \times [Q]^k / [X] \times [Y]^n)$. Lave ΔG-værdier (negative) er udtryk for, at processen fra venstre mod højre er energetisk favorabel (Moore, 1972). Beregningerne er foretaget ved følgende betingelser i vommen: acetat (80 mM), propionat (30 mM), butyrat (20 mM), bikarbonat (40 mM), glukose (0,1 mM), pH 6,5, H_2 (0,00152 atm), metan (0,3 atm), CO_2 (0,7 atm), H_2O (55 M) og temperatur 25° C.

Forgæringsmønsteret i formaverne

Forgæringsmønsteret i vommen udtrykkes ofte ved de enkelte SCFA's molære andele af total SCFA samt ved forholdet mellem acetat og propionat (C2/C3).

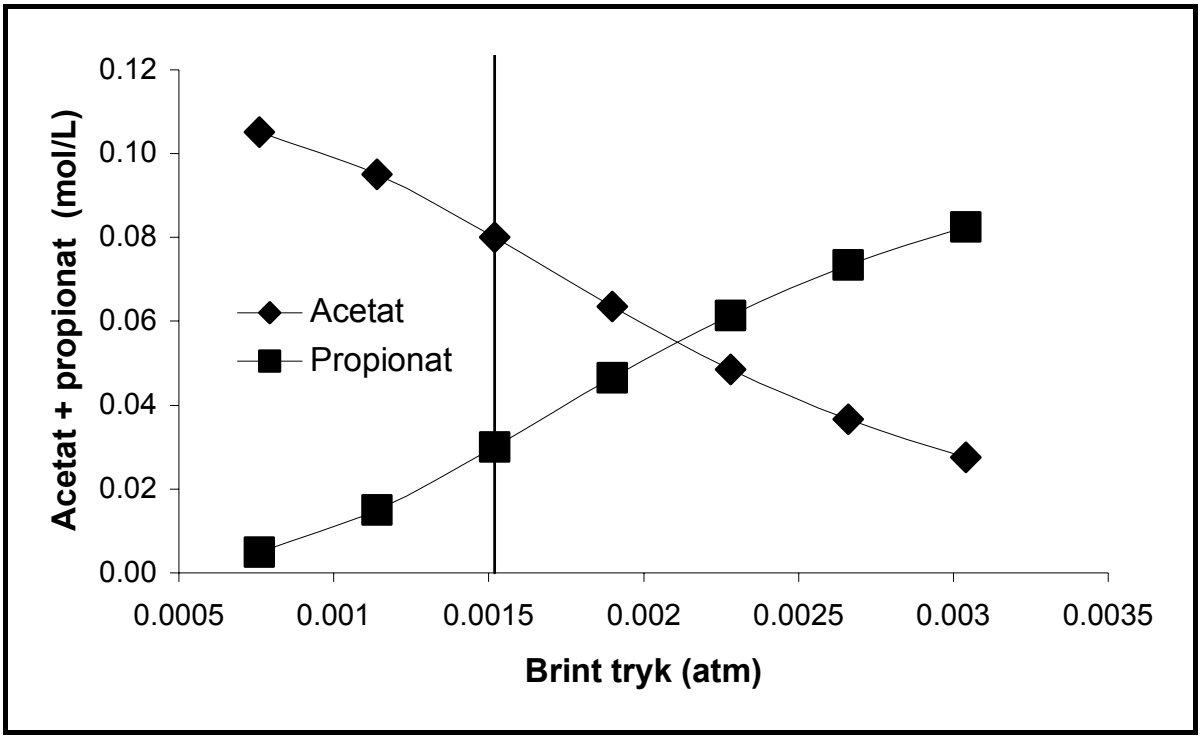
De enkelte SCFA påvirker og omsættes forskelligt i koen (se kapitel 14), og forudsigelse af forgæringsmønsteret har derfor betydning for forudsigelse af produktionsrespons og foderværdi af foderrationer til malkekøer. Når det er så svært at forudsige sammensætningen af det SCFA, der absorberes af koen, skyldes det, at det i høj grad er de fysisk-kemiske forhold i vommen, der afgør, hvad der er mest fordelagtigt for mikroorganismerne at producere. Dette åbner for et væld af mulige interaktioner mellem foder, ko og mikroorganismer, der alle skal forudsiges, før de fysisk-kemiske betingelser for vomomsætningen kan opstilles.

Sammenlignes acetat- og butyratforgæring med glukose som substrat (Tabel 8.1) findes, at der ved acetatgæring er et overskud af redox-elektroner på 1 elektronpar pr. ATP, mens der for butyrat er 2/3 elektronpar pr. ATP. Ved højt brinttryk i formaverne bliver allokering af redox-elektroner et problem for mikroorganismerne, idet det bliver mindre favorabelt at reducere H^+ til H_2 for reoxidation af NADH. Når brinttrykket er højt, betyder det ligeledes, at der må være et højt substrattryk, og i denne situation vil butyrat fremmes, fordi konkurrencesituationen går i retning af flere ATP pr. H_2 i modsætning til flest mulig ATP pr. omsat glukose. Som beskrevet nedenfor, er propionatdannelse nettoforbrugene af redox-elektroner, og pH synes at være en vigtig faktor for forholdet mellem propionat og butyrat i vommen. Så længe pH holdes højt, vil et højt substrattryk ofte give sig udslag i høj butyrat-andel. Typisk situation med høj andel af butyrat er ved fodring med sukker, eller når stivelse omsættes ved højt pH.

Propionat-forgæring er af stor betydning for allokering af redox-elektroner i vommen og har dermed bl.a. indflydelse på hvor meget energi, der går tabt ved metandannelse. Ved at bruge de reaktioner, der er beskrevet for acetat- og propionatdannelse i Tabel 8.1, kan vi give et bud på, om det kunne være et stigende brinttryk forårsaget f.eks. af udvaskning af metanogenebakterier, der forårsager et skift fra acetat- til propionatforgæring i vommen med øget foderindtag (meta-

nogene bakterier vokser relativt langsomt og vil derfor være følsomme over for udvaskning). Figur 8.7 viser, at en ændring af brinttrykket fra den forventede standardværdi omkring 0,00152 atm til det halve vil resultere i en forventet stigning i acetat/propionatforholdet fra ca. 2,7 til 21. Tilsvarende vil en fordobling af brinttrykket reducere acetat/propionatforholdet til 0,3. Ingen af yderpunkterne er formentligt biologisk mulige i vommen, men eksemplet viser, at brinttrykket kan forventes at være en afgørende faktor for forgæringsmønsteret i vommen.

På samme måde indikerer termodynamiske modelbetragtninger, at brintrykket vil påvirke både den relative propionat- og butyratdannelse. En anden faktor, der ofte viser sig at være korreleret til propionat i vommen, er pH. Hvis vi går tilbage til Figur 8.5 og 8.6, er der en oplagt (men dog stadig hypotetisk) mekanistisk forklaring på denne effekt. De bakterier, der danner propionat i vommen, er afhængige af H^+-aktiviteten i den omgivne væske for at kunne opbygge et tilstrækkeligt elektrokemisk potentiale over cellemembranen. Ved et højt pH i vommen vil mikrober kunne pumpe protoner ud af cellen, uden at dette giver anledning til nogen nævneværdig gradient (under forudsætning af at de må opretholde det intracellulære pH inden for forholdsvist snævre rammer), i denne situation vil propionatomsætningsvejen altså ikke medføre nogen effektiv ATP-syntese, og bakterier, der bruger H_2 til butyratdannelse, vil i stedet kunne konkurrere bedre. Ved højere H^+-aktivitet (lav pH) i vommen opnås et elektrokemisk potentiale for H^+, så snart H^+ fjernes fra cytosolen – resultatet i denne situation er, at propionatvejen bliver attraktiv.



Figur 8.7 *Under forudsætning af en total koncentration af acetat + propionat på 110 mmol/l er det beregnet hvilket forhold mellem acetat og propionat, der giver samme ændring i fri energi for forgæring af glukose til acetat og glukose til propionat ved varierende brinttryk i vommen.*

Generelt er høj acetatandel (65-70 %) i vommen knyttet til fodring med rationer med en høj andel af grovfoder, et højt tyggetidsindeks (>40 min/FE), høje andele cellevægskulhydrater, et højt vom-pH og en høj metanudskillelse. Høje molære andele af propionat (25-35 %) forekommer ved høje foderniveauer (FE/dag) (se Tabel 8.2), ved udfodring med store portioner stivelsesholdigt kraftfoder, ved lavt tyggetidsindeks (<30 min/FE), lavt pH i vommen og ved lav metanudskillelse. Butyratgæring fremmes af højt substrattryk fra f.eks. sukker eller stivelse samtidigt med, at vommens pH er højt, som eksempelvis ved fodring med store mængder roer (se Tabel 8.3) eller ved fodring med strukturfattige rationer på et højt foderniveau (Nørgaard, 1989a).

Generelt varierer forgæringsmønsteret meget fra undersøgelse til undersøgelse pga. af forskelligt foderniveau, forskellige grovfoder/kraftfoderforhold, forskellig grovfodertype, udviklingstrin, udfodringsmetode, kulhydratsammensætning og tidspunkt efter fodring. Nørgaard (1987b, 1988) sammenlignede forgæringsmønsteret i vommen hos køer fodret med forskellige typer grovfoder suppleret med kraftfoder og halm på samme foderniveau (Tabel 8.3). Køerne blev fodret 12 gange i døgnet for at eliminere døgnvariationer i substrattilførsel og vommiljø. Vommens pH varierede mellem 6,1 og 6,2. Grovfodertypen havde en mindre effekt på den molære andel af propionat (18-21 %) og i andelen af acetat (63-70 %), hvorimod roefodring medførte en 50 % højere molær andel af butyrat. Den molære andel af propionat og vommens pH var signifikant forskellig mellem de 4 køer til trods for, at de blev fodret ens, hvilket må tolkes derhen, at samspillet mellem foder og ko har medført forskellige miljøer for vommens mikroflora.

Tabel 8.2 *Betydning af foderniveau for pH og forgæringsmønster i vommen på 8 køer fodret 12 gange dagligt med kraftfoder og halm i samme forhold* [h)] *(Nørgaard, 1987b)*

Laktationsstadie	2 uger før kælvning	2 uger efter kælvning	5 uger efter kælvning
Foderniveau, FE/dag	6	12	17,3
pH	6,7 [a]	6,3 [b]	6,0 [c]
SCFA, mM	89 [a]	112 [b]	126 [c]
Acetat, mol %	67,4 [a]	66,7 [b]	64,4 [c]
Propionat, mol %	17,1 [a]	19,2 [b]	20,3 [c]
Butyrat, mol %	12,4	11,4	12,4
Acetat/propionat	4,0 [a]	3,5 [a]	3,2 [c]

Tal med forskellige bogstaver i samme linie er signifikant forskellige

[h)] 262 g stivelse + sukker pr. FE og et tyggetidsindeks på 43 min pr. FE.

Tabel 8.3 *pH og forgæringsmønster i vommen ved hyppig fodring med 6 kg tørstof fra forskellige grovfodermidler suppleret med formalet byg, sojaskrå, halm og mineraler til samme foderniveau, proteinindhold og tyggetidsindeks*

Kilde	Nørgaard (1988)			Nørgaard (1987b)			
Testfodermiddel	NaOH halm	Majs-ensilage	Græsensi-lage	Græsen-silage	Roeaffald, ensileret	Roetop-ensilage	Roer
Foderoptagelse, kg TS/dg	13,4	13,4	15,2	14,4	13	14,6	15,9
Tyggetidsindeks (min/FE)	55	56	65	60	58	57	50
Kulhydrat-sammensætning:							
Stivelse, g/Fe	171	204	154	194	31	192	25
Sukker, g/Fe	22	30	27	28	31	27	270
SCFA, mM	128	120	127	135	123	133	135
Vom pH	6,2	6,1	6,1	6,2	6,2	6,1	6,2
% Acetat	70 [a]	67 [b]	64 [c]	66 [a]	69 [b]	67 [a]	63 [c]
% Propionat	18 [a]	18 [b]	20 [b]	21	19	20	21
Acetat/Propionat	3,8 [a]	3,7 [b]	3,2 [b]	3,2	3,6	3,3	3,2
% Butyrat	11	11	12	11 [a]	10 [a]	10 [a]	15 [c]

Tal med forskellige bogstaver i samme linie i samme forsøg er signifikant forskellige.

Metan eller acetat

Metan dannes i vommen primært ved reduktion af CO_2, men også fra myresyre, og er dermed vigtig for opretholdelse af et lavt brinttryk i vommen. Der er en del interesse omkring acetogene bakterier, der danner acetat fra CO_2 og brint, men som det fremgår af Tabel 8.1, er der ikke meget, der tyder på, at acetatdannelse ved denne omsætningsvej vil have mange chancer for at konkurrere i vommen. Ændringen i fri energi ved reaktionen er for lille sammenholdt med metandannelse.

Vomacidose

Vomacidose (grutforgiftning) er i sin akutte kliniske form en tilstand, hvor ofte sultne drøvtyggere foræder sig i store mængder fint formalet stivelse og efterfølgende ophober mælkesyre i vommen og i blodet. Drøvtyggeren dør ikke af høje mælkesyrekoncentrationer i vommen, men hvis store mængder mælkesyre absorberes og ophobes i blodet, vil mælkesyrens Na og K salt (laktat) blive udskilt i urinen efterladende HCl (syreækvivalenter) i blodet. Dette medfører en metabolisk acidose, som kan være dødelig. For videre diskussion af vomacidose henvises til kapitel 12, bind 2. Her vil vi blot se på det teoretiske problem, at det, der sker, når der ophobes mælkesyre i vommen, synes uhensigtsmæssigt set ud fra en mikrobes energiomsætning – eller? Der er ikke noget problem i kemisk forstand (redox-ligningen går op) ved mælkesyregæring. Ved at reducere pyruvat til mælkesyre har vi en elektronaccepterende reaktion, der netop modsvarer den elektron-donerende reaktion i glykolysen. Der er dog en væsentlig forskel på, hvor meget ATP-mikroberne får ud af at fermentere glukose til laktat (2 ATP) sammenlignet med et mere heterogent fermenteringsmøn-

ster (4,5 ATP). Forklaringen på, at laktatforgæring faktisk er en god strategi (for nogle mikroorganismer som *S. bovis* - ikke for koen) ved indtagelse af rigelige mængder fint formalet stivelse eller store mængde roer, skal søges i det faktum, at energi/glukoseforsyningen ikke er begrænsende for den mikrobielle aktivitet i denne situation. En effektiv udnyttelse af substratet er dermed ikke længere en væsentlig konkurrenceparameter i vommen. Derimod er det de mikrober, der hurtigst kan omsætte en stor mængde substrat, og samtidigt selv kan tolerere det lave pH, som den pludseligt forøgede syreproduktion medfører, der hurtigst kan formere sig og overtage scenen. Det er præcist den samme strategi, som indgår i ensilering, hvor vi udnytter mælkesyrebakterier til at sænke pH og hæmme anden mikrobiel aktivitet.

8.3 Vommens mikrobiologi

Inokulering af vommen med mikroorganismer

Kalven fødes med en steril fordøjelseskanal, og inokuleringen af formaverne med mikroorganismer sker i takt med, at kalven begynder at indtage fast føde, som skaber grundlag for vækst af en mangfoldighed af mikroorganismer. Overførslen af bakterier, der for hovedpartens vedkommende er strengt anaerobe, og en mindre del fakultativt anaerobe, skal ske under betingelser, der ikke udsætter bakterierne for påvirkning af luftens ilt. Inokuleringen kan ske på forskellig måde. F.eks. når en ko slikker sin kalv, kan der ske overførsel af bakterier med spyttet, eller det kan ske med foder, hvorpå der er spyt fra en fuldt udviklet drøvtygger. Tæt kontakt synes ikke ubetinget nødvendig, da det er påvist, at bakterier kan overleve i staldluft i dråber og dermed kan overføres til kalve over længere afstande (Mann, 1963). Overførsel af protozoer sker på samme måde som bakterier, men her synes nærkontakt at være nødvendig, da det er vist, at kalve, der isoleres fra voksne drøvtyggere umiddelbart efter fødslen, ikke har protozoer i vommen. En drøvtygger, der ikke har protozoer i vommen, kaldes for defauneret, da protozoer henregnes til dyreriget. Defaunering er et område, hvor der har været stor forskningsaktivitet, da protozoer i flere henseender kan betragtes som et ekstra og fordyrende led af den mikrobielle omsætning i vommen, hvor en del af "føden" for protozoer er bakterier.

Vommens bakterier

Vommens bakterier kan karakteriseres på forskellig måde efter deres substratpræference (f.eks. cellulolytiske, amylolytiske, proteolytiske) eller efter hvilket slutprodukt, de producerer (f.eks. eddikesyre, mælkesyre, metan). Bakterierne kan også karakteriseres efter klassiske mikrobielle principper, hvor deres cellemorfologi, som undersøges i mikroskopet, samt deres respons på en gramfarvning inddrages (f.eks. gram-negative stave, gram-positive coccer, gram-variable stave).

Det er ikke hensigten med dette afsnit at omtale alle bakterier, der er isoleret fra vommen. For en udførlig beskrivelse af de forskellige bakterier, der er isoleret fra vommen henvises til den mikrobiologiske litteratur. Hungates bog fra 1966 "The Rumen and its Microbes" vil være et godt udgangspunkt. En opdatering af dette værk "The Rumen Microbial Ecosystem" fra 1988 er redigeret af R.P. Hobson.

Nogle vigtige vombakterier, deres substratpræference, samt slutprodukterne fra forgæringen er vist i Tabel 8.4 og er sammenstillet på baggrund af to referencer (Stewart & Bryant, 1988; Hespell et al., 1996). Som det fremgår af tabellen, besidder nogle bakteriearter evnen til at tilpasse sig et stort udvalg af substrater, hvorimod andre arter er meget selektive og kun udnytter ét substrat.

Tabel 8.4 *Oversigt over nogle vigtige vombakterier, deres substratpræference samt slutprodukterne fra fermenteringen (Stewart & Bryant, 1988; Hespell et al. 1996)*

Bakterie	Substratpræference [a)]	Slutprodukt fra fermenteringen [b)]
Butyrivibrio fibriosolvens	A, P, X, SS, PR, L	F, A, B, ±L, H_2, CO_2
Fibrobacter succinogenes	C, LS	A, S, -CO_2
Prevotella ruminicola	A, P, X, PR, SS	F, A, P, S, -CO_2
Selenomonas ruminantum	SS, SP	A, P, L, CO_2, H_2
Ruminobacter amylophilus	A, LS	F, A, S, -CO_2
Lactobacillus ruminis	SS	L
Methanobacterium ruminantum	SP, NS	CH_4

a) A=amylolytisk; C = Cellulolytisk; L = Lipolytisk; P = Pektinolytisk; X = xylanolytisk; LS = begrænset udnyttelse af opløst sukker; NS = udnytter ikke sukker; PR = Proteolytisk; SP = specialiserede substrater; SS = udnytter opløst sukker

b) A = acetat; B = Butyrat; F = Format; L = Laktat; P = Propionat; S = Succinat; H_2 = Brint; CO_2 = Kuldioxid; CH_4 = Metan

- foran CO_2 indikerer, at CO_2 forbruges ved dannelse af succinat.

Det samme gør sig gældende med hensyn til slutprodukter, hvor nogle arter producerer flere slutprodukter, hvorimod andre kun har et enkelt slutprodukt. Et spørgsmål i denne forbindelse er, om disse forskelle skyldes, at f.eks. *Butyrivibrio fibriosolvens,* som både har mange substrater og slutprodukter, i virkeligheden er flere forskellige arter, som endnu ikke er identificeret som selvstændige arter.

Bakteriernes forgæring af foderet i vommen medfører produktion af et betydeligt antal mellemprodukter, som i mange tilfælde er slutprodukt fra en bakteries omsætning, men som udgør substrat for en anden bakterie og derfor ikke vil forekomme som et slutprodukt i vommen under normale omstændigheder. Et eksempel på dette er succinat, som er et slutprodukt ved fermenteringen for tre af de bakteriearter der er medtaget i Tabel 8.4. Grunden til, at koncentrationen af succinat alligevel er lav i vommen, er, at andre bakterier f.eks. *Selenomonas ruminantum* dekarboxylerer succinat til propionsyre og CO_2 (Figur 8.5). Dannelse af metan fra brint og CO_2 er et andet eksempel på fjernelse af slutprodukter fra nogle bakteriers omsætning, som kan udnyttes som energikilde for andre bakterier.

Et andet interessant forhold i forbindelse med bakteriernes omsætning i vommen er 'cross-feeding', der udtrykker det forhold, at nogle bakterier syntetiserer forskellige stoffer, som er nødvendige for andre bakterier, da de ikke selv kan syntetisere disse. Et eksempel er B-vitaminer, som medfører, at ikke alene udnytter bakterierne i vommen hinanden, så deres behov for B-vitaminer opfyldes, men drøvtyggerens behov for B-vitaminer bliver i de fleste tilfælde også opfyldt. Lignende eksempler gælder for bakteriernes aminosyresyntese, hvor nogle bakteriers nedbrydning af protein til forgrenede kortkædede fedtsyrer (isobutyrat, isovalerat og 2-metylbutyrat) dermed stiller substrat til rådighed for andre bakteriers syntese af valin, leucin og isoleucin.

Vommens protozoer

Protozoer er normalt forekommende i vommen, men spørgsmålet om, hvorvidt de er essentielle for værtsdyret, har ofte været stillet, og svaret er et nej, da defaunerede dyr i forhold til faunerede dyr ikke udviser markante forskelle med hensyn til omsætning af foderet eller dyrenes produktion (Williams & Colemann, 1988). Protozoerne i vommen opdeles i to grupper, Holotriche protozoer og Entodiniomorphe protozoer.

Holotriche protozoers tilstedeværelse i vommen fremmes ved indtagelse af let omsættelige kulhydrater. De er kendetegnet ved at have cilier (fimrehår) over hele overfladen, i zoner eller i en dusk, og sammenlignet med bakterier er de meget store, da de kan have en længde på 200 µm i modsætning til bakterier, der kun er ca. 1 µm lange.

Entodiniomorphe protozoer optager primært føde i form af partikler som bakterier, stivelseskorn og cellulose. De er kendetegnet ved, at de har en cilial zone i den nederste ende af cellen og kan opnå størrelser på helt op til 500 µm. Protozoerne i vommen deltager i omsætningen af foderets forskellige bestanddele i konkurrence med bakterierne og kan omsætte både sukker, stivelse og cellevægskulhydrater. Protozoer kan optage stivelseskorn i cellerne, og på den måde kan de være med til at hindre et hurtigt pH-fald i vommen efter et stort indtag af stivelse og dermed have en stabiliserende indflydelse på pH i vommen. Protozoernes kvantitative rolle i omsætningen af foderets cellevægskulhydrater er usikker. Det er imidlertid vist, at adskillige af protozoerne har cellulolytisk aktivitet (Colemann, 1985).

Protozoerne i vommen optager store mængder af bakterier. Nogle bakterier lever i symbiose med protozoerne, og en del af protozoernes omsætning er derfor baseret på bakterielle enzymer. I andre tilfælde dækker indtagne bakterier protozoernes proteinbehov og vil dermed reducere den mængde bakterieprotein, koen har til rådighed for fordøjelse i tyndtarmen. Coleman (1975) viste, at omfanget af optagelsen af bakterier kunne andrage helt op til 1 % af den totale vompopulation af bakterier pr. minut, hvoraf halvdelen af det mikrobielle protein blev indlejret i protozoernes celle og den anden halvdel blev tilbageført til vommiljøet, hvor det igen kan indgå i omsætningen. Protozoernes kvantitative betydning for dyrets proteinforsyning gennem tilførsel af protein til tyndtarmen anses for begrænset, da en stor del af protozoerne lyserer i vommen og dermed ikke passerer ud af vommen. Leng (1982) viste i et forsøg med radioaktivt mærkede protozoer, at omfanget af protozoceller, der lyserede i vommen, androg 65 %. Undersøgelser som denne synes at antyde, at protozoerne i vommen blot kan anses for at være et ekstra led i fødekæden, og at de dermed ikke bidrager med nogen væsentlige fordele for værtsdyret. Dette er en af grundene til den store indsats, der har været for at finde veje for en defaunering af vommen (Van Nevel & Demeyer, 1988; Hobson & Jouany, 1988) og dermed en mulighed for at øge tilførslen af mikrobielt protein til tyndtarmen pr. omsat mængde substrat i vommen.

Bidraget med næringsstoffer til værtsdyret fra protozoernes omsætning i vommen er fortrinsvis eddikesyre og smørsyre samt mindre mængder af myresyre, propionsyre og mælkesyre samt H_2 og CO_2 (Williams & Coleman, 1992).

Vommens svampe

Svampe som aktive deltagere i den mikrobielle omsætning i vommen blev først påvist i 1970'erne og er således en forholdsvis ny opdagelse. Grunden til, at svampe først blev identificeret som en del af vommens mikrober på dette sene tidspunkt, var, at svampe-

nes zoosporer ved mikroskopi af vommens mikroorganismer indtil da blev antaget for at være protozoer.

Vommens svampe deltager aktivt i nedbrydningen af foderets cellevægskulhydrater, da de besidder enzymsystemer (både cellulaser og hemicellulaser), der er vigtige for denne nedbrydning. Svampene synes at være unikke blandt vommens mikroorganismer, idet de besidder evnen til at nedbryde planternes cutikula, der er det beskyttende lag på planters overflade, og dermed giver adgang til plantens indre cellemasse (Akin & Rigsby, 1987). Den kvantitative betydning af svampenes tilstedeværelse i vommen er langtfra klarlagt, men en vigtig virkning synes at være, at svampene ud over at deltage i nedbrydningen af fibre også ved deres indtrængen i plantematerialet er med til at skørne dette, og neddelingen af fibrene under drøvtygningen derved bliver mere effektiv.

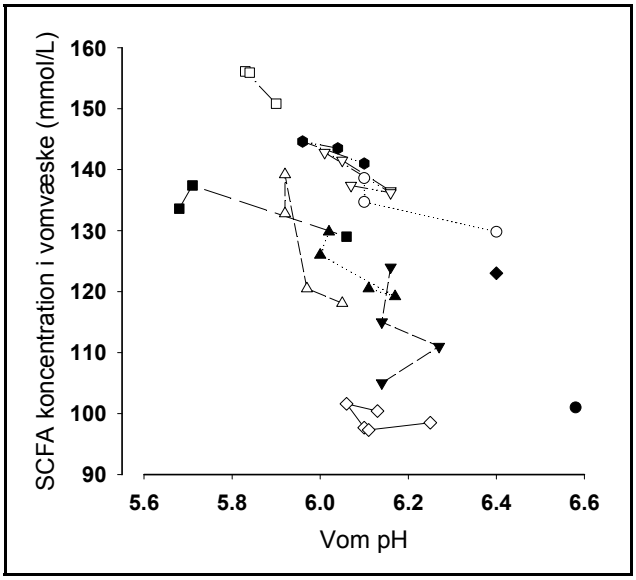
Selvom svampe synes at bidrage til en effektiv udnyttelse af foderets cellevægskulhydrater, kan de ikke betragtes som en essentiel del af vommens mikrobielle population, da dyr uden svampe i vommen ikke har påviselige effekter af dette (Orpin & Joblin, 1988). Men der kan meget vel være en positiv effekt på udnyttelsen af cellevægskulhydrater i en ration med et højt fiberindhold.

8.4. Vommens fysisk-kemiske miljø

Vi har set, at det fysisk-kemiske miljø i formaverne kan forventes at spille en afgørende rolle for fordøjelse og foderomsætning hos drøvtyggere i kraft af indflydelsen på den mikrobielle fermentering.

SCFA og vommens pH

Under normale omstændigheder vil kortkædede fedtsyrer (SCFA) være både de dominerende syrer i vommen, og SCFA-syrerester (acetat, propionat og butyrat) vil være de dominerende anioner i vomvæsken. Som illustreret i Figur 8.8, varierer SCFA-koncentrationen i vommen hos lakterende køer typisk mellem 90 og 160 mmol/l, men i ekstreme fodringssituationer (100 % kraftfoder) kan koncentrationen af SCFA stige til omkring 200 mmol/l (Kreikemeier et al., 1990). Der er nogen sammenhæng mellem SCFA-koncentrationen og pH, men set over en bred vifte af fodringssituationer er sammenhængen mellem pH og SCFA-koncentration langt fra entydig.



Figur 8.8 *Sammenhængen mellem gennemsnitlig pH i vommen og SCFA-koncentration hos lakterende vomfistulerede køer. Data fra Knowlton et al. (1998); Mowrey et al. (1999); Casper et al. (1999); Broderick et al. (1999); Murphy et al. (2000); Kristensen (2001); Rabelo et al. (2001); Reis et al. (2001); Akay & Jackson Jr (2001); Huhtanen et al. (2002); Dhiman et al. (2002).*

Vommens pH er ikke kun afgørende for forgæringsmønsteret i formaverne, men også for nedbrydningen af cellevægskulhydrater. Ved pH-værdier i vommen lavere end 6-6,2 vil de mikroorganismer, der nedbryder foderets cellevægskulhydrater, blive hæmmet med lavere vomfordøjelighed til følge (Russell & Wilson, 1996). Vommens pH vil ikke

være konstant over døgnet, men falder efter fodring. Fodres der med fuldfoder, vil pH være lavest 8 til 12 timer efter tildeling af frisk foder (Maekawa et al., 2002), hvorimod separat tildeling af kraftfoder og grovfoder eller stærk restriktiv fodring med fuldfoder vil medføre, at pH når minimum 2 til 3 timer efter fodring (Kristensen et al., 1996). Hyppig tildeling af kraftfoder kan reducere de systematiske døgnvariationer i vommens pH som demonstreret af Nørgaard (1987a,b, 1988, 1989a).

Vommens væskefortynding
En konstant udvaskning af opløste næringsstoffer (inkl. SCFA), bakterier og tungere partikler er en egenskab af helt fundamental betydning for funktionen af formavesystemet. Først og fremmest sikrer det koen en løbende forsyning af næringsstoffer for absorption i tyndtarmen, men det er også en faktor, der har betydning for fermenteringsmønsteret i formaverne, idet den konstante udvaskning af bakterier sikrer, at kun bakterier med en høj vækshastighed forbliver i vommen, og at omkring 30 % af SCFA-produktionen ikke absorberes i vommen. Hvis vommen var en isoleret blindsæk, ville langt mere af foderet ende som metan, der ikke kan anvendes af koen.

Væske, der bidrager til vommens væskefortynding, kan komme fra 4 forskellige kilder: vand i foder, drikkevand, spyt og diffusion af vand fra blodet over vomepitelet. Vand kan forlade vommen dels ved passage til bladmaven og dels ved diffusion over vomepitelet. Den totale væskefortynding i vommen vil derfor være = vand i foder + drikkevand + spytproduktion + (influx – efflux over vomepitelet). Hvordan væskeflowet fordeler sig mellem diffusion over vomepitelet og passage til bladmaven vil bl.a. afhænge af det osmotiske tryk i vommen. Alle salte og opløste metabolitter bidrager til det osmotiske tryk. Når det osmotiske tryk i formaverne er højt, vil der være en nettofluks af vand fra blodet til vommen, omvendt vil vand strømme fra vommen til blodet ved lavt osmotisk tryk.

Væskefortyndingen i vommen måles ofte med fortynding af Co-EDTA el.lign., der er et vandopløseligt, stabilt og ikke absorberbart kompleks. Vi må dog forvente, at estimater for væskefortynding med denne metode underestimerer det totale væskeflow, fordi væske, der tilflyder vommen via cardia, formentligt har større sandsynlighed for at forlade vommen end vand i vommen som gennemsnit. Der er fundet at være overensstemmelse mellem spytproduktion og væskefortynding f.eks. fandt Maekawa et al. (2002) en total spytproduktion på 240 l/dag og en væskefortynding i vommen på 211 l/dag. Men da disse køer måske drikker 100 l vand/dag, er den målte væskefortynding i vommen omkring 130 l lavere end væskeflowet til vommen. De 130 l vil kunne forklares dels ved underestimering af væskefortyndingen og dels ved absorption af vand over vomepitelet.

Buffering af SCFA i vommen
Drøvtyggeres spyt indeholder bikarbonat og fosfat i en samlet koncentration på omkring 150 mmol/l. Ved lave sekretionshastigheder er koncentrationen af de to komponenter omtrent den samme, men bikarbonat dominerer ved høj sekretionshastighed (Bailey & Balch, 1961). Ved pH i vomvæsken på 6,0 vil 94 % af SCFA i væsken være neutraliseret.

Hvis der ikke var noget fraløb af væske fra vommen, havde vi kun brug for at tilsætte buffer én gang i en drøvtyggers liv, idet SCFA fortrinsvis absorberes på syreform (se kapitel 14). Vi skulle blot én gang sikre, at den koncentration af SCFA, der er nødvendig for at 'drive' en absorption af SCFA over vomepitelet svarende til produktionen

skulle være bufferet. Lad os sige, at denne koncentration var 120 mmol/l, og at pH skulle være 6,0. Vi skulle så bruge en effektiv bufferkapacitet på 113 mmol/l (94 % af SCFA er neutraliseret). Når dette system var etableret ville der ikke være brug for mere buffer!

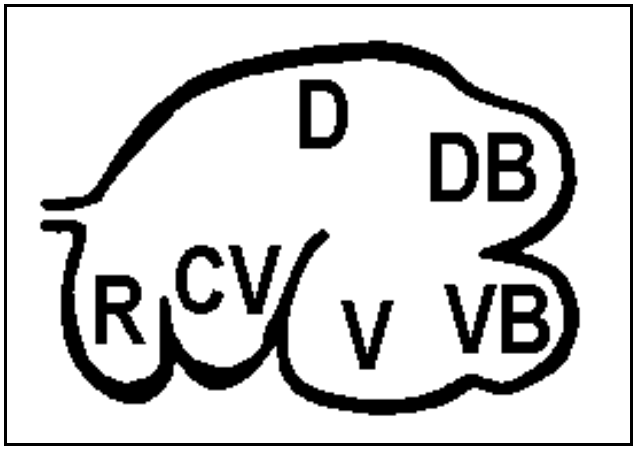
Når en drøvtygger i virkeligheden har brug for en kontinuerlig spyttilførsel, skyldes det ikke, som man ofte er tilbøjelig til at tro, produktionen af syrer i vommen, men at en stor mængde af de syrer, der er neutraliseret i vomvæsken, vaskes ud af vommen. Hvis vi regner lidt videre på eksemplet ovenfor og indregner, at vi nok har underestimeret væskefortyndingen i vommen (vi tager halvdelen af differencen mellem input og output og lægger til fortyndingen og får herved en samlet væskefortynding på 275 l/dag). Vi antager fortsat, at den gennemsnitlige SCFA-koncentration er 120 mmol/l og antager, at pH er 6,0 (94 % SCFA som syrerest). Herved får vi, at ca. 31 mol SCFA som syrerest og totalt ca. 33 mol SCFA løber fra vommen til bladmaven pr. dag som syre + syrerest. Koen i bogens eksempel producerer ca. 104 mol SCFA i formaverne (se kapitel 14), og udvaskningen svarer derfor til ca. 30 % af nettoproduktionen. Hvis vi som fundet af Bailey & Balch (1961) antager, at den samlede bufferkapacitet af spyt er 150 mmol/l (vi antager, at alt buffer er bikarbonat med pKa = 6,1, at partialtrykket for CO_2 i vommen er 75 % af atmosfærisk tryk og får herved en bikarbonatkoncentration på ca. 14 mmol/l ved pH = 6,0). Den effektive bufferkapacitet af spyt bliver herved 150 - 14 = 136 mmol/l. Antages det, at den totale spytproduktion er 240 l/dag, vil vi have ca. 33 mol bufferbase til rådighed, altså meget tæt på den mængde (31 mol) bufferet SCFA, som vi har estimeret forlader vommen dagligt. Højere spytproduktion betyder, at en større andel af væsken i vommen vil være spyt, og dermed vil der være en stigning i vommens bufferkapacitet. Men basalt set vasker spyt og indtaget vand SCFA ud af vommen, og herved vaskes så reelt bufferbase ud af vommen, der igen må erstattes af 'nyt' spyt til opretholdelse af bufferkapaciteten i vommen.

Øget spytproduktion vil bidrage til at stabilisere vommiljøet ved at vaske tunge foderpartikler (f.eks. stivelse), mikroorganismer samt omkring 30 % af SCFA-produktionen ud af vommen. Den udvaskede mængde SCFA ville ellers skulle have været absorberet over vomepitelet, hvilket ville medføre højere SCFA-koncentration i vommen og lavere pH (alt andet lige).

Vommotorik og SCFA-absorption

Bogens eksempel-ko har formentligt omkring 80 l væske og 13 kg tørstof i vommen (Maekawa et al., 2002). Et stort vomvolumen er en klar fordel, når vi ønsker store mængder grovfoder fermenteret i vommen, fordi der går flere døgn, før indtaget grovfoder er fuldt fermenteret og/eller passeret ud af vommen. Det store vomvolumen er dog på den anden side også et problem, idet ca. 70 % af de SCFA, der dannes ved fermenteringen, skal absorberes over vomepitelet. Koen har derfor et transportproblem. Hvordan får vi SCFA transporteret ud til epiteloverfladen og absorberet hurtigt nok til, at de ikke akkumuleres i vomvæsken og dermed presser pH for langt ned? Det nemmeste ville selvfølgelig være at overlade det til diffusion af SCFA i væskefasen. Denne strategi er nok god over meget kort afstand, men transporttiden for stoffers udbredelse ved diffusion stiger med afstanden i anden (afstand^2), og dette udelukker, at koen kan forlade sig på diffusion. Omrøring af vomvæsken i kraft af vomkontraktionerne (vommotorikken) er derfor afgørende for, at vomvæsken kommer i kontakt med vomepitelet.

Der skelnes mellem to hovedkontraktionsmønstre af vommen, den primære og den sekundære kontraktionscyklus. Den primære kontraktionscyklus kan ses som den cyklus, der sikrer blanding af vomindholdet og kontakt mellem vomvæske og vomepitel. Den primære kontraktionscyklus indledes med en dobbeltkontraktion af netmaven (R i Figur 8.9). Herefter løftes den cranioventrale vomsæk (CV), og den dorsale vomsæk (D) kontraheres. Kontraktionsbølgen fortsætter over den dorsale blindsæk (DB), den ventrale blindsæk (VB) og den ventrale vomsæk (V). Kontraktion et sted i vommen er kombineret med afslapning af andre vomafsnit og betyder, at materialet i vommen cirkulerer og blandes. De sekundære vomkontraktioner omfatter primært den dorsale (D) og ventrale (V) vomsæk, og disse kontraktioner er hovedsageligt knyttet til opræbning af fermentationsgasser (Ruckebusch, 1988).



Figur 8.9 *Skitse af netmave og vom. R, netmave; CV, cranioventrale vomsæk; D, dorsale vomsæk; V, ventrale vomsæk; DB, dorsale blindsæk; VB, ventrale blindsæk.*

Frekvensen af primære vomkontraktioner (baseret på målinger af dobbelt-kontraktioner i netmaven) vil ofte være i intervallet 0,7-2 kontraktionscykler pr. minut (Dado & Allen, 1993), men i forbindelse med søvnperioder og sygdom kan vomkontraktionerne helt ophøre i længere perioder (Ruckebusch, 1975). Der er sammenhæng mellem foderets fysiske struktur og frekvensen af primære vomkontraktioner i hvileperioder (Nørgaard, 1989b), og da hvile (periode hvor koen hverken æder eller tygger drøv) udgør 10-12 timer i døgnet for koen i bogens eksempel, kan dette forventes at have en ikke uvæsentlig betydning for vomvæskens eksponering for vomepitelet og dermed for koncentrationen af SCFA i vomvæsken og dennes pH. Sammenhængen mellem foderets fysiske struktur og vommens pH er derfor langtfra entydigt en funktion af drøvtygning som sådan. Især fordi der ikke ser ud til, at der er nogen klar sammenhæng mellem drøvtygningstiden og total døgnproduktion af spyt (Maekawa et al., 2002). Men ligegyldigt hvilken virkningsmekanisme, der forklarer effekten af foderets fysiske struktur, er konklusionen stadig, at fysisk struktur er af stor betydning for vomfunktionen.

Fodermidler med høj CAB-værdi

Fodermidler, der indeholder en stor mængde celleindholdsstoffer (planter høstet i vegetativt stadie eller rodfrugter), har generelt en høj CAB-værdi [estimeret som $Na^+ + K^+ - Cl^- - SO_4^{2-}$ meq/kg]. En høj CAB-værdi er et resultat af plantecellernes indhold af neutraliserede carboxylsyreholdige komponenter. I plantecellerne vil en stor del af disse carboxylsyrer være at finde som Na^+ eller K^+ salte. Ved fermenteringen i vommen vil dette forhold bestå således, at en del SCFA dannet fra disse fodermidler ikke bidrager til forsuring af vommen, men vil være neutraliseret, når de afgives til vomvæsken. Fodermidler med en høj CAB-værdi vil dermed give et højere vom-pH alt andet lige. Effekten afhænger af den faktiske CAB-værdi for rationen, men ser vi f.eks. på en græsensilage med en CAB-værdi på 400 meq/kg TS, et fordøjeligt energiindhold på 13 MJ/kg TS og

estimerer vi, at der netto produceres 5 mol SCFA/kg TS på denne ensilage, vil omkring 8 % af SCFA afgives som syrerester. En anden måde at opnå en tilsvarende effekt på er at tilsætte $NaHCO_3$ til foderet (Erdman, 1988).

Interaktion mellem ko og vom

Vommotorikken er af stor betydning for absorption af SCFA, fordi diffusion er ineffektivt over de relativt store afstande i vommen, som omtalt ovenfor. Dette betyder, at koen via nedregulering af vommotorikken kan hæmme absorption af SCFA fra vommen. Når koen til tider har interesse i at begrænse absorptionen af sin vigtigste energikilde, SCFA, skyldes det, at absorption af specielt længere SCFA (butyrat og opad) kan have dramatiske konsekvenser for koen, hvis hendes kapacitet for omsætning af disse SCFA ikke er høj nok til at følge med absorptionen. Denne effekt kan observeres dels ved inhibering af vommotorikken (Svendsen, 1973) og dels ved nedsat absorption af SCFA til portåreblodet (Kristensen et al., 1998) ved høje koncentrationer af SCFA. Problemet med dette forsvar af koens interne miljø er, at det kan virke som et tveægget sværd, hvis der er store mængder af lettilgængeligt stivelse til rådighed samtidigt med, at koen inhiberer absorptionen af SCFA. Når motorikken nedsættes, vil det medføre et øget fald i pH i vommen, og dette sammen med ufermenteret stivelse vil være ideelle betingelser for f.eks. *Streptococcus bovis*. Det lave pH, der opnås ved inhibering af vommotorikken, vil betyde, at absorptionen af butyrat og længerekædede SCFA vil blive stimuleret, når vombevægelserne genoptages, hvilket igen kan føre til inhibering, og hvis tingene gentager sig måske udvikling af decideret vomacidose. Vi ser derfor, at inhibering af vommotorikken er en nødbremse, som koen kan bruge til at beskytte sig mod for store mængder af SCFA. Vi skal helst undgå at presse koen ud i en situation, hvor hun bruger nødbremsen, for det kan forværre situationen for koen, hvis der er meget lettilgængeligt substrat til rådighed for mikroorganismerne.

8.5 Væske- og partikelpassagens betydning for den mikrobielle omsætning

Forholdene vedrørende partikelfasens ophold i og passage fra vommen er detaljeret gennemgået i kapitel 9. I dette afsnit vil mikrobernes passage ud af vommen (herunder betydningen af passagen af partikler og væske) og effekten af dette for effektiviteten af den mikrobielle syntese blive diskuteret.

Effektiviteten af såvel fordøjelse som mikrobiel syntese er afhængig af den hastighed, hvormed vommens indhold (unedbrudt foder, væske samt mikrobielt stof) passerer til de efterfølgende mave-tarmafsnit. Effektiviteten af mikrobiel syntese skal her forstås som den mængde mikrobielt stof, der overføres til tarmen pr. mængde omsat stof (f.eks. organisk stof eller kulhydrat) i vommen.

Passagen af partikler er selektiv. Sandsynligheden for, at en partikel passerer ud af vommen, øges med opholdstiden i vommen, fordi partikler ændrer størrelse og massefylde. I modsætning hertil antages det ofte, at alt væske i vommen har samme sandsynlighed for at passere ud, men væske i netmaven vil have større sandsynlighed for at passere, og der er sandsynligvis en vis forsinkelse på grund af, at opblandingen/fortyndingen i vommen tager tid. Desuden vil en stor del af væsken ikke være fri, idet en meget stor del er bundet i partikelmassen.

Den maksimale effektivitet af den mikrobielle syntese skulle i teorien blive opnået, hvis 'udskylningen' af mikrobielt stof nogenlunde svarer til bakteriernes delingshastighed. Det er således også velkendt, at en

øget væskepassage kan øge effektiviteten af den mikrobielle syntese i 'continuous culture' in vitro systemer. Således fandt Shriver et al. (1986) en øgning i g mikrobiel N produceret pr. kg fordøjet fedtfri organisk stof fra 19,8 til 27,0 ved en øgning af væskepassagehastigheden fra 4 til 16 %/time, hvorved partikelpassagehastigheden samtidig blev øget fra 3,3 til 5,6 %/time. Væskepassagehastigheden regnes normalt for at være den vigtigste faktor, der bestemmer effektiviteten af den mikrobielle syntese. Men det er dog ikke helt klart, hvorvidt passagen af væskefasen eller partikelfasen har størst betydning. Således fandt Crawford et al. (1980), at partikelpassagen var af mindst lige så stor betydning som væskepassagen. Disse resultater er fundet under kunstige forhold, hvor passagen af væske og partikler kan reguleres uafhængigt. In vivo hænger passagen af væske og partikler sammen, idet det er væsken, der skyller partiklerne ud, men sammenhængen er ikke fuldstændig. Så hvorvidt passagen af mikrober er mere associeret med den ene fraktion end med den anden er derfor stadig uafklaret (Crawford et al., 1980).

Tørstofoptagelsen er en af de væsentlige faktorer, der er bestemmende for passagehastighed. Øget tørstofoptagelse vil øge passagehastigheden af såvel partikler (Weisbjerg et al., 2002) som af væske. Foderets struktur kan også være af betydning, idet øget drøvtygning specielt ved lav foderoptagelse øger spytsekretionen og dermed vommens gennemstrømning af væske. Yderligere kan høj indtagelse af f.eks. salte øge væskeoptagelsen og øge væskepassagehastigheden (Broudiscou & Jouany, 1995). Passagehastighed af partikler afhænger foruden af tørstofoptagelsen også af hvilke grovfodermidler, der fodres med. Men generelt bliver den gennemsnitlige opholdstid i vommen af INDF (INDF er ufordøjeligt NDF) som markør for partikelpassagen reduceret med 2 timer hver gang foderoptagelsen øges med 1 kg tørstof (Weisbjerg et al., 2002).

I Figur 8.10 er sammenhængen mellem såvel væskepassagehastighed og foderoptagelse (Figur 8.10 a) som sammenhængen mellem væskepassagehastighed og INDF (partikel) passagehastighed (Figur 8.10 b) vist.

En statistisk analyse på materialet i Figur 8.10 a og b, hvor effekten af forsøg og fodermiddel er trukket ud, viser følgende sammenhæng:

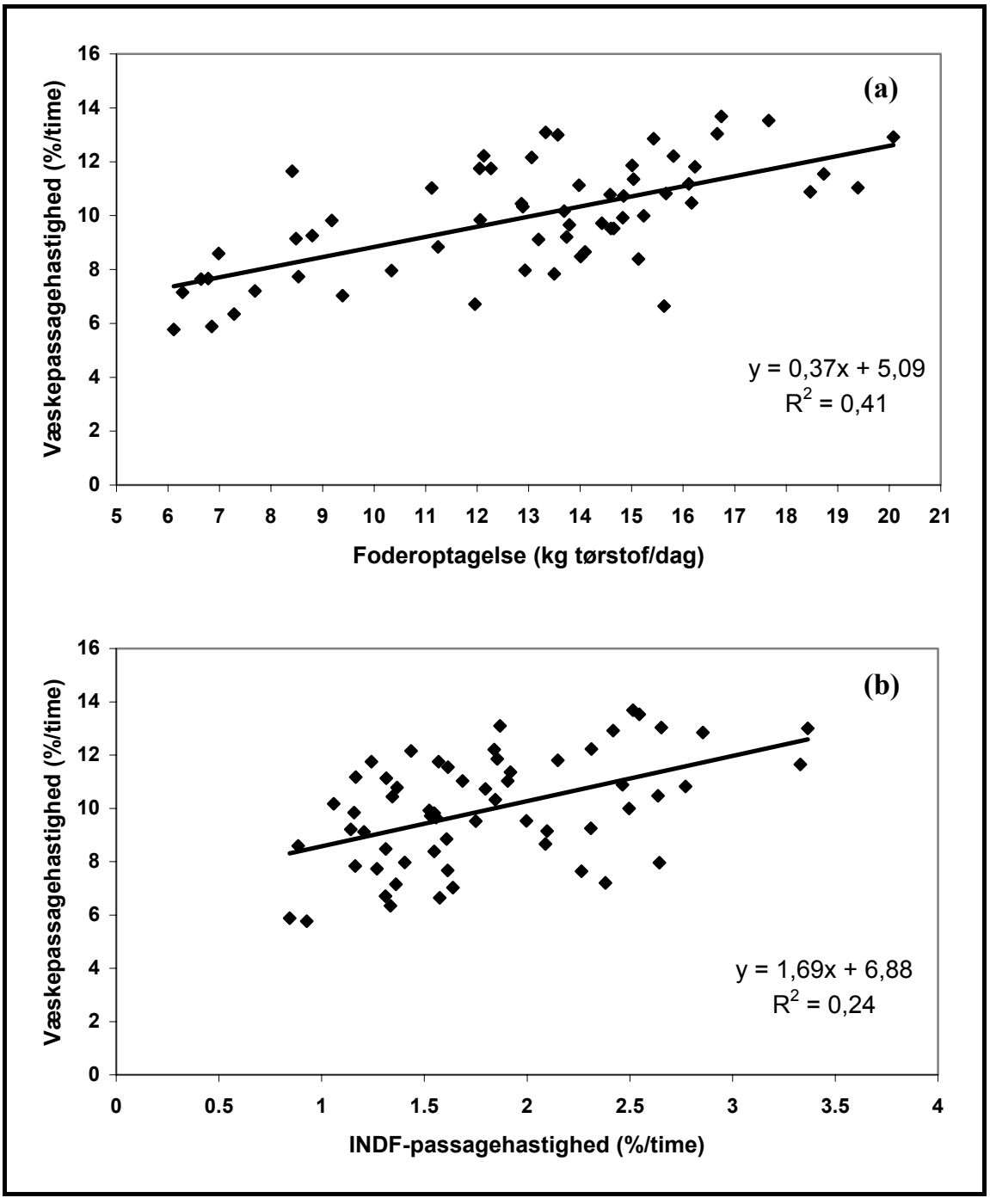
Væskepassagehastighed (%/h) =
5,09 + 0,37(optaget tørstof, kg)

Væskepassagehastighed (%/h) =
4,42 + 3,05(INDF-passagehastighed, %).

Årsagen til, at effektiviteten af den mikrobielle syntese kan øges ved en øgning af passagen, er, at bakteriepuljens vedligeholdsbehov reduceres ved en hurtigere udvaskning, og især at de vaskes ud, før de når at lysere pga. død (autolyse), predation af protozoer eller bakteriofag-angreb (Wells & Russell, 1996). Hvis bakterierne lyserer i vommen, vil de selv indgå som substrat for omsætning i vommen og ikke blive fordøjet af koen.

Ovenstående gælder for vombakterier. For protozoer og svampe er situationen anderledes. Svampe (bortset fra sporer) vil, i det omfang de forlader vommen, sandsynligvis gøre det som mycelium i partikler, dvs. langsommere end væske, og dette passer godt med, at svampe har et langt generationsinterval. Svampe ville således ikke kunne kolonisere vommen, hvis de var i væskefasen. Protozoer udgør en meget varierende andel af vommens biomasse og kan variere fra en meget begrænset andel til at udgøre lige så meget som bakterier (Jouany & Ushida, 1999). Men protozoerne tilbageholdes tilsyneladende i vommen og/eller lyserer

hurtigt (Wells & Russell, 1996). Protozoer vil derfor normalt udgøre en meget begrænset del af den mikrobielle biomasse, der tilføres tyndtarmen.



Figur 8.10 *Sammenhængen mellem væskepassagehastighed og henholdsvis tørstofoptagelse (a) og INDF-passagehastighed (b) (Weisbjerg & Lund, ikke publiceret).*

Alt andet lige må det således forventes, at en øget passagehastighed, og især en øget væskepassagehastighed, vil øge effektiviteten af den mikrobielle syntese og dermed mængden af mikrobielt stof, der tilføres tyndtarmen. Dette vil betyde en reduktion i såvel energitabet ved forgæring i vommen som i produktionen af SCFA, således at koens næringsstofforsyning ændres til mindre forsyning med SCFA og større forsyning med aminosyrer og mikrobielt kulhydrat.

8.6 Produktion af SCFA i vommen

At forudsige produktionen af SCFA i vommen ud fra eksakte biokemiske sammenhænge er en meget vanskelig og kompleks opgave. Løsningen af denne opgave er dog af helt fundamental betydning for udvikling af mere præcise næringsstofbaserede fodervurderingssystemer for kvæg. I eksisterende simuleringsmodeller anvendes empiriske sammenhænge mellem dannelsen af SCFA og den mikrobielle nedbrydning af foderkomponenter som sukker, stivelse og cellevægge (Danfær, 1990), eller en overordnet forgæringsprofil for det forgærede kulhydrat gættes via en karakteristik af rationen (Beever, 1993) (Tabel 8.5). Langt det meste SCFA dannes ved forgæring af kulhydrat, men også aminosyrer nedbrydes i vommen og er bl.a. substrat for isobutyrat, 2-metylbutyrat og isovalerat.

I litteraturen findes en række bud på forgæringsligninger Den prædiktive værdi er dog meget begrænset og ingen vommodel kan i dag forudsige forgæringsmønsteret i vommen med nogen god præcision (Baker & Dijkstra, 1999).

Forgæringen i caecum og colon forventes at følge samme mønster som forgæringen i formaverne, dog må metandannelsen forventes at være relativt mindre.

Tabel 8.5 *Eksempel på forgæringsligninger for kulhydratforgæring ved forskellige foderrationer. Enheden er mol C i produkt pr. mol C i substrat (Beever, 1993). Der er angivet et forventet ATP-udbytte for mikroorganismerne ved de forskellige forgæringsmønstre samt acetat:propionat:butyratforholdet i procent*

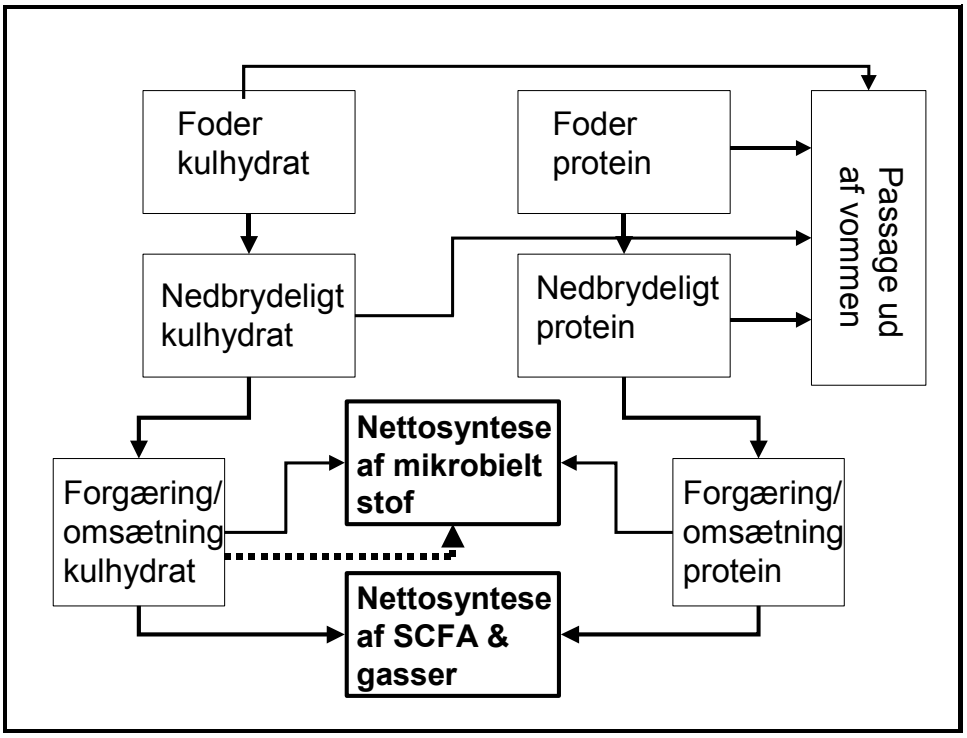
	Foderration med højt indhold af:		
mol C/mol C	Melasse (sukker)	Korn (stivelse)	Grovfoder (cellevægge)
Acetat	0,313	0,300	**0,447**
Propionat	0,200	**0,350**	0,225
Butyrat	**0,220**	0,133	0,073
Metan	0,090	0,063	0,102
CO_2	0,177	0,154	0,153
mol ATP/mol C	0,750	0,730	0,770
Acetat:Propionat:Butyrat (%)	56:24:20	50:39:11	70:24:6

Sukker 35,087 mol C /kg, stivelse 37,037 mol C /kg og cellevægge 37,037 mol C /kg.

Beregning af mængden af SCFA tilgængelig for absorption

Figur 8.11 illustrerer en simpel model, der beskriver vomomsætningen af kulhydrat- og proteinkulstof med henblik på estimering af nettoproduktionen af SCFA. Kulhydrat og protein, der indtages med foderet, kan opdeles i en ikke-nedbrydelig fraktion, som passerer ud af vommen og en nedbrydelig fraktion, der enten passerer ud af vommen eller omsættes/forgæres af mikroorganismerne. Nettoforbruget af kulstof i den mikrobielle biosyntese estimeres ud fra mikrobernes syntese af råprotein, der antages at være en konstant fraktion af den forgærede mængde kulhydrat [179g (N x 6,25) / kg totalt fordøjet kulhydrat; parameter i AAT/PBV-systemet]. Kulhydratforgæringens drivende kraft (ATP-syntese) på den mikrobielle biosyntese er illustreret ved den stiplede pil i figuren. Under forudsætning af, at det mikrobielle tørstof er sammensat af 15 % aske, 51 % råprotein, 5 % langkædede fedtsyrer og 29 % kulhydrat (organisk rest), forbruges 12,4 mol C i den mikrobielle biosyntese for hvert kg kulhydrat forgæret. Kulstoffet, der indgår i den mikrobielle biosyntese, vil stamme fra foderets kulhydrat, protein og fedt.

I modellen (Figur 8.11) stammer 50 % af mikrobernes kulstofforbrug fra puljen af forgærbart kulhydrat (og fedt der ikke er vist) og de resterede 50 % fra puljen af forgærbart protein. Nettosyntesen af SCFA og forgæringsgasser kan herefter estimeres ved applicering af ovenstående forgæringsligninger på restfraktionerne af forgærbart kulhydrat og forgærbart protein. Dette løsningsforslag er baseret på simulering af omsætningen af en foderration bestående af byg, rapskage og kløvergræsensilage under anvendelse af simuleringsmodellen 'Karoline' (Danfær, 1990). Som tommelfingerregel kan det forventes, at ca. 45 % af den fordøjelige energi genfindes i SCFA reelt absorberet over epitelerne i mave-tarmkanalen.



Figur 8.11 *Skitse af kulstofflowet fra foder til mikrobielt stof, SCFA og gasser i vommen.*

8.7 Afslutning

Den mikrobielle omsætning i formaverne indgår sammen med koen og foderet i et meget komplekst samspil. Studier af formavernes biokemi og mikrobiologi har givet os informationer om nogle af de mikroorganismer, der deltager i omsætningen, hvilke substrater de nedbryder og hvilke slutprodukter, der produceres. Vi har også fået et detaljeret kendskab til mange af de reaktioner, der forløber i formaverne fra substrat til slutprodukt.

Spørgsmålet er så, hvad dette har bragt os, og hvordan det kan udnyttes i den praktiske fodring af drøvtyggere? Svaret gives af en af "the grand old men" inden for vommikrobiologien, (Hobson, 1988) "By and large, the work of the rumen microbiologists has not lead to great advances in animal feeding, except in so far as it has emphasised that in feeding a ruminant one is primarily feeding a microbial community".

Fremtiden vil forhåbentlig bringe os et skridt videre, således at kendskabet til mikroorganismerne i vommen, deres nedbrydning af forskellige substrater, samspillet mellem de forskellige mikroorganismer og mange andre faktorer vil sætte os i stand til at forudsige, hvilke næringsstoffer koen reelt absorberer ved en given fodring. Modellering af omsætningen i formaverne er af fundamental betydning for løsning af denne vigtige opgave.

8.8 Refercener

Akay, V. & Jackson Jr., J.A. 2001. Effects of nutrients and waxy corn hybrids on the rumen fermentation, digestibility and lactational performance of dairy cows. J. Dairy Sci. 84, 1698-1706.

Akin, D.E. & Rigsby, L.L. 1987. Mixed fungal populations and lignocellulosic tissue degradation in the bovine rumen. Appl. Environ. Micribiol. 53, 1987-1995.

Bailey, C.B. & Balch, C.C. 1961. Saliva secretion and its relation to feeding in cattle 1. The composition and rate of secretion of parotid saliva in a small steer. Brit. J. Nutr. 15, 371-382.

Baker, S.K. & Dijkstra, J. 1999. Dynamic aspects of the microbial ecosystem of the reticulo-rumen. In: Nutritional Ecology of Herbivores. Jung, H.-J.G. & Fahey, G.C. Jr. (eds.). Savoy, IL, American Society of Animal Science, 261-311.

Beever, D.E. 1993. Rumen function. In: Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism. Forbes, J.M. & France, J. (eds.). Wallingford, CAB International, 187-215.

Broderick, G.A., Koegel, R.G., Mauries, M.J.C., Schneeberger, E. & Kraus, T.J. 1999. Effect of feeding macerated alfalfa silage on nutrient digestibility and milk yield in lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 82, 2472-2485.

Broudiscou, L. & Jouany, J.P. 1995. Reassessing the manipulation of protein synthesis by rumen microbes. Reprod. Nutr. Dev. 35, 517-535.

Casper, D.P., Maiga, H.A., Brouk, M.J. & Schingoethe, D.J. 1999. Synchronization of carbohydrate and protein sources on fermentation and passage rates in dairy cows. J. Dairy Sci. 82, 1779-1790.

Colemann, G.S. 1975. The interrelationship between rumen ciliate protozoa and bacteria. In: Digestion and metabolism in the ruminant, McDonald, I.W. & Warner, A.C.I. (eds.). Armidale. University of New England Publishing Unit, 149-164.

Colemann, G.S. 1985. The cellulase content of 15 species of entodiniomorphid protozoa, mixed bacteria and plant debris isolated from the ovine rumen. J. Agric. Sci. 104, 349-360.

Crawford, R.J., Hoover, W.H. & Junkins, L.L. 1980. Effects of solids and liquid flows on fermentation in continuous cultures. II. Nitrogen partition and efficiency of microbial synthesis. J. Anim. Sci. 51, 986-995.

Czerkawski, J.W. 1986. An Introduction to Rumen Studies, Oxford. Pergamon Press, 236 pp.

Dado, R.G. & Allen, M.S. 1993. Continuous computer acquisition of feed and water intakes, chewing, reticular motility, and ruminal pH in cattle. J. Dairy Sci. 76, 1589-1600.

Danfær, A. 1990. A Dynamic Model of Nutrient Digestion and Metabolism in Lactating Dairy Cows. 671. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg.

Dhiman, T.R., Zaman, M.S., MacQueen, L.S. & Boman, R.L. 2002. Influence of corn processing and frequency of feeding on cow performance. J. Dairy Sci. 85, 217-226.

Erdman, R.A. 1988. Dietary buffering requirements of the lactating dairy cow: A review. J. Dairy Sci. 71, 12, 3246-3266.

Hespell, R.B., Akin, D.E. & Dehority, B.A. 1996. Bacteria, fungi and protozoa of the rumen. In: Gastrointestinal microbiology, Vol. 2, Gastrointestinal microbes and host interaction, Macie, R.I., White, B.A. & Isaacson, R.E. (eds.). New York. International Thomson Publishing, 59-141.

Hobson, P.N. 1988. The future. In: The rumen microbial ecosystem, Hobson, P.N. (ed.). London. Elsevier Applied Science, 513-518.

Hobson, P.N. & Jouany, J.P. 1988. Models, mathematical and biological, of the rumen function. In: The rumen microbial ecosystem, Hobson, P.N. (ed.). London. Elsevier Applied Science, 461-512.

Huhtanen, P., Vanhatalo, A. & Varvikko, T. 2002. Effects of abomasal infusions of histidine, glucose, and leucine on milk production and plasma metabolites of dairy cows fed grass silage. J. Dairy Sci. 85, 204-216.

Hungate, E.R. 1966. The rumen and its microbes, New York. Academic Press.

Jouany, J.P. & Ushida, K. 1999. The role of protozoa in feed digestion - Review. Asian-Australian J. Anim. Sci. 12, 113-128.

Knowlton, K.F., Glenn, B.P. & Erdman, R.A. 1998. Performance, ruminal fermentation, and site of starch digestion in early lactation cows fed corn grain harvested and processed differently. J. Dairy Sci. 81, 1972-1984.

Kohn, R.A. & Boston, R.C. 2000. The role of thermodynamics in controlling rumen metabolism. In: Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals, McNamara, J.P., France, J. & Beever, D.E. (eds.). CABI Publishing, 11-24.

Kreikemeier, K.K., Harmon, D.L., Brandt Jr., R.T., Nagaraja, T.G. & Cochran, R.C. 1990. Steam-rolled wheat diets for finishing cattle: Effects of dietary roughage and feed intake on finishing steer performance and ruminal metabolism. J. Anim. Sci. 68, 2130-2141.

Kristensen, N.B. 2001. Rumen microbial sequestration of [2-13C]acetate in cattle. J. Anim. Sci. 79, 2491-2498.

Kristensen, N.B., Danfær, A. & Agergaard, N. 1996. Diurnal patterns of ruminal concentrations and portal appearance rates of short-chain fatty acids in sheep fed a hay or a concentrate/straw diet in two meals daily. Acta Agr. Scand. Sect. A. 46, 227-238.

Kristensen, N.B., Danfær, A. & Agergaard, N. 1998. Short-chain fatty acids in sheep: Portal appearance rates following high intraruminal loads. Acta Agr. Scand. Sect. A, 48, 165-174.

Leng, R.A. 1982. Dynamics of protozoa in the rumen of sheep. Brit. J. Nutr. 48, 399-415.

Maekawa, M., Beauchemin, K.A. & Christensen, D.A. 2002. Effect of concentrate level and feeding management on chewing activities, saliva production, and ruminal pH of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 85, 1165-1175.

Mann, S.O. 1963. Some observations on the airborne dissemination of rumen bacteria. J. Gen. Microbiol., 33. IX

Moore, W.J. 1972. Physical Chemistry. 5th edik. Longman, Lowe & Brydone, 977 pp.

Mowrey, A., Ellersieck, M.R. & Spain, J.N. 1999. Effect of fibrous by-products on production and ruminal fermentation in lactating dairy cows. J. Dairy Sci., 82, 2709-2715.

Murphy, M., Åkerlind, M. & Holtenius, K., 2000. Rumen fermentation in lactating cows selected for milk fat content fed two forage to concentrate ratios with hay or silage. J. Dairy Sci. 83, 756-764.

Nørgaard, P. 1987a. The influence of level of feeding and physical form of the feed on the reticulorumen fermentation in dairy cows fed 12 times daily. Acta Agr. Scand. 37, 353-365.

Nørgaard, P. 1987b. Reticulo-rumen fermentation in dairy cows fed 12 times daily with 4 types of roughages supplemented with straw and concentrates. Acta Agr. Scand. 37, 449-461.

Nørgaard, P. 1988. Reticulo-rumen fermentation in dairy cows fed 12 times daily with 3 types of roughages supplemented with straw and concentrates. Acta Agr. Scand. 38, 101-114.

Nørgaard, P. 1989a. Influence of physical form of the ration on ruminal ingesta and ruminal fermentation in lactating cows fed 12 times daily. Acta Agr. Scand. 39, 441-448.

Nørgaard, P. 1989b. The influence of physical form of ration on chewing activity and rumen motility in lactating cows. Acta Agr. Scand. Sect. A. 39, 187-202.

Orpin, C.G. & Joblin, K.N. 1988. The rumen anaerobic fungi. In: The rumen microbial ecosystem, Hobson, P.N. (ed.). London. Elsevier Applied Science, 129-150.

Rabelo, E., Bertics, S.J., Mackovic, J. & Grummer, R.R. 2001. Strategies for increasing energy density of dry cow diets. J. Dairy Sci. 84, 2240-2249.

Reis, R.B., San Emeterio, F., Combs, D.K., Satter, L.D. & Costa, H.N. 2001. Effects of corn particle size and source on performance of lactating cows fed direct-cut grass-legume forage. J. Dairy Sci. 84, 429-441.

Ruckebusch, Y. 1975. Motility of the ruminant stomach associated with states of sleep. In: Digestion and Metabolism in the Ruminant, McDonald, I.W. & Warner, A.C.I. (eds.). Armidale. University of New England Publishing Unit, 77-90.

Ruckebusch, Y. 1988. Motility of the gastrointestinal tract. In: The Ruminant Animal Digestive Physiology and Nutrition, Church, D.C. (ed.). Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc., 64-107.

Russell, J.B. & Wilson, D.B. 1996. Why are ruminal cellulytic bacteria unable to digest cellulose at low pH? J. Dairy Sci. 79, 1503-1509.

Shriver, B.J., Hoover, W.H., Sargent, J.P., Crawford, R.J. Jr. & Thayne, W.V. 1986. Fermentation of a high concentrate diet as affected by ruminal pH and digesta flow. J. Dairy Sci. 69, 413-419.

Stewart, C.S. & Bryant, M.P. 1988. The rumen bacteria. In: The rumen microbial ecosystem, Hobson, P.N. (ed.). London. Elsevier Applied Science, 21-76.

Svendsen, P. 1973. The effect of volatile fatty acids and lactic acid on rumen motility in sheep. Nord. Vet.-Med. 25, 226-231.

Van Nevel, C.J. & Demeyer, D.I. 1988. Manipulation of rumen fermentation. In: The rumen microbial ecosystem, Hobson, P.N. (ed.). London. Elsevier Applied Science, 387-444.

Weisbjerg, M.R., Lund, P. & Hvelplund, T. 2002. Effect of feed intake on mean retention time of fibre in the rumen. J. Dairy Sci. 85, Suppl. 1, 318 (abstract).

Wells, J.E. & Russell, J.B. 1996. Why do many ruminal bacteria die and lyse so quickly. J. Dairy Sci. 79, 1487-1495.

Williams, A.G. & Coleman, G.S. 1988. The rumen protozoa. In: The rumen microbial ecosystem, Hobson, P.N. (ed.). London. Elsevier Applied Science, 77-128.

Williams, A.G. & Coleman, G.S. 1992. The rumen protozoa. New York. Springer-Verlag.

Kulhydratomsætningen i mave-tarmkanalen

9

af Martin Riis Weisbjerg, Peter Lund og Torben Hvelplund

Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

Forkortelser: NDF = neutral detergent fiber; INDF = ufordøjeligt NDF; DNDF = fordøjeligt NDF; k_p = hastighedskonstant for passage; k_d = hastighedskonstant for nedbrydning; FK = fordøjelighedskoefficient; SCFA = kortkædede fedtsyrer

9.1 Indledning

Kulhydraterne udgør en meget stor del af drøvtyggernes foderration og vil typisk udgøre ca. 75 % af det organiske stof. Kulhydraterne er den væsentligste energikilde for den mikrobielle omsætning i formaverne og bidrager både med energi til syntese af mikrobielt stof og med kulstofatomer til produktionen af kortkædede fedtsyrer (SCFA). Desuden er forholdet mellem cellevægskulhydrater og letfordøjelige kulhydrater som sukker og stivelse afgørende for vommiljøet. Høj tildeling af letfordøjelige kulhydrater kan medføre vomacidose, mens cellevægskulhydraterne er den væsentligste kilde til struktur (f.eks. tyggetid) i rationen og bidrager til et stabilt vommiljø.

9.2 Kulhydraternes opbygning og forekomst

Følgende gennemgang er overvejende baseret på Knudsen (1993; 1997) og Van Soest (1994). Klassificeringen af kulhydrater er vist i Figur 9.1. Med hensyn til strukturformler for kulhydraterne henvises til lærebøger, f.eks. Van Soest (1994) og McDonald et al. (1995).

Kulhydrater omfatter vidt forskellige grupper såsom celleindholdsstofferne mono-, di- og oligosakkarider, stivelse og fruktaner samt cellevægsstofferne β-glukaner, pektinstoffer, cellulose og hemicellulose. Kulhydrater er en meget heterogen stofgruppe, både kemisk og især med hensyn til tilgængeligheden i de forskellige mave-tarmafsnit, som vist i Tabel 9.1. Cellevægskulhydraterne kan ikke nedbrydes af dyrenes egne fordøjelsesenzymer og er kun tilgængelige gennem en mikrobiel forgæring i vom og blind-tyktarm. Med hensyn til celleindholdskulhydrater kan dyrenes eget system fordøje monosakkarider, stivelse og fruktaner, mens der kan være en begrænset fordøjelighed (enzymatisk kapacitet) for visse disakkarider (f.eks. sukrose) og oligosakkarider, som følge af en begrænset enzymkapacitet i tyndtarmen.

Kulhydrater i celleindholdet

Mono- og disakkarider

De to vigtigste monosakkarider i fodermidler til kvæg er glukose og fruktose. Monosakkarider findes i små mængder i de fleste fodermidler, men i grovfodermidler kan der være betydelige mængder, som vist for græsmel i Tabel 9.2. I ensilerede produkter vil en stor del af sukkeret være omsat til forgæringsprodukter, fortrinsvis mælkesyre i vellykket ensilage, men også eddikesyre, smørsyre og etanol.

De vigtigste disakkarider er sukrose (alm. sukker, glukose-fruktose), maltose (glukose-glukose) og laktose (galaktose-glukose). Sukrose udgør den væsentligste del af fodermidler som fodersukkerroer og melasse. Laktose er mælkesukker og udgør en betydelig del af tørstoffet i mælk og opkoncentreres i fodermidler som skummetmælk og især valle. Maltose dannes som nedbrydningsprodukt ved hydrolyse af stivelse.

Sukre	Monosakkarider	Trioser $C_3H_6O_3$	Glyceraldehyd Dihydroxyacetone	
		Tetroser $C_4H_8O_4$	Erytrose	
		Pentoser $C_5H_{10}O_5$	Arabinose Xylose Xylulose Ribose Rilulose	
		Hexoser $C_6H_{12}O_6$	Glukose Galaktose Mannose Fruktose	
		Heptoser $C_7H_{14}O_7$	Sedoheptulose	
	Disakkarider	Sukrose Laktose Maltose Cellobiose		
	Oligosakkarider	Trisakkarider	Raffinose Kestose	
		Tetrasakkarider	Stakyose	
		Pentasakkarider	Verbaskose	
Ikke sukre	Polysakkarider	Homoglykaner	Arabinaner	
			Xylaner	
			Glukaner	Stivelse Dextriner Glykogen Cellulose β-glukaner
			Fruktaner	Inulin Levan
			Galaktaner Mannaner Glukosaminer	
		Heteroglykaner	Pektinstoffer Hemicellulose Hyaluronsyre Chondroitin	
	Komplekse kulhydrater	Glykolipider Glykoproteiner		

Figur 9.1 *Klassificering af kulhydrater. Modificeret efter McDonald et al. (1995).*

Tabel 9.1 *Tilgængeligheden af kulhydrater i forskellige mave-tarmafsnit hos drøvtyggere*

	Vom	Tyndtarm	Blind-tyktarm
Celleindholdskulhydrater			
Monosakkarider	høj	(høj)[1)]	(høj)[1)]
Disakkarider	høj	(afhængig af disakkarid)[1]	(høj)[1)]
Oligosakkarider	høj	?	(høj)[1)]
Stivelse	variabel-høj	variabel	variabel
Fruktaner	høj	(?)[1)]	(høj)[1)]
Cellevægskulhydrater			
β-glukaner	høj	0	(høj)[1)]
Pektiner	høj	0	(høj)[1)]
Cellulose	variabel	0	variabel
Hemicellulose	variabel	0	variabel

[1)] Meget lidt vil nå nedre tarmafsnit.

Oligosakkarider
Oligosakkarider består af 3-10 sukkermolekyler. De vigtigste oligosakkarider i fodermidler til kvæg er raffinose, stakyose og verbaskose. Indholdet af raffinose (galaktose-glukose-fruktose) er begrænset i de fleste fodermidler, men kan være op til ca. 5 % af tørstof i bomuldsfrøkage (Knudsen, 1993). Stakyose (galaktose-galaktose-glukose-fruktose) udgør omkring 5 % af tørstoffet i sojaskrå (Tabel 9.2) og lupin (Knudsen, 1997). Verbaskose (galaktose-galaktose-galaktose-glukose-fruktose) findes i niveauer på omkring 3 % af tørstoffet i hestebønner og ærter (Knudsen, 1997).

Stivelse
Stivelse er en vigtig oplagsnæring i mange planter. Stivelse består af amylose og amylopektin, der begge er polymere af glukose. I amylose er glukoseenhederne forbundet med α-1-4 bindinger, hvilket giver en lineær struktur, der gør, at amylosen kan danne lange heliksformede konformationer. I amylopektin er glukoseenhederne forbundet med både α-1-4 og med α-1-6 bindinger. α-1-6 bindingerne forekommer for ca. hver 25 glukoseenheder og giver amylopektinen en stærkt forgrenet struktur. Amylopektin udgør normalt hovedparten af stivelsen i kornarterne, men i visse majssorter kan amylosen udgøre hovedparten. Stivelse udgør i kornarterne fra ca. 45 % af tørstoffet i havre til ca. 70 % i majs, godt 40 % i ærter og hestebønner og ca. 75 % i kartofler og tapioka (Møller et al., 2000).

Fruktaner
Fruktaner findes i lighed med stivelse som oplagsnæring i plantecellerne. Fruktaner er polymere af fruktose og findes i to former, inulin og levan. I inulin er fruktoseenhederne forbundet med β-1-2 bindinger, og i levan med β-2-6 bindinger. I både inulin og levan afsluttes med en sukroseenhed. Polymeriseringsgraden er lavere end for stivelse, og fruktaner er fuldstændigt opløselige i vand. Fruktaner findes i betydelige mængder i græs (Tabel 9.2), især i første slæt (Knudsen, 1993), og under ekstreme kolde vækstbetingelser kan indholdet af fruktaner i alm. rajgræs komme helt op på 30 % af tørstof (Van Soest, 1994).

Tabel 9.2 *Eksempler på fodermidlers kulhydratsammensætning i g/kg tørstof (Knudsen, 1997)*

	Græsmel (1 slæt)	Tørret sukkerroeaffald	Sojaskrå	Kokoskage	Rapsskrå	Byg
Sukre						
Monosakkarider	61	5	7	2	8	4
Sukrose	22	27	70	10	58	12
Raffinose	4	1	10	39	4	5
Stakyose	3	0	47	14	12	1
Verbaskose	-	-	3	1	0	-
Total sukre	90	32	137	66	82	21
Polysakkarider						
Fruktaner	60	0	-	-	-	4
Stivelse	25	0	27	18	18	587
ß-glukaner	-	-	-	-	-	42
Monosakkarider i opløselig hemicellulose inkl. pektiner[1)]						
Rhamnose	2	6	1	1	1	0
Arabinose	5	99	9	16	12	6
Xylose	0	1	2	6	4	6
Mannose	3	0	5	1	1	2
Galaktose	3	24	16	7	6	1
Glukose	2	12	6	6	9	39
Uronsyre[2)]	23	265	25	23	22	2
Sum	38	407	63	61	55	56
Monosakkarider i uopløselig hemicellulose[3)]						
Rhamnose	0	4	2	1	2	0
Arabinose	21	90	17	18	31	22
Xylose	85	13	17	54	13	50
Mannose	3	8	8	3	5	2
Galaktose	8	23	25	5	13	2
Glukose	24	0	1	2	12	8
Uronsyre	24	39	23	22	39	4
Sum	165	177	92	103	123	88
Cellulose	162	195	62	92	52	43
Total fibre[4)]	366	779	217	257	220	186

1) Opløselige, ikke stivelses, ikke cellulose polysakkarider. Opløselig ved kogning i fosfatbuffer ved pH 7,0

2) Galakturonsyre og glukuronsyre

3) Uopløselige, ikke stivelses, ikke cellulose polysakkarider

4) Bestemt som sum af ikke stivelses polysakkarider (cellulose, uopløselig hemicellulose og opløselig hemicellulose inkl. pektiner).

Kulhydrater i cellevæggen

Cellevæggens opbygning

Cellevæggen opdeles i den primære cellevæg, som ligger yderst, og den indre sekundære cellevæg. Den sekundære cellevæg udgør langt den største del af cellevæggen. Mellem cellerne sidder midtlamellen, som virker som bindelag. Midtlamellen er opbygget af primært pektiner, men i lignificerede planter vil den indeholde lignin. Den primære cellevæg er en tynd skal, som dannes i de tidlige stadier af vækst, og er derfor på dette tidspunkt meget elastisk. Den består af cellulose, pektiner og hemicellulose og kan tilsvarende midtlamellen lignificeres på et senere tidspunkt. Den sekundære cellevæg består af lag af forskellig tykkelse, som dannes efter cellevæksten er afsluttet, og er mere rigid i forhold til den primære cellevæg. Den sekundære cellevæg består primært af cellulose, hemicellulose og lignin. Den sekundære cellevæg er opdelt i 3 lag, som består af mikrofibriller, dvs. lange cellulosemolekyler, som er ensrettede. Dette medvirker til en stabilisering af planten. Plantens lignificeringsgrad stiger med udviklingstrin, og lignificeringen sker primært i midtlamellen og den primære cellevæg. Den inderste sekundære cellevæg vil derfor være mest modtagelig for mikrobiel nedbrydning, mens midtlamellen i lignificerede planter vil være mindst modtagelig, sandsynligvis som følge af en kombination af en beskyttelse fra den sekundære cellevæg og lignificering (Grenet & Besle, 1991; Chesson et al., 1995).

Pektiner

Pektiner er polymere af fortrinsvis galakturonsyre, men også en vis del rhamnose og med sidekæder af galaktose og arabinose. Pektiner er opløselige ved NDF-kogning (kapitel 4) og vil derfor ikke blive bestemt som en del af cellevægskulhydraterne ved denne analyse. Der er især et stort indhold af pektiner i fodermidler som citruspulp og roepiller, som det ses af det store indhold af uronsyre i tørret sukkerroeaffald (Tabel 9.2).

β-glukaner

β-glukaner er polymere af glukoseenheder forbundet med β-1-4 bindinger men med β-1-3 forgreninger for hver fjerde eller femte glukoseenhed, hvilket gør, at β-glukaner er stærkt forgrenede og derfor delvist opløselige i vand. β-glukaner findes blandt andet i korn (Tabel 9.2).

Cellulose

Cellulose er et polymer af glukoseenheder forbundet med β-1-4 bindinger. Dette giver lineære molekyler, der kan lejres i krystalstrukturer. Cellulose er en væsentlig del af cellevæggene og findes derfor i de fleste fodermidler, men især i grovfoder (Tabel 9.2).

Hemicellulose

Hemicellulose er et komplekst polymer, der består af fortrinsvis xylose- og arabinoseenheder forbundet med β-1-4 bindinger. Desuden indgår uronsyre. Der er bindinger til en række andre stoffer, blandt andet lignin, og det er derfor svært at give en klar definition på hemicellulose. Hemicellulose er en væsentlig del af cellevæggene.

Lignin

Lignin er ikke et kulhydrat, men medtages alligevel her på grund af, at ligninet binder sig til hemicellulose og dermed til hele cellevægskulhydratkomplekset. Lignin er polymere af kanelsyre (cinnamic acid) og afledte alkoholer.

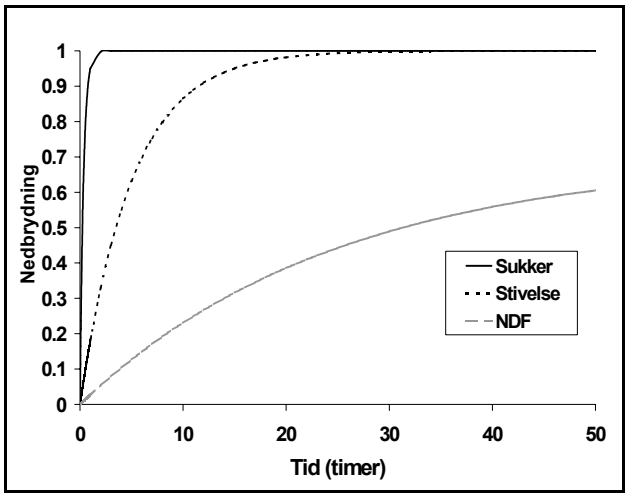
9.3 Omsætning af sukre i fordøjelseskanalen

Mono- og disakkarider kan udgøre en betydelig del af foderet til drøvtyggere og udgør en stor del af fodermidler som foderroer, melasse og valle. Også frisk græs kan indeholde betydelige mængder sukker.

Omsætning i vommen

Det er kendt, at sukker forgæres meget hurtigt i vommen sammenlignet med andre kul-

hydrater (Figur 9.2), og at man som resultat får et hurtigt pH-fald og en stigning i SCFA-koncentrationen efter fodring med fodermidler med et højt sukkerindhold.



Figur 9.2 *Sammenligning af typiske profiler for nedbrydningen i vommen for sukker (k_d 300 %/time), bygstivelse (k_d 20 %/time) og NDF for sent høstet græsensilage (k_d 4 %/time, potentiel fordøjelighed 70 %).*

Hastigheden, hvormed sukker forgæres i vommen, er kun undersøgt i få tilfælde. I 'Cornell Net Carbohydrate and Protein System' (Sniffen et al., 1992) er forgæringshastigheden k_d af sukker sat til 300 %/time (5 %/minut) baseret på resultater fra Sniffen et al. (1983). Denne hastighedskonstant er anvendt i Figur 9.2. Med hastighedskonstanterne angivet i Figur 9.2 vil halvdelen af sukkeret være omsat på 14 minutter, halvdelen af stivelsen på 3,5 timer og halvdelen af det potentielt fordøjelige NDF på 17 timer.

Maeng & Baldwin (1976) fandt en forgæringshastighed for glukose på 588 %/time. Weisbjerg et al. (1998a) undersøgte hydrolyse- og forgæringshastigheder af glukose, sukrose og laktose ved at måle reduktionen i sukkerkoncentration i vommen, efter at sukrene var givet som støddosis i vommen på malkekøer, der enten ikke var tilvænnet sukker eller var tilvænnet sukrose eller laktose, før støddoserne blev givet (Tabel 9.3).

Disakkarider skal spaltes (hydrolyseres) i monosakkarider, før de kan forgæres. Det fremgår af Tabel 9.3, at hydrolysen af sukrose er næsten momentan med hastighedskonstanter fra 1200 til 1404 %/time, hvilket svarer til 20 til 23 % pr. minut. Hydrolysen af laktose går betydeligt langsommere, 204-248 %/time, når vommen ikke er tilvænnet laktose, men dobbelt så hurtigt (540 %/time) når vommen er tilvænnet laktose. Forgæringshastigheden af monosakkariderne varierede i området fra ca. 300 til ca. 700 %/-time. Dette antyder, at for laktoses vedkommende er det hastigheden for hydrolysen af disakkaridet, og ikke hastigheden for forgæringen af monosakkariderne, der er begrænsende for forgæringen i vommen.

Sukrose hydrolyseres så hurtigt, at intet sukrose vil passere ud af vommen og nå tyndtarmen under normale fodringsbetingelser. Ved fodring med laktose kan en vis mængde laktose føres til tarmen, især hvis vommen ikke er tilvænnet laktose. I de fleste tilfælde vil overførslen til tarmen dog være begrænset. Som et eksempel kan det beregnes, at der ved en væskepassagehastighed ud af vommen på 12 %/time og en hydrolysehastighed på 248 %/time (ikke laktose tilvænnet vom fra Tabel 9.3) kun vil overføres 4,6 % af indtaget laktose til tarmen, beregnet ved en omskrivning af formel 9.1 som [12/(12+248) = 0,046]. Ved tilvænning til laktose vil kun 2,2 % af indtaget laktose overføres til tarmen [12/(12+540) = 0,022]. Når sukkeret er indeholdt i ikke-flydende fodermidler, som f.eks. foderroer, må der forventes en vis fysisk beskyttelse, der vil nedsætte både forgæringshastigheden og passagehastigheden.

Tabel 9.3 *Hastighedskonstanter for hydrolyse af disakkarider og forgæring af monosakkarider (% /time) (Weisbjerg et al., 1998a)*

	Sukker givet som støddosis					
	Glukose	Sukrose			Laktose	
Tilvænning (sukker i grundfoder)	Glukose forgæring	Sukrose hydrolyse	Glukose forgæring	Fruktose forgæring	Laktose hydrolyse	Glukose + galaktose[1)] forgæring
Ingen	422	1404	535	577	248	357
Sukrose	717	1200	408	432	204	264
Laktose	738	1328	620	580	540	696

[1)] Glukose og galaktose kunne ikke adskilles analytisk.

Så vidt vides findes der ikke målinger af hydrolyse- og forgæringshastigheder af oligosakkarider, men de forventes at være hurtigt omsættelige i vommen. Ligeledes må det forventes, at fruktaner omsættes hurtigt og næsten fuldstændigt i vommen.

Fordøjelighed i tarmen

Monosakkarider, der når tarmen, vil blive absorberet. For disakkarider er der enzymkapacitet til at spalte maltose til glukose, mens der kan være problemer med laktoseintolerans i voksne dyr (Van Soest, 1994). Da der kan overføres laktose til tarmen hos dyr, der ikke er tilvænnet laktose, som beregnet ovenfor, kan der således være risiko for, at tildeling af en stor mængde laktose uden tilvænning kan medføre diarre. Drøvtyggere mangler enzymet sukrase i tyndtarmen (Church, 1976), men med den meget hurtige hydrolyse af sukrose i vommen vil der sandsynligvis aldrig komme sukrose til tarmen.

9.4 Omsætning af stivelse i fordøjelseskanalen

Stivelse er den væsentligste bestanddel i kornarterne, majs, kartofler og tapioka og udgør desuden en væsentlig del af mange andre frø. Stivelse udgør således en betydelig del af foderet til malkekøer i Danmark.

Det er kendt, at stivelse generelt forgæres hurtigt med stor produktion af kortkædede fedtsyrer og lavt pH i vommen til følge. Derfor kan store stivelsesmængder i foderet have en negativ indflydelse både på fordøjelsen af foderets cellevægskulhydrater og på koens sundhed.

Omsætning af stivelse i vommen

Stivelse omsættes først og fremmest i vommen via mikrobiel forgæring. Både bakterier, protozoer og svampe deltager i fordøjelsen af stivelse. Protozoer kan optage hele stivelsespartikler og oplagre dem, hvilket medfører, at protozoerne kan bevirke en udjævning af stivelsesforgæringen og dermed modvirke acidose.

Da kerner af kornarterne er beskyttet af skaldelene, er det nødvendigt, at kerneindholdet blotlægges ved formaling eller valsning, for at mikroberne kan få adgang til stivelsen. Det er således kun havre, der kan opfodres som hele kerner uden nævneværdig nedgang i fordøjeligheden (Cambling, 1991). På trods af, at stivelse generelt er letomsættelig, er der dog betydelige forskelle i tilgængelighed afhængig af stivelseskilde og behandling. Dette er anskueliggjort i Tabel 9.4, der er baseret på værdier fundet i forsøg med tarmfistulerede køer.

Tabel 9.4 *Fordøjeligheder i forskellige mave-tarmafsnit hos køer for stivelse i forskellige kornsorter og ved forskellig behandling fundet i danske undersøgelser (% af stivelse, der tilføres tarmafsnittet)*

Kornart	Behandling	Vom	Tyndtarm	Blind- og tyktarm	Total FK (%)	Reference
Byg	Valset	85	81	41	97	1
Byg	Varmebehandlet	87	81	48	98	1
Byg	NaOH (4%)	67	20	39	85	1
Byg*	Valset	69			96	2
Hvede	Valset	94	87	49	100	3
Hvede	NaOH (2,5%)	74	76	66	98	3
Byg	Valset	91	70	80	99	4
Byg	Ekspanderet	91	83	64	99	4
Majs	Valset	75	(-27)	45	85	4
Majs	Ekspanderet	79	19	73	96	4

* Grovfoderet var byghelsæd

Referencer: 1) McNiven et al. (1995); 2) Weisbjerg et al. (1994); 3) Sithole, Hvelplund & Weisbjerg, upubliceret; 4) Tothi et al. (2003).

Mills et al. (1999a) fandt i et litteraturreview, at milo, majs, hvede og byg i gennemsnit havde vomfordøjeligheder på henholdsvis 48, 50, 66, og 83 % samt totalfordøjeligheder på henholdsvis 84, 77, 99 og 94 % i undersøgelser, hvor der blev fodret med tørvalset korn. De 77 % i totalfordøjelighed for majs er lavt sammenlignet med undersøgelser, hvor der er fodret med formalet majs, hvor total fordøjeligheden var 94 % (Mills et al., 1999a). Vomfordøjeligheden af stivelse fra majs i reviewet af Mills et al. (1999a) er betydeligt lavere end fundet i danske forsøg (Tabel 9.4), hvilket sandsynligvis skyldes en overvurdering af vomfordøjeligheden i det danske forsøg, idet der her er fundet en negativ tyndtarmsfordøjelighed.

I de senere år er der lavet adskillige studier over nedbrydningshastighed af stivelse i vommen målt vha. nylonposemetoden. En del af disse resultater er samlet i Tabel 9.5.

Hastighedskonstanten (k_d) for stivelsesnedbrydning vist i Tabel 9.5 giver sandsynligvis en rimelig rangering af de forskellige stivelseskilder, og rangeringen stemmer også overens med rangeringen i in vivo studierne vist i Tabel 9.4.

Tabel 9.4 og 9.5 viser klart, at stivelse fra f.eks. byg, hvede, rug og havre har en høj fordøjelighed både totalt og i vommen, mens stivelse fra f.eks. majs, ris og milokorn kan have meget lave fordøjeligheder i vommen og også totalt. Det ses også, at fordøjeligheden af især de svært tilgængelige stivelseskilder er meget afhængig af behandling, således at formaling, varmebehandling og kemisk behandling kan øge tilgængeligheden. Forskellene i stivelsens tilgængelighed skyldes fysiske forhold, først og fremmest forskelle i den proteinmatrix, der ligger omkring stivelseskornene, og vil normalt ikke kunne forklares ud fra kemiske forskelle

såsom forholdet mellem amylose og amylopektin (Cone et al., 1992; McAllister & Cheng, 1996). Stivelse fra de vanskeligt tilgængelige stivelseskilder kan gøres lettere tilgængelig ved en varmebehandling (gelatinering), hvor brintbindingerne i krystalstrukturen brydes, hvilket sker ved en opvarmning til 60-80 °C afhængig af stivelseskilde (Mills et al., 1999a). Ved afkøling kan stivelsen i visse tilfælde retrogradere til former, der er meget svært tilgængelige.

Da værdierne i Tabel 9.5 bygger på nylonposemålinger, og da der i mange af undersøgelserne har været endog meget store opløseligheder (vasketab) af stivelse, betyder det, at målingerne i mange tilfælde er udført på en begrænset del af stivelsen.

Tabel 9.5 *Hastighedskonstanter k_d (% /time) for nedbrydning af stivelse i vommen målt vha. nylonposemetoden*

Fodermiddel	Gennemsnitlig k_d	Spredning	Variationsbredde	Antal målinger	Litteraturreferencer
Byg	49	45	15-168	10	1,2,4,5,7,8,9,10
Ekspanderet byg	28	8	22-37	3	5,8
Havre*	43	64	7-138	4	1,4,7,9
Hvede	24	13	9-40	5	1,2,4,5,9
Ekspanderet hvede	13			1	5
Hvedeklid	23	3	21-25	2	4,7
Hvedehelsædsensilage			18-40	3	3
Sojabønner	14	0,3	14-15	2	6
Toastede sojabønner	6	0,8	5-6	2	6
Tapioka	12			1	4
Ærter	11	10	1-21	3	4,7,9
Hirse	8	0,1	8-9	2	4,9
Ris	8			1	4
Kartofler	7	3	5-10	2	2,4
Majs	6	3	1-12	14	1,2,4,5,6,7,8,9,10,11
Varmebehandlet majs	7	3	4-11	4	5,6,8
Majsglutenfoder	10			1	4
Frisk majshelsæd	7	3	3-10	14	11
Majsensilage	3	1	2-5	6	11
Milokorn	4	1	3-5	3	1,4,5
Varmebehandlet milo	4			1	5

* Værdierne skal tages med stort forbehold, da der for havre gennemsnitligt har været et tab på 96 % af stivelsen bare ved vask af posen, dvs. hastighedskonstanten er målt på kun 4 % af stivelsen.

Referencer: 1) Herrera-Saldana et al. (1990); 2) Alert & Poppe (1994); 3) Südekum et al. (1996); 4) Taminga et al. (1990); 5) Arieli et al. (1995); 6) Lykos & Varga (1995); 7) Cerneau & Michalet-Doreau (1991); 8) Tothi et al. (2003); 9) Mupeta, Weisbjerg & Hvelplund, upubliceret; 10) Wonterghem, M.C. (1996); 11) Thorman (2000).

Ligeledes ses det, at der for visse stivelseskilder er en meget stor variation i de opnåede hastighedskonstanter. En del af variationen skyldes sandsynligvis, at nylonposebestemmelser kan variere betydeligt mellem laboratorier, som det er vist for protein (Madsen & Hvelplund, 1994). Dette gør, at man skal være påpasselig med at bruge k_d værdierne fra nylonposestudier som absolutte størrelser.

Nylonposemetoden vil ofte overestimere k_d for lettilgængelig stivelse og generelt undervurdere k_d for svært tilgængelig stivelse. Dette er vist ved sammenligning til in vivo fordøjeligheder for forskellige stivelseskilder (Nocek & Tamminga, 1991) samt i undersøgelser, hvor der er sammenlignet til værdier opnået ved vomtømningsmetoden, som vist i Tabel 9.6.

Fordøjeligheden i vommen af stivelse vil både afhænge af hastighedskonstanten for nedbrydning og af stivelsens opholdstid i vommen. I de fleste undersøgelser, hvor nylonposeværdier er brugt som grundlag for at beregne in vivo (effektiv) fordøjelighed i vommen, er der anvendt antagelse om simpel 1. ordens passagekinetik. Imidlertid viser undersøgelser, hvor passagen af stivelse til tarmen er målt og sat i forhold til vompuljen, at der er en vis selektiv tilbageholdelse af nylig indtaget bygstivelse, samt at majsstivelse udviser en meget speciel selektiv tilbageholdelse (Tothi et al., 2003). For nærværende er det således ikke muligt at give et godt bud på stivelsens passagekinetik, da der findes meget få forsøg, hvor det er undersøgt.

Tabel 9.6 *Hastighedskonstanter k_d (% /time) for nedbrydning af stivelse i vommen opnået ved henholdsvis nylonposemetoden og vomtømningsmetoden (Weisbjerg, 1998; Tothi et al. 2003)*

	Nylonpose		Vomtømning
	11 eller 15 μm[1)]	36 μm[1)]	
Forsøg 1			
Byg	35	168	23
Majs	6	5	18
Forsøg 2			
Byg, ubehandlet	48	63	31
Byg, expanderet[2)]	24	36	40
Majs, ubehandlet	5	5	19
Majs, expanderet[3)]	4	7	27

1) Porestørrelse i nylonposen
2) 105 °C
3) 95 °C.

Fordøjelighed af stivelse i tyndtarm og blind- og tyktarm

For at kunne absorberes fra tyndtarmen skal stivelsen nedbrydes til glukose, der så absorberes over tarmcellerne via en aktiv transport. Stivelse fordøjes i tarmen ved hjælp af α-amylase fra pankreas og oligosakkaridaser samt disakkaraser udskilt fra tarmcellerne (Mills et al., 1999b). Der synes ikke at være en øvre grænse for de nedre tarmafsnits kapacitet for stivelsesfordøjelse. Således konkluderer Mills et al. (1999b) baseret på et omfattende litteraturstudie over fordøjelsen af stivelse hos malkekøer, at fordøjeligheden er uafhængig af mængden tilført tyndtarmen og med en gennemsnitlig fordøjelighed på 91 % i tyndtarm samt blind- og tyktarm i undersøgelser med niveauer på over 5 kg for stivelsestilførsel til tyndtarmen. Dette er dog i modstrid med Huntington (1997), der konkluderer, at kapaciteten for fordøjelse af stivelse i tyndtarmen er begrænsende. Forskellige stivelseskilder kan have forskellig fordøjelighed i tyndtarmen. Således viste Nocek & Tamminga (1991), at der var en klar sammenhæng mellem nedbrydningsgraden i vommen og fordøjeligheden af unedbrudt stivelse i tyndtarmen, således at stivelse, der er vanskeligt nedbrydeligt i vommen, også har en lav fordøjelighed i tyndtarmen. Imidlertid fandt Mills et al. (1999b) i deres litteraturreview baseret på malkekøer ingen klar sammenhæng mellem nedbrydningsgrad i vommen og fordøjelighed af unedbrudt stivelse i tyndtarmen. Selvom fordøjeligheden af stivelse, der passerer vommen unedbrudt, kan være lav, vil en øget mængde unedbrudt stivelse normalt altid medføre en stigning i den mængde (i kg/dag), der fordøjes i tyndtarmen (Mills et al., 1999b).

Stivelse, der passerer ufordøjet gennem tyndtarmen, vil blive udsat for mikrobiel omsætning i blind- og tyktarm, men som det ses af Tabel 9.4, kan forgæringen her ikke opveje en lav fordøjelighed indtil da.

Konsekvenser af hvor stivelsen fordøjes

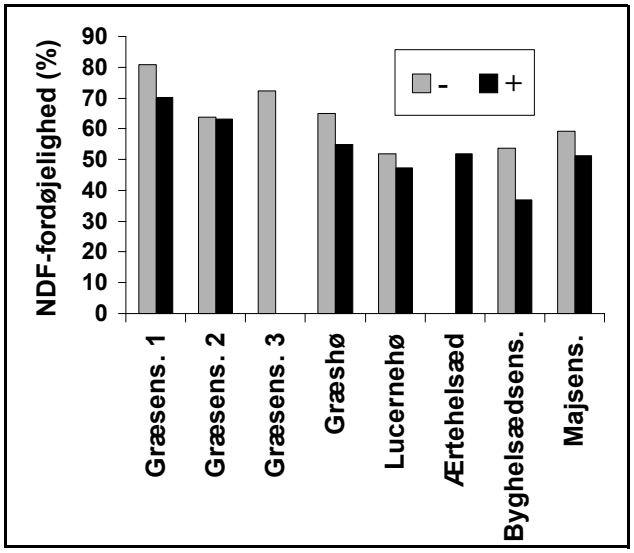
Hvis stivelsen passerer unedbrudt gennem vommen og fordøjes i tyndtarmen, kan der forventes en højere energiudnyttelse end ved mikrobiel omsætning i vommen, da forgæringstabet undgås. AAT-forsyningen vil derimod mindskes, da stivelsen så ikke er substrat for dannelse af mikrobielt protein. Stivelse, der passerer unedbrudt og ufordøjet ned til blind- og tyktarm, vil give anledning til produktion af kortkædede fedtsyrer og mikrobiel proteinsyntese i dette tarmafsnit. Det dannede mikrobielle protein vil imidlertid blive tabt med gødningen, og da der også er et forgæringstab, må stivelsesfordøjelse i blind- og tyktarm energimæssigt betragtes som uhensigtsmæssig. Stivelses- og anden kulhydratforgæring i blind- og tyktarm kan ligeledes bevirke, at kvælstofudskillelsen flyttes fra urin til gødning, dvs. i stedet for udskillelse som urinstof udskilles det som mikrobielt protein i fæces.

I situationer, hvor proteinforsyningen (AAT) ikke er begrænsende, kan det forventes, at det er fordelagtigt, at en del af stivelsesfordøjelsen flyttes fra vommen til tyndtarmen. En forskydning af fordøjelsen til tyndtarmen vil bevirke en øgning af den totale energiudnyttelse, en øgning af dyrets glukoseforsyning samt en forbedring af vommiljøet. Dette resulterer i en øget fordøjelighed af cellevægskulhydrater, herunder en øgning i forsyningen med nedbrudt protein i forhold til behovet til mikrobiel syntese. Yderligere kan absorption af glukose bevirke en reduktion i aminosyrebehovet til glukoneogenese, hvilket kan øge aminosyreforsyningen til andre behov.

9.5 Cellevægskulhydraternes nedbrydning i fordøjelseskanalen

Cellevægskulhydraterne udgør en betydelig del af normale rationer til drøvtyggere, og sammenlignet med celleindholdsstofferne er fordøjeligheden af cellevægskulhydraterne normalt lavere og mere afhængig af foderniveau, sammensætning af rationen m.m. Inden for fodermiddelvurdering til drøvtyggere er cellevægskulhydraterne i Danmark traditionelt blevet udtrykt som beregnede fordøjelige cellevægge og bestemt som en difference på baggrund af fodermidlernes kemiske sammensætning og næringsstoffernes fordøjelighed (kapitel 4). Disse potentielle in vivo fordøjeligheder er bestemt i fordøjelsesforsøg med får fodret på vedligeholdsniveau, hvor fordøjeligheden af cellevægskulhydraterne er beregnet som fordøjeligt organisk stof fratrukket indhold af sukker og stivelse samt fordøjeligt fedt og protein (kapitel 4). I den klassiske fodermiddelvurdering tildeles et fodermiddel derfor kun én fast indirekte beregnet værdi for fordøjeligheden af cellevægskulhydrater. Denne værdi skelner ikke mellem fordøjelighed i henholdsvis vom og de bagerste tarmafsnit og tager ikke hensyn til den variation, der skyldes foderniveau og rationssammensætning. Variationen i NDF-fordøjelighed, som skyldes forskelle mellem fodermidler og effekt af supplering med kraftfoder, er vist i Figur 9.3. Det ses af Figur 9.3, at der kan være en betydelig variation i NDF-fordøjeligheden, fra 81 % i letfordøjelig græsensilage, der opfodres som eneste foder, til 37 % i byghelsæd, hvor der er givet kraftfodertilskud.

Omsætningen af cellevægskulhydrater i drøvtyggeren foregår imidlertid i et komplekst økosystem og er afhængig af et dynamisk samspil mellem foderet, dyret og mikroberne i vommen og de bagerste tarmafsnit. Det er derfor vigtigt, at man kan fastlægge variationen i cellevægskulhydraternes omsætning for at kunne forudsige cellevægskulhydraternes reelle værdi i forskellige fodringssituationer.



Figur 9.3 *Total fordøjelighed af NDF for forskellige grovfodermidler med (+) eller uden (-) tilskud af kraftfoder (5 kg hvedemel og 1,5 kg sojaskrå) (Lund, 2002). (Græsens. 1 og 3 er høstet på normal høsttidspunkt, Græsens. 2 er høstet 3 uger senere end Græsens. 1).*

I international litteratur inden for fodermiddelvurdering for drøvtyggere bliver indholdet af cellevægskulhydrater ofte udtrykt på baggrund af den såkaldte NDF-analyse (Neutral Detergent Fiber) (kapitel 4), hvor celleindholdsstoffer og letomsættelige cellevægskulhydrater såsom pektiner og β-glukaner bringes i opløsning. NDF er den uopløste rest, som hovedsageligt består af hemicellulose, cellulose samt det ufordøjelige lignin (kapitel 4). I bælgplanter vil NDF-proceduren ofte underestimere indholdet af cellevægskulhydrater markant, da pektiner udgør 11-22 % af cellevægskulhydraterne (Wilson, 1994). NDF er derfor ikke et udtryk for hele cellevægsfraktionen, men kun den sværest tilgængelige del. I det efterfølgende vil den gravimetrisk bestemte NDF-fraktion blive anvendt som et udtryk for cel-

levægskulhydraterne på trods af de nævnte forskelle, da NDF er en let analyserbar størrelse, som der findes forsøgsmæssig baserede værdier for, og da NDF er en homogen fraktion med hensyn til omsætningshastighed og sikring af struktur i vommen. De opløselige cellevægskulhydrater som pektiner og β-glukaner omsættes sandsynligvis lige så hurtigt i vommen som celleindholdsstofferne.

Evnen til at omsætte cellulose findes hos en lang række bakterier, svampe og protozoer i vommen, om end nedbrydning af cellulose i vommen primært kan henføres til 3 bakteriestammer, *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus flavefaciens* og *R. albus*. Disse tre bakteriestammer, som udgør 0,3-4 % af den mikrobielle biomasse i vommen (Weimer et al., 1999), kan i modsætning til de øvrige cellulosenedbrydende bakterier næsten kun nedbryde cellulose og hemicellulose som energikilde til vækst. For ikke at blive udkonkurreret i vommen er disse bakteriestammer derfor afhængige af, at deres hastighed for nedbrydning af cellulose er højere end for de øvrige bakterier i vommen (Weimer, 1996). Tilsvarende cellulose nedbrydes hemicellulose og pektin fortrinsvis af specifikke grupper af bakterier i vommen. Weimer et al. (1999) fandt, at forskellene i størrelse og sammensætning af den cellulolytiske population af bakterier i vommen var større mellem individuelle køer end forskellen, som kunne henføres til forskelligt foder. Den enkelte ko har således en unik sammensætning af cellulolytiske bakterier i vommen (Forsberg et al., 2000).

Den maksimale hastighed for mikrobiel nedbrydning af NDF er afhængig af den kemiske sammensætning af cellevægskulhydratfraktionen samt fodermidlets fysiske struktur. Ud over faktorer, som er relateret til fodermidlet, er der også en række dyrefaktorer, som påvirker hastigheden for nedbrydning. Det kan f.eks. være drøvtygning og spytsekretion. Endelig er den mikrobielle nedbrydning afhængig af en tilstrækkelig population af mikrober, som omsætter cellevægskulhydrater, overfladeareal tilgængeligt for enzymer, mulighed for mikrobiel tilhæftning samt enzymproduktion og -aktivitet. Mikroberne får adgang til letomsættelige næringsstoffer i plantens indre via huller og sprækker i plantepartiklerne, og nedbrydningen af partiklerne sker dermed indefra og ud mod den mindre tilgængelige overflade. En mikrobiel tilhæftning og kolonisering på partiklerne er essentiel for, at nedbrydningen kan begynde, og bakterier med nedsat evne til tilhæftning har en nedsat cellulolytisk aktivitet. Ud over at bringe mikrobielt dannede enzymer i tæt kontakt med substratet medfører tilhæftningen til foderpartiklerne endvidere, at mikroberne ikke så let skylles ud af vommen (Varga & Kolver, 1997). Den primære begrænsning for mikrobiel nedbrydning af cellulose i vommen er således tilstedeværelsen af tilhæftningssteder for bakterier på foderpartiklerne (Forsberg et al., 2000).

Ud over bakterier synes svampe og protozoer at have en vigtig funktion i nedbrydning af cellevægskulhydrater. Svampene er i stand til at gennemtrænge cellevægge, som er stærkt ligninholdige, og dermed utilgængelige for bakterierne og herved give adgang for bakterierne til det indre af planten. Svampe udgør dog kun ca. 8 % af biomassen i vommen, og kun en del heraf er i stand til at producere cellulaser og hemicellulaser. Protozoer kan være ansvarlige for op til 25 % af cellulosenedbrydningen, og fjernelse af protozoerne i vommen (defaunering) kan sænke fordøjeligheden af cellevægskulhydraterne (Varga & Kolver, 1997; Forsberg et al., 2000).

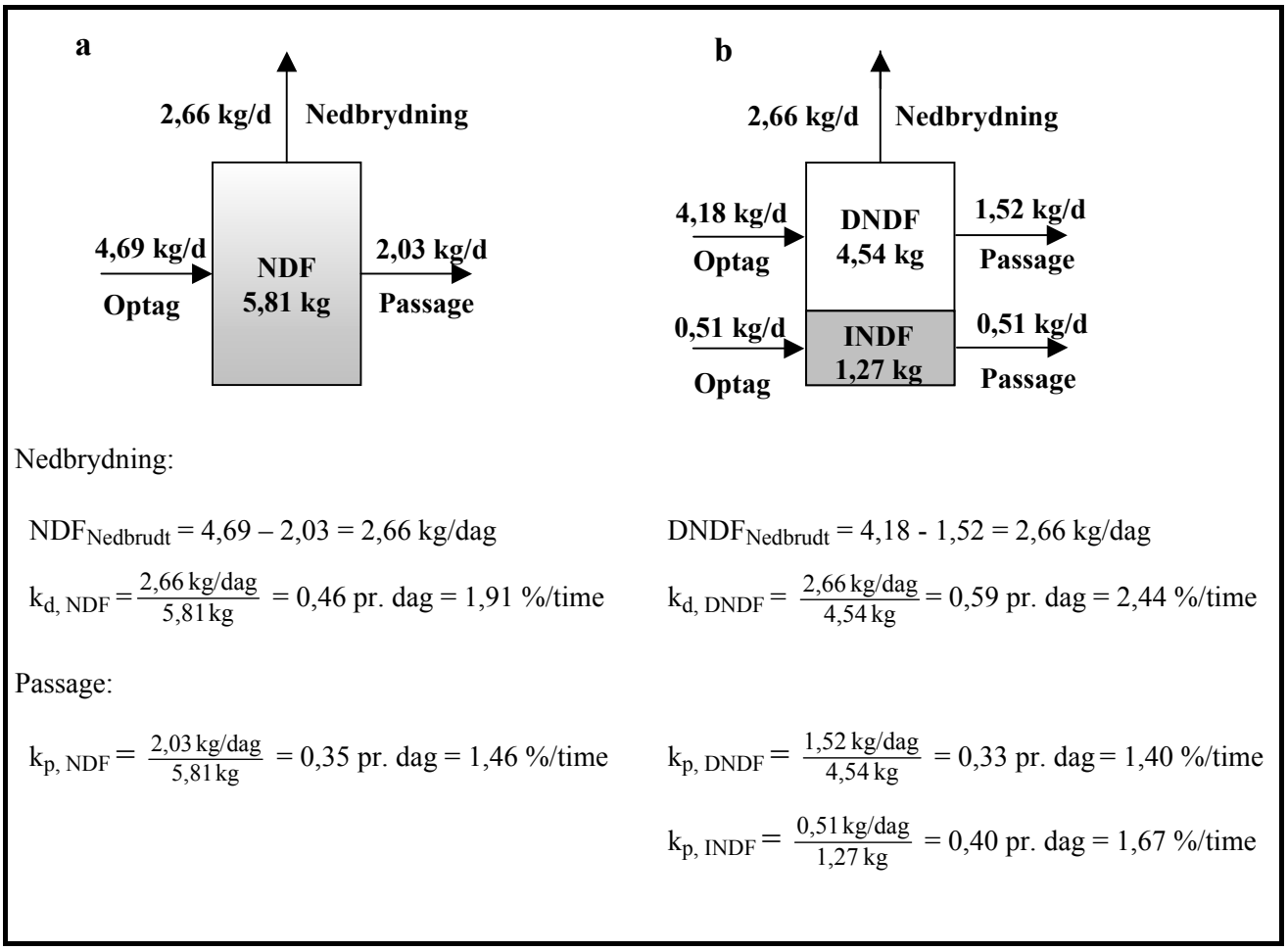
Metoder til bestemmelse af nedbrydningshastighed

Hastighedskonstanter for omsætningen i vommen er udtrykt som den andel af en til enhver tid eksisterende pulje, som forsvinder fra puljen pr. tidsenhed. Nedbrydningen antages normalt at følge 1. ordens massevirknings-kinetik, dvs. at hvis der ikke tilføres nyt materiale, vil vompuljen falde eksponentielt med tiden. Dette kan anskueliggøres ved en antagelse om, at startpuljen er på 1000 g, og at hastigheden for nedbrydningen er 10 % pr. time af den til enhver tid eksisterende pulje. Efter 1 time vil der således være forsvundet 0,10 * 1000 g = 100 g, og puljen vil herefter være på 900 g. Efter yderligere 1 time er der forsvundet yderligere 0,10 * 900 g = 90 g, og puljen er herefter på 810 g. Den mængde, som forsvinder pr. time falder altså i takt med faldet i puljens størrelse, og efter 10 timer vil der således stadig være ca. 0,3 kg tilbage i puljen, selvom nedbrydningshastigheden er 10 % pr. time. Ovenstående beregninger er tilnærmede. Den eksakte nedbrydning findes som e^{-kt}, hvor k er hastighedskonstanten for nedbrydning, og t er tiden.

Nedbrydningshastigheden kan bestemmes in vivo vha. vomtømningsteknikken, men da det er en ret arbejdskrævende metode, og da en række fodermidler ikke kan opfodres som eneste fodermiddel, kan vomtømningsteknikken i modsætning til in situ og in vitro metoderne ikke anvendes til en generel screening af fodermidlerne. Vomtømningsteknikken er illustreret i Figur 9.4a. Ved at lave totale vomtømninger på fistulerede dyr kan den totale vompulje af NDF bestemmes efter en kemisk analyse af vomindholdet. Er den daglige foderoptagelse kendt, og er den daglige passage af NDF ud af vommen kendt fra fordøjelighedsforsøg, er det muligt at beregne mængden af NDF, som nedbrydes i vommen, og dermed hastighedskonstanten for nedbrydningen, k_d.

Indholdet af potentielt fordøjeligt NDF (DNDF) kan bestemmes ved, at en prøve af foder, vomindhold eller duodenumindhold langtidsinkuberes enten in vitro eller i nylonposer i vommen (in situ). Resten efter en langtidsinkubation kan betegnes som ufordøjeligt i vommen (INDF, Indigestible NDF). I Figur 9.4b er den potentielle (maksimale) fordøjelighed af NDF i foderet 89 % [4,18/(4,18+0,51)]. Uanset hvor længe foderet opholder sig i vommen, vil højst 89 % af NDF kunne nedbrydes. Den daglige mængde optaget foder, vompuljen af NDF og NDF, som passerer ud af vommen og videre til duodenum, kan således efterfølgende opdeles i en potentiel fordøjelig del (DNDF) og en ufordøjelig del (INDF).

Som det fremgår af Figur 9.4b, er nedbrydningshastigheden lavere for NDF end for DNDF. Den lavere hastighed for nedbrydning for NDF skyldes, at NDF-puljen i vommen inkluderer den ufordøjelige fraktion (INDF) og dermed er større og mindre fordøjelig end DNDF-puljen. Foruden vomtømningsteknikken kan nedbrydningshastigheden af total NDF og potentielt fordøjeligt NDF (DNDF, Digestible NDF) i vommen bestemmes vha. nylonposeinkubation (in situ, kapitel 4) eller ved inkubationer med vomvæske i laboratoriet (in vitro, kapitel 4), hvor inkubationen stoppes til forskellige tider i kombination med ekstraktion af celleindholdsstoffer i den ufermenterede rest.



Figur 9.4 *Model for omsætning af NDF og DNDF i vommen. k_d er hastighedskonstant for nedbrydning af henholdsvis NDF og DNDF (% /time). k_p er hastighedskonstant for passage af henholdsvis NDF, INDF og DNDF (% /time)(baseret på målte værdier (Lund, upubl.)).*

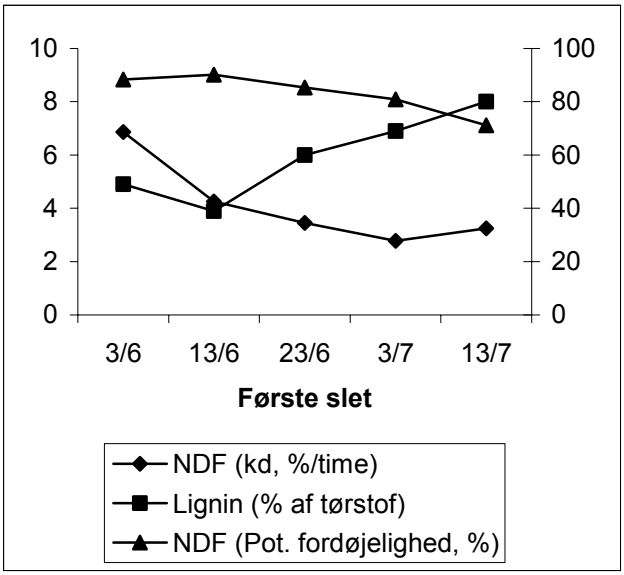
Betydning af plantens udviklingstrin

Ligninindholdet øges med plantens udviklingstrin. Planten bliver herved mere stiv, og mindre modtagelig for reduktion i partikelstørrelse ved drøvtygning og mikrobiel nedbrydning. Lignin alene er ufordøjelig og sænker fordøjeligheden af cellulose og hemicellulose ved at binde til hemicellulose og omlejre cellulose og virker dermed som en barriere mod mikrobiel enzymatisk hydrolyse. Som isolerede polysakkarider er cellulose og hemicellulose derimod fuldt fordøjelige (Wilson, 1994).

Huhtanen & Vanhatalo (1997) undersøgte effekten af tidspunkt for første slæt på hastigheden for nedbrydning af cellevægskulhydrater i græs (Figur 9.5).

Som det fremgår af figuren, medførte et senere tidspunkt for første slæt, at nedbrydningshastigheden af NDF faldt signifikant. Samtidig var der en entydig negativ sammenhæng mellem indhold af lignin og nedbrydningshastighed af cellevægskulhydrater. I begyndelsen af vækstsæsonen var situationen dog anderledes, idet både ligninindhol-

et og nedbrydningshastigheden faldt. Indhold af lignin er altså ikke den eneste betydende faktor for nedbrydningshastigheden af cellevægskulhydrater i vommen. Den potentielle fordøjelighed af NDF faldt også som følge af et øget udviklingstrin, og faldet var mest markant ved et sent udviklingstrin, hvor stigningen i indholdet af lignin er størst.



Figur 9.5 *Nedbrydningshastighed k_d (% /time) og potentiel fordøjelighed (%) for NDF samt indhold af lignin (% af tørstof) i græs (Huhtanen & Vanhatalo, 1997).*

Ligninindholdet kan kun bruges som udtryk for fordøjeligheden af NDF inden for plantearter. Således er nedbrydningshastigheden af cellulose fra bælgplanter højere end for græsser, selvom bælgplanterne har et højere ligninindhold (Baumgardt et al., 1962; Donefer et al., 1960). Endvidere har en forøgelse af ligninindholdet i græsser en betydelig kraftigere negativ effekt på nedbrydningshastigheden end en tilsvarende forøgelse af indholdet af lignin i bælgplanter (Jung & Deetz, 1993). Andrighetto et al. (1993) fandt tilsvarende ved in situ inkubation af lucerne og rajgræs, at bælgplanter med et højere ligninindhold end græsser kan have en højere hastighed for nedbrydning, men en lavere andel af NDF-fraktionen, som er potentielt fordøjelig. Dette skyldes, at lignin i bælgplanter er koncentreret til en begrænset del af cellevæggene, som dermed er næsten ufordøjelig, mens resten af cellevægskulhydraterne fordøjes med høj hastighed. Lignin i græs er derimod spredt ud over en meget stor del af cellevæggene, hvorved nedbrydningshastigheden sænkes generelt (Wilson & Kennedy, 1996). Ud over indholdet af lignin er der også andre faktorer, der har betydning for cellevægskulhydraternes tilgængelighed, idet plantens overflade er dækket af en række stoffer, som begrænser mikrobers og enzymers adgang til plantens indre (Wilson & Kennedy, 1996).

Fodermidler

Som nævnt ovenfor, kan tilgængeligheden af cellevægskulhydraterne variere meget mellem fodermidler pga. forskelle i kemisk sammensætning, udviklingstrin m.m. I Tabel 9.7 er nedbrydningskarakteristika fundet ved brug af nylonposemetoden vist for en række fodermidler.

Det fremgår af Tabel 9.7, at der er en betydelig forskel mellem fodermidler både med hensyn til potentielt fordøjeligt NDF, fordøjelseshastighed samt nøletid.

Tabel 9.7 *Nedbrydningskarakteristika for NDF bestemt vha. nylonposemetoden (Weisbjerg, 1999, Lund, upubliceret, Jørgensen, 2001)*

	NDF (% TS)	INDF[1] (% af NDF)	b (%)[2]	k_d (% /t)[2]	Nøletid[2] l_t (timer)	EN (%)[3]
Grovfoder						
Græsensilage (tidlig)	46,9	9,1	86,6	5,36	2,2	60,4
Græsensilage (sen)	60,1	21,7	68,7	4,43	3,0	44,6
Græsensilage	36,3	12,6	84,4	6,86	0,9	64,2
Græshø	65,6	20,9	68,0	3,68	13,1	33,9
Majsensilage	63,0	16,2	79,5	4,22	2,7	51,1
Byghelsædsensilage	47,0	28,6	64,2	3,30	10,3	32,5
Lucernehø	43,1	41,2	53,7	5,72	0,8	39,2
Hvedehalm	77,7	9,1	57,6	1,47	0,9	24,0
NH_3-byghalm	82,7	28,2	68,0	3,44	3,3	40,3
Kraftfoder						
Byg	17,6	31,0	66,5	6,05	0	50,0
Havre	28,6	32,6	64,0	1,33	0	25,6
Hvede	12,0	24,5	73,4	6,63	0	56,4
Ært	17,9	16,8	82,7	15,1	1,1	71,4
Rapskage	23,4	55,4	44,8	10,7	3,3	35,3
Solsikkeskrå 1	28,2	44,5	54,8	7,22	0	42,9
Solsikkeskrå 2	29,1	61,3	38,0	8,80	0,5	30,7
Bomuldsfrøkage	35,9	31,7	53,6	4,08	15,2	26,5
Bomuldsfrøskrå	15,5	35,4	62,0	4,61	0	43,2
Kokoskage	42,6	23,1	76,6	9,59	5,4	56,9
Sojaskaller	61,0	1,1	99,9	3,21	3,1	57,9
Tørret sukkerroeaffald	41,0	11,4	88,6	13,7	6,3	68,2

1) Bestemt ved langtidsinkubation i vommen (3 uger i nylonpose)

2) Bestemt ved modellen [nedbrydning til tiden t = $b(1-e^{-kd(t-lt)})$], hvor b er den potentielle nedbrydning, k_d er nedbrydningshastighedskonstanten og l_t nøletiden, før nedbrydning starter. Baseret på nedbrydningsprofiler op til 168 timers inkubation

3) Effektiv nedbrydning bestemt som [EN = $b(k_d/(k_d + k_p))e^{-kplt}$], hvor passagehastigheden k_p anslås til 2 %/time.

Det er blandt andet tilfældet for græsensilage, hvor der er en forskel på 3 uger mellem tidlig og sen høsttidspunkt, hvor NDF-indholdet stiger, og såvel potentiel fordøjelig andel som fordøjelseshastigheden falder med stigende udviklingstrin. For kornarterne (kerner) ses det, at NDF fra hvede og byg har en betydelig højere fordøjelseshastighed end fra havre. Inden for oliefrøprodukterne er der også stor variation både mellem og inden for fodermidler.

Fordøjelse af cellevægskulhydrater i blind- og tyktarm

Ulyatt et al. (1975) anfører i et review, at 5-30 % af fordøjeligt cellulose omsættes i tyktarmen, og at andelen af fordøjeligt cellulose, som omsættes i de bagerste tarmafsnit, stiger med faldende tilsyneladende fordøjelighed af cellulose. Dette antyder, at en lav vomfordøjelighed af cellevægskulhydrater delvist kan kompenseres ved en øget mikrobiel nedbrydning i blind- og tyktarm, om end kun de producerede kortkædede fedtsyrer og ikke det producerede mikrobielle protein kan udnyttes. I tilfælde, hvor vomfordøjeligheden er hæmmet af et højt niveau af letforgærbare kulhydrater eller af umættet fedt i rationen, ville det være forventeligt med en kompensatorisk fordøjelse i blind- og tyktarm, da de hæmmende næringsstoffer da vil være fordøjet i vom eller tyndtarm. Men en sådan kompensatorisk fordøjelse kan ikke påvises, og i et review af danske undersøgelser fandt Weisbjerg (1999), at der ingen sammenhæng var mellem den andel af optaget NDF, som fordøjes i blind- og tyktarm, og foder-fæces fordøjeligheden af NDF. Der var heller ingen større fordøjelighed i blind- og tyktarm, når vomfordøjeligheden var reduceret på grund af et højt kraftfoderniveau. I disse undersøgelser (20 rationer) blev mellem 0 og 15 % af optaget NDF fordøjet i blind- og tyktarm med et gennemsnit på 6,5 % af optaget NDF. Den manglende evne til kompensatorisk fordøjelse i blind- og tyktarm er også fundet hos køer på græs med en høj potentiel fordøjelighed af NDF. Her kunne den lave fordøjelighed i vommen ikke kompenseres ved mikrobiel nedbrydning i blind- og tyktarm, og kun ca. 4 % af den totale mængde NDF, som blev fordøjet, kunne således henføres til omsætning i blind- og tyktarm (Volden & Garmo, 1999). Ligeledes fandt Huhtanen & Vanhatalo (1997), at et øget udviklingstrin af græs medførte en lavere vomfordøjelighed af cellevægskulhydrater, uden at dette kunne kompenseres ved en øget fordøjelse af NDF i blind- og tyktarmen. Lund (2002) fandt, at INDF/NDF-forholdet var på samme niveau i fæces som i duodenum, hvilket bekræfter, at fordøjeligheden i blind- og tyktarm er meget begrænset, idet en fordøjelse her ville have øget forholdet.

Når den cellulolytiske aktivitet i vommen er hæmmet, kan den reducerede vomfordøjelighed af NDF således ikke eller kun i mindre grad kompenseres ved en øget fordøjelighed i blind- og tyktarm. Endvidere er opholdstiden i blind- og tyktarm relativ kort hos kvæg, og den falder med stigende foderoptagelse, hvorfor det kan tænkes, at evt. øget passage af potentiel fordøjeligt NDF vil modsvares af en kortere opholdstid i blind- og tyktarm i den aktuelle fodringssituation.

9.6 Cellevægskulhydraternes passagekinetik i vommen

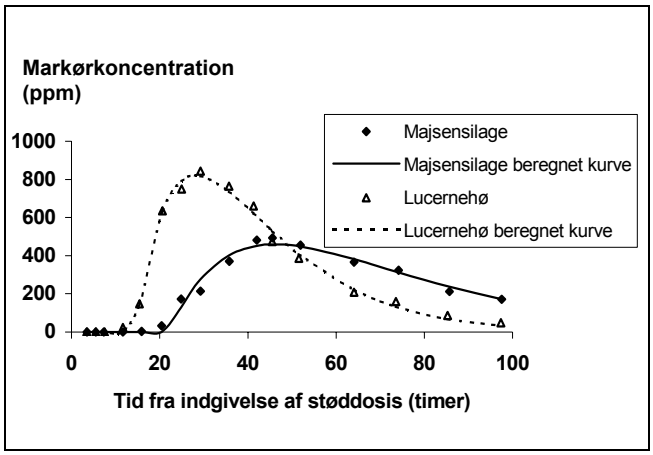
Da cellevægskulhydrater generelt fordøjes forholdsvis langsomt, er opholdstiden i vommen afgørende for hvor stor en del af den potentielle fordøjelighed, der opnås, og bestemmelse af opholdstiden i vommen (passagehastighed) bliver således af stor betydning.

Metoder til bestemmelse af passagehastighed

Under antagelse af 1. ordens kinetik, og kun én vompulje, kan passagehastigheden (% /time) bestemmes vha. vomtømningsteknikken på samme måde som nedbrydningshastigheden (Figur 9.4). Passagehastigheden bestemmes som forholdet mellem passagen fra vommen til tyndtarmen (kg/time) og vompuljen (kg). Passagehastigheden af NDF kan også estimeres som optagelsen af INDF (i stedet for passagen til tarmen af INDF) i forhold til vompuljen af INDF, idet det antages, at passagehastigheden ud af vommen af DNDF og INDF er den samme, samt at

optagelsen og passagen af INDF er den samme ved steady state (Dado & Allen, 1995). Passagehastigheden er i dette eksempel (Figur 9.4) beregnet på baggrund af en simpel model, som ikke tager hensyn til den selektive tilbageholdelse af nyoptagne partikler i vommen. Modellen giver en korrekt bestemmelse af den gennemsnitlige opholdstid af INDF i vommen, mens passagehastighed af DNDF underestimeres i tilfælde, hvor der er en selektiv tilbageholdelse af nyoptagne partikler i vommen, hvilket kan vises ved numeriske beregninger (Weisbjerg, upubliceret). Dette er sandsynligvis en del af grunden til, at passagehastigheden for DNDF i eksemplet i Figur 9.4, der bygger på observerede data (Lund, 2002), er estimeret til at være lavere end passagehastigheden for INDF. Den lavere passagehastighed af DNDF end af INDF kan således helt eller delvis skyldes en fejlestimering, da passagemønstret i vommen ikke følger en simpel 1-puljemodel. En del af forskellen kan dog også være en sand forskel, ved at INDF opkoncentreres i de partikler, der har været længe i vommen, og som har større sandsynlighed for at passere ud af vommen (Figur 9.10). Lund (2002) har diskuteret forskellen i passagehastighed af DNDF og INDF og har estimeret størrelsesordenen ved at kombinere vomtømningsteknikken og markørteknikken. Men indtil videre må passagehastigheden (opholdstiden) estimeret for INDF formodes at være et rimeligt estimat for passagen af DNDF.

Med henblik på generel fodermiddelvurdering har vomtømningsteknikken den ulempe, at den er særdeles arbejdskrævende, samt at vompulje og duodenum-flow ikke kan opdeles i bidrag fra de enkelte fodermidler. Oftest bestemmes passagehastigheden af NDF derfor ved brug af forskellige markører. Passagehastigheden måles så ved at give en støddosis af mærket foder og efterfølgende måling af koncentrationen af markøren i duodenumvæske eller i gødning (Figur 9.6). Det mærkede foder kan eventuelt være rene cellevægge ved, at foderet koges med en NDF-opløsning før markør-mærkning. Passagehastigheden, som er anvendt i modellen i Figur 9.4, kan bestemmes på baggrund af det eksponentielle henfald i koncentration af markøren. I eksemplet i Figur 9.6 er passagehastigheden for lucernehø således betydeligt højere end for majsensilage. Det ses ved, at markørkoncentrationen topper før og falder hurtigere, idet markøren genfindes i gødningen hurtigere efter indgivelsen for lucernehø end for majsensilage.



Figur 9.6 *Passage af foderpartikler baseret på koncentration af markør (ytterbium) i gødning hos en ko fodret med enten ren majsensilage eller ren lucernehø efter støddosis af mærket foder. Kurverne er estimeret med en G2-model, se Figur 9.8 (Lund, 2002).*

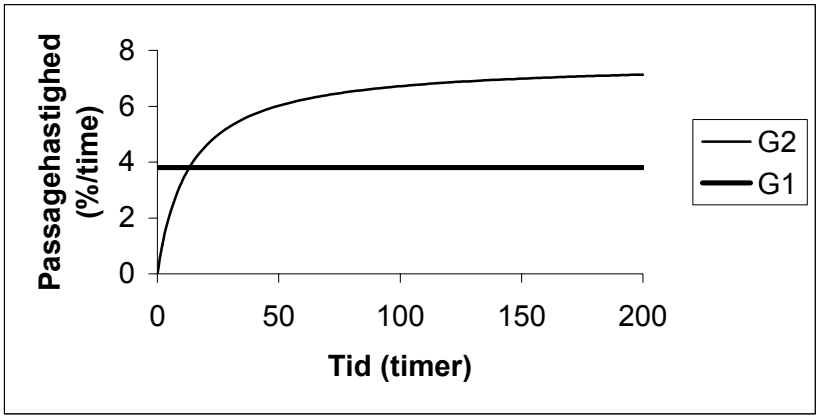
Den ideelle markør må nødvendigvis opføre sig i vommen tilsvarende den fraktion af foderet, som skal mærkes, og forblive mærket, således at markøren passerer ud af vommen med foderfraktionen, som er mærket. Ofte anvendes enten krom eller sjældne jordmineraler såsom ytterbium til at mærke NDF-fraktionen i foderet med. Mærkning med krom kan nedsætte fordøjeligheden i forhold

til umærket foder, og den funktionelle vægtfylde af partiklerne øges, hvilket kan ændre passagemønstret. Ved mærkning med jordmineraler kan der være en ujævn fordeling af markør på forskellige partikelstørrelser samt en frigivelse af markøren til væskefasen eller migration af markøren mellem partikler og ofte til mindre partikler (Lechner-Doll et al., 1991). Markørstudier vil således ofte overestimere passagen af unedbrudt foder ud af vommen (Tabel 9.8) i modsætning til vomtømningsmetoden, der antages at give et korrekt estimat for den gennemsnitlige opholdstid i vommen for INDF. Markørmetoden er dog egnet til at rangere fodermidler og vurdere effekten af forskellige eksperimentelle behandlinger samt til at give et tidsafhængigt billede af mønstret for passage, som det ikke er muligt at opnå ved vomtømningsteknikken. Desuden kan metoden bruges på intakte dyr, da prøverne til markøranalyse kan tages fra gødningen.

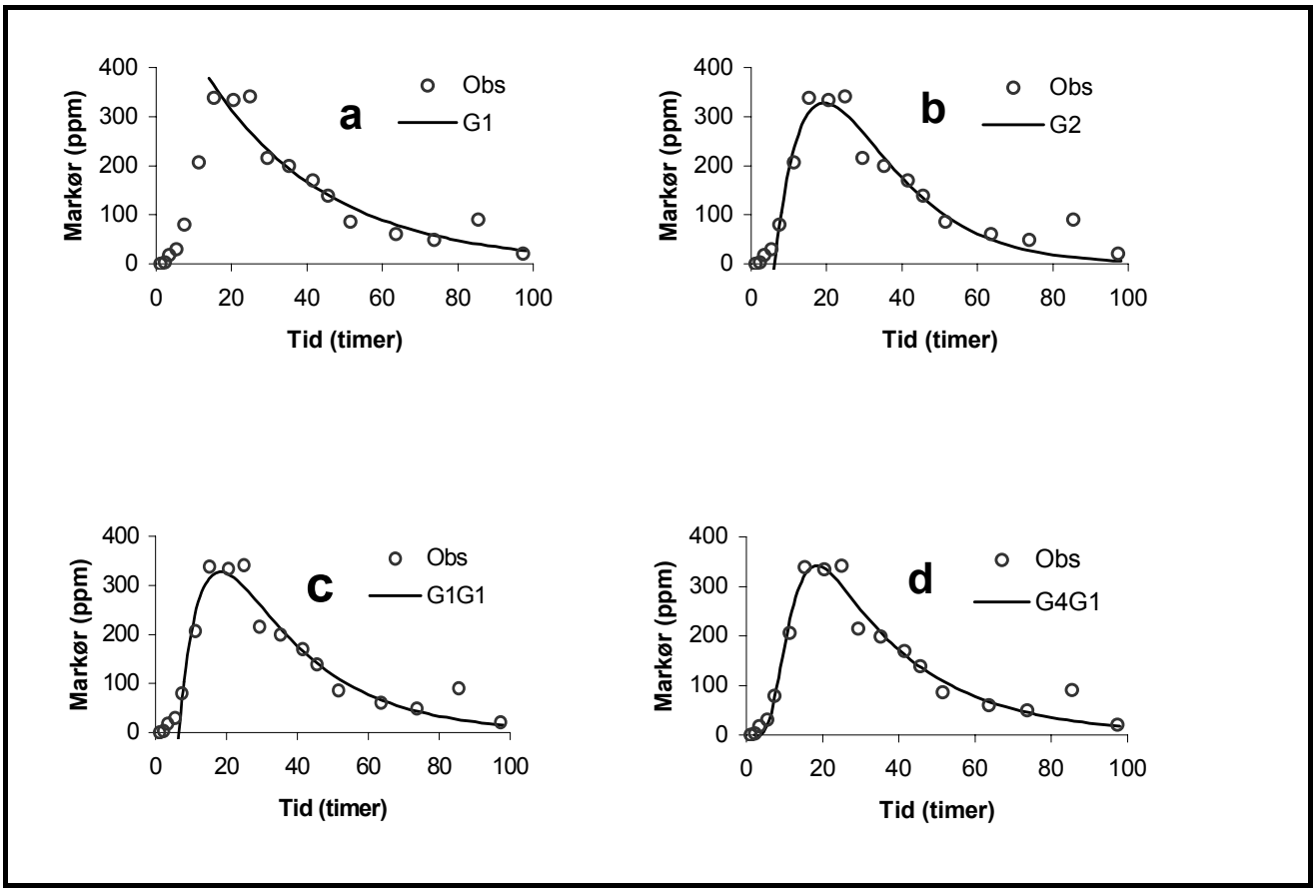
Passagen ud af vommen bliver udtrykt som den andel af vompuljen, som passerer ud af vommen pr. tidsenhed. Ved 1. ordens massevirknings-kinetik og kun én vompulje har alle partikler i vommen den samme sandsynlighed for at passere ud af vommen, dvs. passagehastigheden bliver udtrykt som en konstant (k_p). Imidlertid er der, som omtalt ovenfor, en selektiv tilbageholdelse af nyoptagne partikler. Dette kan beskrives med mere komplicerede modeller, hvor passagehastigheden er variabel, idet sandsynligheden for passage af partikler stiger med partiklernes opholdstid i vommen. Passagehastigheden er i begyndelsen 0 og stiger efterfølgende asymptotisk, idet sandsynligheden for, at partiklerne passerer ud af vommen, stiger. I disse modeller kan den gennemsnitlige passagehastighed dog beregnes vha. computermodeller, og den estimerede passagehastighed kan efterfølgende anvendes til modelberegninger af fordøjelighed. Passagen i disse mere komplicerede modeller kaldes ofte "alders-afhængig" i modsætning til 1-puljemodeller med 1. ordens kinetik, hvor passagen er "alders-uafhængig" (Ellis et al., 1999). Alders-afhængig passage kan modelleres som en 1-puljemodel med variabel passagehastighed eller som 2- eller flerpuljemodeller med enten variabel eller konstant passagehastighed. Alders-afhængig passage modelleres normalt med en gamma-funktion, hvor et højere gammanummer (normalt G2-G4) beskriver en større forskel mellem start- og slutpassagehastighed, og dermed en mere markant selektiv tilbageholdelse af nylig indtagne foderpartikler (Stensig et al., 1998 a,b; Ellis et al., 1999). "Gn" beskriver således typen af model, idet G1 beskriver simpel 1. ordens kinetik, mens G2, G3 og G4 beskriver puljer med aldersafhængig (variabel) passage.

Den aldersafhængige passage skyldes, at partiklerne for at kunne forlade vommen skal have reduceret størrelsen og øget vægtfylden. I starten vil partiklerne have en lille sandsynlighed for at passere ud af vommen, idet de endnu ikke er reduceret i størrelse og øget i vægtfylde, men efterhånden, som partiklerne omsættes i vommen, vil sandsynligheden for passage stige. Den aldersafhængige passage er anskueliggjort i Figur 9.7, hvor passagehastigheden er vist som funktion af opholdstiden i vommen for to 1-puljemodeller, med henholdsvis aldersafhængig (G2) og 1. ordens massevirkningskinetik (G1).

I Figur 9.8 er koncentration af markør i duodenum beskrevet med henholdsvis en model med én pulje med 1. ordens kinetik (G1), én pulje med selektiv tilbageholdelse (variabel passagehastighed) (G2), 2 successive puljer, hver med 1. ordens kinetik (G1G1) samt med to successive puljer, og selektiv tilbageholdelse (alders-afhængig passagehastighed) i den første pulje og 1. ordens kinetik i den anden pulje (G4G1).



Figur 9.7 *Modeller for passage ud af vommen. Passagehastighed af NDF ved henholdsvis én pulje med aldersafhængig passage (G2) og én pulje med 1. ordens kinetik (G1), men med samme gennemsnitlige opholdstid (26 timer).*



Figur 9.8 *Modeller til beskrivelse af markørkoncentration i duodenum efter støddosis af yt-terbiummærket NDF i vommen. Én pulje med 1. ordens kinetik (a), én pulje med alders-afhængig passagehastighed (b), to successive puljer med 1. ordens kinetik (c) samt to puljer med alders-afhængig passagehastighed i første pulje og 1. ordens kinetik i den anden pulje (d) (Lund, 2002).*

Som det fremgår af Figur 9.8, kan den simple model med én pulje og 1. ordens kinetik (G1) ikke redegøre for den første stigende halvdel af den eksperimentelt observerede kurve, mens den aftagende del af kurven i Figur 9.8 er tilsvarende de observerede data. Derimod er der god overensstemmelse mellem de faktisk observerede data og de øvrige modeller (Figur 9.8 (b,c,d)). Figur 9.8 viser således, at det observerede passagemønster kan beskrives med en selektiv tilbageholdelse enten vha. en 2-puljemodel eller en 1-puljemodel med tidsafhængig passage. Den bedste beskrivelse af eksperimentelle data ses dog ved brug af 2-puljemodeller, og især i modellen med selektiv tilbageholdelse i den første pulje, og 1. ordens kinetik i den efterfølgende pulje synes at være i god overensstemmelse med observerede data. Modellen anvendt i Figur 9.8 (d) forudsiger en gennemsnitlig opholdstid i vommen på ca. 35 timer, og en tidsforskydelse på 2-3 timer fra dosering af markør, til den kan genfindes ved duodenum. Hvis markørkoncentrationen i stedet for duodenum måles i gødningen, vil kurveforløbet være tilsvarende det, der findes i duodenum, men tidsforskydningen fra indgivelse af markør til genfindelse vil være større.

Fodermidler

I Tabel 9.8 er passagen af NDF ud af vommen angivet for en række grovfodermidler som gennemsnitlig opholdstid i vommen. Tabel 9.8 viser, som omtalt ovenfor, at markørmetoden overvurderer passagehastigheden og dermed undervurderer opholdstiden i vommen sammenlignet med vomtømningsmetoden. Værdierne opnået ved brug af markører kan således have en tvivlsom værdi som absolutte størrelser, men er værdifulde til beskrivelse af passagemønstret. Det ses også af Tabel 9.8, at der kan være en betydelig forskel fodermidler imellem. Således varierer den gennemsnitlige opholdstid fra 53 til 87 timer estimeret vha. vomtømningsmetoden, mens variationen mellem fodermidler estimeret vha. markørmetoden er betydelig mindre (37–44 timer).

Tabel 9.8 *Gennemsnitlige målte opholdstider i vommen af NDF fra forskellige grovfodermidler, estimeret ud fra henholdsvis markørstudier og vomtømningsmetoden, når fodermidlerne er givet til malkekøer efter ædelyst uden tilskudsfoder (Weisbjerg & Lund, upubliceret)*

Grovfodermiddel[4)]	Gennemsnitlig opholdstid (timer)[1)]	
	Markør[2)]	Vomtømning[3)]
Lucernehø	41	70
Græsensilage (tidlig)	39	85
Græsensilage (sen)	43	63
Græsensilage	38	53
Græshø	44	87
Byghelsædsensilage	44	55
Majsensilage	37	54

1) Opholdstid for det materiale der passerer til duodenum

2) Beregnet ud fra passage ved duodenum af ytterbiummærket foder med en G2G1-model

3) Beregnet som vompulje af INDF i forhold til duodenumflow (svarer til $1/k_p$)

4) Se beskrivelse Tabel 9.7.

Den lavere opholdstid i vommen og den mindre variation fodermidlerne imellem ved markørmetoden kan, som tidligere omtalt, skyldes, at mærkningen påvirker såvel fordøjelighed som specifik vægtfylde af partiklerne samt migration af markøren til mindre partikler.

Foderniveau

Robinson et al. (1987) og Colucci et al. (1990) fandt en meget klar sammenhæng mellem tørstofoptagelse og passagehastighed af NDF ud af vommen. Weisbjerg (1999) fandt i et review af danske undersøgelser baseret på vomtømningsteknikken, at passagehastigheden af NDF stiger fra et niveau på 1 %/time, når foderniveauet ligger mellem 5 og 10 kg tørstof pr. dag, til over 2 %/time, når foderniveauet er over 20 kg TS/dag. Dette betyder, at opholdstiden i vommen for NDF, som passerer videre til tarmen, halveres fra ca. 100 timer til 50 timer (Weisbjerg, 1999). Baseret på danske forsøg med vomtømninger er følgende sammenhæng mellem passagehastighed og foderoptagelse fundet: $k_{p,INDF}$ (% /time) = 1,1425 + 0,0357[tørstofoptagelse(kg/dag)] (Weisbjerg, upubliceret). Tilsvarende fandt Weisbjerg et al. (2002), at den gennemsnitlige opholdstid af INDF var: MRT_{INDF} (timer) = 87 – 2,04[tørstofoptagelse(kg/dag)].

Øget foderoptagelse opnås ofte ved at sænke fylden og tyggetiden. Da det er vist, at kraftfoder og især stivelse kan bevirke en reduktion i passagen af NDF fra vommen (Colucci et al., 1990; Stensig et al., 1998a), kan der forventes en mindre stigning i passagehastigheden i situationer, hvor foderoptagelsen øges ved øgning af stivelsestildelingen i forhold til situationer, hvor foderoptagelsen øges uden at ændre rationssammensætningen eller ved brug af sukkerrigt eller fiberrigt kraftfoder. Øgning af foderniveauet ændrer tilsyneladende ikke partikelstørrelsen i gødning og vomindhold, det vil sige, øget foderniveau påvirker ikke koens evne til selektiv tilbageholdelse (Kovacs et al., 1997; Lechner-Doll et al., 1991). Imidlertid kan en reduceret partikelstørrelse i foderet (mindre snitlængde af græs til ensilage) medføre en øget partikelstørrelse i gødningen, hvilket tyder på, at mindre snitlængde reducerer den selektive tilbageholdelse (Bendixen, 2002). Cannas & Van Soest (2000) fandt, at passagehastigheden blev øget med øget indhold af råprotein i rationen (% af tørstof) og øget optagelse af NDF, og de forskelle, der blev fundet mellem græs og bælgplanter, kunne forklares alene ud fra forskelle i råprotein og NDF-indhold. I modstrid med dette fandt Weisbjerg (1999) ingen effekt på passagehastigheden af ureatilskud til en meget proteinfattig ration, hvor mikroberne var underforsynet med nedbrudt protein.

Partikelstørrelse

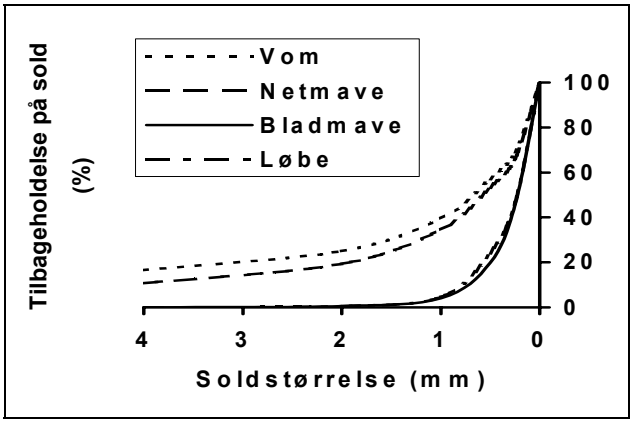
Reduktion af partikelstørrelse sker primært ved en fysisk behandling af foderet under tygning ved foderoptagelse og under drøvtygning, men også som følge af vomkontraktionsbevægelserne. Desuden medvirker den mikrobielle nedbrydning i vommen indirekte til en reduktion af partikelstørrelsen ved, at partiklerne nemmere reduceres i størrelse ved drøvtygningen. Derimod sker der ingen nævneværdig reduktion af partikelstørrelse i den resterende del af mavetarmkanalen (Poppi et al., 1980). Funktionen af drøvtygning er at reducere partikelstørrelsen og dermed at øge tilgængeligheden af næringsstoffer for mikroorganismerne i vommen, således at partiklerne kan passere ud af vommen (Ulyatt et al., 1986).

Lechner-Doll et al. (1991) fandt, at hastigheden for reduktion af partikelstørrelse til partikler, der kan passere ud af vommen, var højere end passagehastigheden af små partikler ud af vommen, og det var dermed passagen af små partikler ud af vommen, og ikke nedbrydningen af store partikler til små

partikler, som er den begrænsende faktor for passage ud af vommen. Ved rationer med en høj andel af grovfoder af lav kvalitet kan reduktionen i partikelstørrelse dog være begrænsende (Mertens, 1993).

Sandsynligheden for passage af ufordøjede foderpartikler ud af vommen er primært afhængig af partiklernes vægtfylde samt en reduktion af partiklernes størrelse til et vist kritisk niveau, således at de kan passere videre til tarmen. Er en partikels størrelse over det kritiske niveau, vil den med stor sandsynlighed blive tilbageholdt i vommen, mens en partikel med lavere partikelstørrelse har et potentiale for at kunne forlade vommen. Som det fremgår af Figur 9.9, vil ca. 40 % af tørstof fra vommen og netmaven tilbageholdes ved sigtning med en soldstørrelse på 1 mm, mens der kun tilbageholdes ca. 4 % af indholdet fra bladmaven og løben. Da åbningen mellem netmaven og bladmaven er op til 60 mm, og dermed betydeligt større end det kritiske niveau (Mathison et al., 1995), må tilbageholdelsen i vom og netmave ikke alene skyldes en fysisk tilbageholdelse som følge af partiklernes størrelse, men primært skyldes den anatomiske opbygning af vom og netmave, vommotorik samt en selektiv tilbageholdelse af visse af partiklerne i vom og netmave. Dette er i overensstemmelse med, at store partikler, omend med lav sandsynlighed, kan passere ud af netmaven. Funktionen af lukkemusklen mellem netmave og bladmave er derimod sandsynligvis at hindre tilbageløb fra bladmaven til netmaven (Mathison et al., 1995).

Sandsynligheden for, at en partikel forlader vommen, falder eksponentielt med stigende størrelse (Poppi et al., 1980), og det er vigtigt at understrege, at der ikke er tale om en "enten-eller-situation", idet store partikler også kan passere ud af vommen, om end sandsynligheden for passage er lav, mens små partikler kan tilbageholdes, selvom de har en størrelse, således at de fysisk kan passere videre til bladmaven (Figur 9.9). Vompuljen kan altså ikke opdeles efter partikelstørrelse i henholdsvis en pulje, der ikke kan passere og en "passerbar" pulje. Dette hindrer dog ikke, at passagen modelleres ud fra en antagelse om 2 puljer, idet sandsynligheden for passage falder drastisk, når partikelstørrelsen er over det kritiske niveau.



Figur 9.9 *Partikelstørrelsesfordeling af indhold fra vommen, netmaven, bladmaven og løben udtaget fra får udelukkende fodret med hakket lucernehø, fundet som tilbageholdelse af tørstof ved sigtning over en sold med forskellig hulstørrelse (mod.e. Ulyatt et al., 1986).*

Hos køer anses den kritiske partikelstørrelse at være ca. 2-4 mm, hvilket er 1-2 gange den kritiske partikelstørrelse hos får (Ulyatt et al., 1986). Bendixen (2002) fandt hos Jerseykøer fodret med græsensilage en kritisk partikellængde på 5 mm. Relativt til dyrets vægt må kvæg således reducere partikler til en mindre størrelse end får, sandsynligvis som følge af en relativt mindre åbning mellem netmave og bladmave (Ulyatt et al., 1986). Effektiviteten i tilbageholdelse af partikler kan udtrykkes som forholdet mellem partikel- og væskepassage. Lechner-Doll et al. (1991) har vist, at væskepas-

sagehastigheden er ens hos kvæg og får, men at små partikler (<2 mm) bliver tilbageholdt ca. 3 gange så lang tid som væske i vommen hos kvæg, og kun ca. 1,5 gange så lang tid hos får.

Specifik funktionel vægtfylde

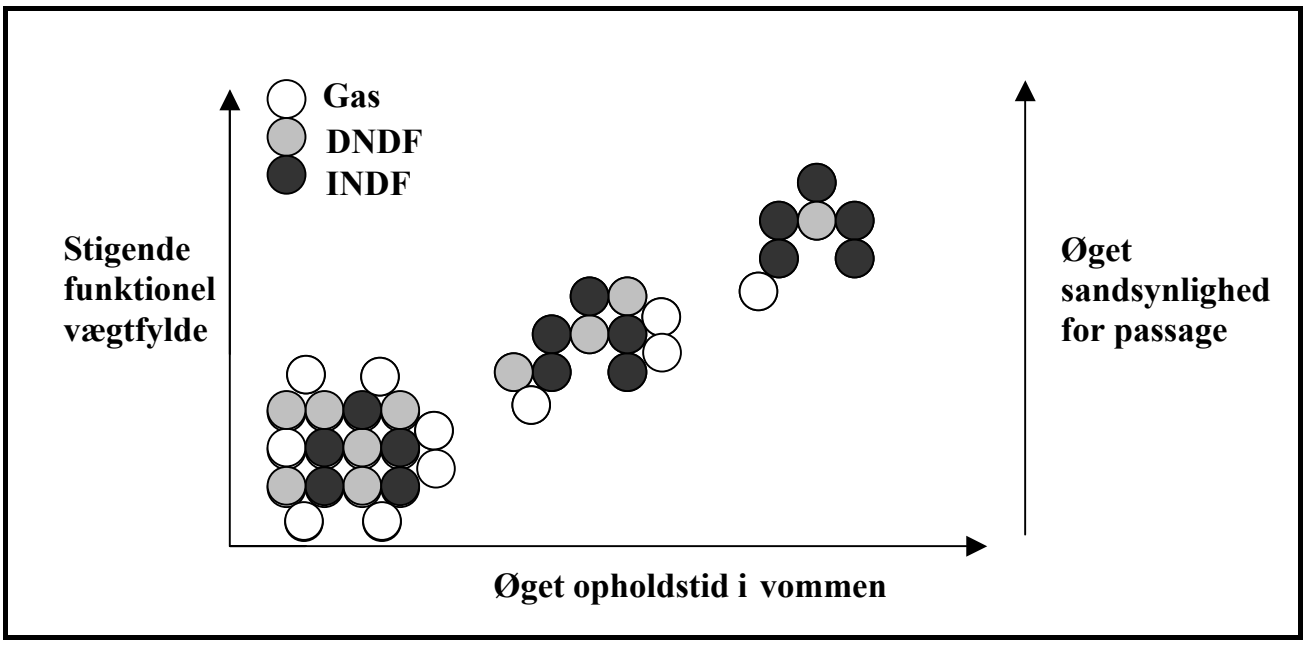
Selvom reduktion af partikelstørrelse er nødvendig for passage ud af vommen, er det ikke nødvendigvis den begrænsende faktor. Således er størstedelen af partiklerne i vommen og netmaven betydeligt mindre end netmave-bladmaveåbningen, men bliver alligevel holdt tilbage i vommen (Hooper & Welch, 1985a,b; Okine et al., 1998).

Der er fundet en positiv lineær sammenhæng mellem små partiklers vægtfylde og deres passagehastighed ud af vommen samt en negativ eksponentiel sammenhæng mellem partiklernes længde og passagehastighed (Neel et al., 1995; Kaske et al., 1992; Lechner-Doll et al., 1991). desBordes & Welch (1984) fandt dog, at meget tunge partikler havde en lavere passagehastighed, hvilket kan skyldes, at de synker til bunds i vommen og ikke kan passere over folden til netmaven. Sutherland (1988) undersøgte sammenhængen mellem vægtfylde og partikelstørrelse for vompartikler og fandt, at de store partikler var de mest letflydende, mens de små partikler havde en højere grad af bundfældning som følge af en højere vægtfylde.

Opholdstiden i vommen afhænger således sandsynligvis primært af partiklernes vægtfylde, og til en mindre grad af partiklernes størrelse. Lechner-Doll et al. (1991) anfører således, at partikelstørrelse kan redegøre for ca. 30 % af variationen i passagehastighed, mens funktionel vægtfylde kan redegøre for ca. 60 % af variationen. Vægtfylden af optagne foderpartikler er ofte under 1,0 g/ml, men stiger til ca. 1,4 g/ml under opholdet i vommen (Kaske & Midash, 1997). Den lavere vægtfylde af store partikler er med til at lette transporten til munden under drøvtygning (Wilson & Kennedy, 1996).

Den funktionelle vægtfylde er en biologisk egenskab i modsætning til vægtfylden, som er en fysisk egenskab. Den funktionelle vægtfylde er således et udtryk for partiklernes vægtfylde i det naturlige miljø (vommen og netmave), som er en funktion af partiklens strukturelle opbygning, størrelse og form, tilhæftede mikrober og gasbobler samt indespærret gas og væske m.m. Den funktionelle vægtfylde er altså ikke konstant, men som det fremgår af Figur 9.10, øges den funktionelle vægtfylde med opholdstiden i vommen.

Dette skyldes, at "nyoptagne" partikler omsættes mikrobielt, hvorved der produceres gas i form af metan og kuldioxid. Denne gasproduktion vil medføre, at partiklerne er meget lette og den funktionelle vægtfylde er lavere end for vomvæsken, hvorfor partiklerne indfanges øverst i vommen. Efterhånden som partiklerne fordøjes, nedsættes mængden af DNDF og dermed gasproduktionen, og partiklerne "afgasses" med stigende funktionel vægtfylde til følge. Partiklerne får en funktionel vægtfylde, som er større end vomvæskens og synker dermed ned i bunden af vommen med en øget sandsynlighed for passage ud af vommen. Endvidere ses det af Figur 9.10, at partikler ændrer struktur fra at være meget kompakte til at være gennemhullede og usymmetriske, og at forholdet mellem INDF og DNDF øges med opholdstiden i vommen. Den gennemhullede struktur medvirker til, at den funktionelle vægtfylde stiger, idet gas fra fermenteringen ikke så let fanges i partiklerne, og partiklerne mættes lettere med vand. Puljen af partikler, som har mulighed for at passere ud af vommen, opfylder altså både kriteriet for høj funktionel vægtfylde og kriteriet for lav partikelstørrelse.



Figur 9.10 *Partiklers fysiske struktur som de påvirkes af øget opholdstid i vommen og den ændring, det medfører for sandsynligheden for passage ud af vommen (mod. e. Allen, 1996).*

Det er fundet, at ca. 10 % af partiklerne i vommen har en funktionel vægtfylde, som er mindre end vomvæsken, og dermed så lav en vægtfylde, at de holdes tilbage i vommen (Neel et al., 1995). Partiklens tilstedeværelse i den ventrale del af netmaven under åbning af bladmavemunden er af afgørende betydning for passage, hvilket er i overensstemmelse med, at der er en større koncentration af tunge partikler i den ventrale del af netmaven sammenlignet med vommen (Sutherland, 1988). Under sammentrækninger i netmaven isoleres de små tunge partikler i bunden af netmaven, hvorefter de ledes hen til åbningen til bladmaven (Mathison et al., 1995). Da partikelstørrelsesfordelingen i bunden af netmaven og i bladmaven er den samme, er det sandsynligt, at det ikke er åbningen mellem netmave og bladmave, som er begrænsende for passage, men tilførslen af disse partikler til netmaven (Harmeyer & Michalowski, 1991; Mathison et al., 1995).

Andre faktorer

Ud over faktorer, som kan henføres til fodermidlet, er dyret selv i stand til i høj grad at regulere passagen af foder ud af vommen. Dyrets regulering af passage kan ske ved regulering af vommens kapacitet ved optagelse af fodermidler med lav fordøjelighed (Okine et al., 1998) eller en kompensatorisk øget passagehastighed ud af vommen som følge af en ændret motorik primært i netmaven, i situationer med en mindre kapacitet i vommen som f.eks. under drægtighed eller ved forøget foderoptagelse (Dado & Allen, 1995; Mathison et al., 1995). Lechner-Doll et al. (1991) har vist, at hos kvæg, som græsser på savannen i Afrika, er passagehastigheden lavere og vomvolumen højere i "tørtiden", hvor græsset har en betydeligt lavere fordøjelighed end i regntiden, uden at foderoptagelsen faldt tilsvarende, hvilket kan øge udnyttelsen af foder af lav kvalitet i "tørtiden". Det er således velkendt, at ud-

over den fysiske regulering er foderoptagelse og dermed kinetikken omkring passage også underlagt en fysiologisk regulering. Denne regulering er gennemgået af Ingvartsen et al. (1999).

9.7 Associative effekter

I den klassiske fodermiddelvurdering regner man med, at forskellige fodermidlers foderværdi er additiv og dermed uafhængig af rationssammensætning. Dette er imidlertid ikke tilfældet, og især fordøjeligheden af cellevægskulhydrater for et fodermiddel kan udvise betydelig variation afhængig af rationssammensætning og foderniveau. Disse effekter kaldes associative effekter og kan være såvel positive som negative. Herunder vil de væsentligste associative effekter blive gennemgået.

Let fordøjelige kulhydrater, kraftfoder-/grovfoderforhold

Det er velkendt, at en større andel af let fordøjelige kulhydrater som stivelse og sukker i foderrationer kan have en negativ effekt på fordøjeligheden af cellevægskulhydrater, og såvel øget foderniveau, kraftfoderniveau og kraftfoder/grovfoderforhold medfører et fald i nedbrydningshastigheden af DNDF (Robinson et al., 1987; Weisbjerg, 1999; Volden, 1999). Dette kan skyldes både lavt pH ved fodring med letfordøjelige kulhydrater og substratpræference, idet mikroberne først vil omsætte det lettest tilgængelige materiale. Lavt pH har en hæmmende effekt på de cellulolytiske bakterier. Således påviste Mould et al. (1983), at en negativ effekt af let fordøjelige kulhydrater kunne ophæves ved fodring med buffer. Dette skyldes, at de fleste vombakterier har optimal vækst ved svagt surt til neutralt miljø i vommen. De tre primære cellulose-nedbrydende bakteriestammer er særligt følsomme for lavt pH, og ingen af dem kan gro ved en pH-værdi i vommen på under 6,0, som ofte ses i vommen i en periode af døgnet hos højtydende køer fodret ved et højt kraftfoderniveau. Den negative effekt af lavt pH skyldes sandsynligvis, at et lavt pH er fulgt af en høj koncentration af SCFA, som er toksiske for bakterier i vommen. Cellulolytiske bakterier er i modsætning til syreresistente bakterier ikke i stand til at sænke pH intracellulært, og der opstår derfor en pH gradient i forhold til vommiljøet, hvorved der sker en intracellulær akkumulering af SCFA-anioner og dermed den toksiske effekt (Russell & Wilson, 1996). Ud over *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus flavefaciens* og *R. albus* findes der en række bakteriestammer, som kan nedbryde både cellulose og mere simple kulhydratkilder. Mould et al. (1983) anfører således, at den negative effekt af øget tilførsel af letomsætteligt kulhydrat til vommen på fordøjeligheden af cellevægskulhydraterne skyldes, at fibrolytiske bakterier i vommen udkonkurreres af bakterier, som nedbryder stivelse. Desuden har de bakterier, som kan nedbryde både langsomt og hurtigt nedbrydelige kulhydrater, præference for de letomsættelige kulhydrater (substratpræference), således at øget tilførsel af letomsættelige kulhydrater vil betyde et fald i cellevægskulhydraternes fordøjelighed.

I kontinuerte in vitro systemer er der opnået en betydelig omsætning af cellevægskulhydrater ved et pH så lavt som 5,5. Resultater fra sådanne studier, hvor såvel pH som andelen af letfordøjelige kulhydrater kan varieres uafhængigt af hinanden, tyder på, at det først og fremmest er substratpræferencen, der har betydning for cellevægskulhydraternes fordøjelighed (Weisbjerg et al., 1999; Volden, 1999).

Effekten af letomsættelige kulhydrater på fordøjeligheden af cellevægskulhydrat skyldes først og fremmest et fald i hastigheden for nedbrydning (Weisbjerg, 1999). Men letfordøjelige kulhydrater kan også påvirke passagehastigheden. Stivelse er vist at kunne

sænke passagehastigheden af cellevægskulhydrater og dermed delvist kompensere for faldet i fordøjelseshastigheden gennem en reduceret passagehastighed, men vil så bevirke et betydeligt fald i foderoptagelsen (Stensig et al., 1998a).

Foderniveau
Et øget foderniveau kan reducere fordøjeligheden af cellevægskulhydrater såvel gennem et fald i vom-pH med deraf følgende reduktion i hastighedskonstanten for nedbrydning af cellevægskulhydrater som ved en øgning i passagehastigheden (Volden, 1999). Desuden vil et øget foderniveau oftest være fulgt af en øget andel af letfordøjelige kulhydrater i rationen, som ifølge ovenstående er en betydende faktor for cellevægskulhydraternes fordøjelseshastighed. Foderniveauets betydning for fordøjeligheden af foderets næringsstoffer er gennemgået detaljeret i bind 2, kapitel 5.

Vomnedbrydeligt protein (PBV)
Lav ammoniakkoncentration i vommen som følge af lavt indhold af vomnedbrydeligt protein i foderrationen kan reducere fordøjeligheden. Det skyldes, at mikroberne i vommen har et behov for nedbrydeligt protein til deres vækst. I de nyere proteinvurderingssystemer tages der normalt hensyn til dette, f.eks. gennem rationens PBV-værdi i AAT-PBV-systemet (Madsen et al., 1995). Effekten af mangel på nedbrydeligt protein kan være meget betydelig. Således fandt Weisbjerg et al. (1998b), at en øgning af PBV i en ration med stærk proteinmangel fra –650 g PBV/dag til +100 g PBV/dag ved tilskud af 260 g urinstof/dag (% råprotein i rationens fodertørstof steg fra 11,7 til 15,6 %) medførte en stigning i total fordøjelighed af NDF fra 49 til 57 %, og en stigning i foderoptagelsen fra 15,9 til 18,3 kg tørstof/dag. Effekten af en lav PBV-værdi er forårsaget af et meget kraftigt fald i hastighedskonstanten k_d for nedbrydning af cellevægskulhydrater (Weisbjerg et al., 1998b).

Fedtsyrer
En høj andel af fedt i foderrationen kan have en betydelig hæmmende effekt på fordøjeligheden af især cellevægskulhydrater. Dette skyldes den toksiske effekt af fedtsyrer på mikroberne, især af umættede og mellemlang-kædede (C12 og C14) fedtsyrer (Weisbjerg & Børsting, 1989). Effekten af fedt er gennemgået detaljeret i kapitel 11.

9.8 Forudsigelse af kulhydratomsætningen i de enkelte mave-tarmafsnit

Vommen
Traditionelt er fordøjeligheden af næringsstoffer i vommen beregnet som forskellen mellem foderoptagelsen og passagen ved duodenum i forhold til foderoptagelsen. Fordøjelighed kan imidlertid også beregnes ud fra en simpel model, hvor fordøjeligheden i vommen afhænger af konkurrencen mellem forgæring og passage (formel 9.1). Dette betyder, at passagemønstret er lige så væsentligt som forgæringsmønstret for den opnåede fordøjelighed. Formel 9.1 er baseret på en forudsætning om 1. ordens massevirkningskinetik for både fordøjelse og passage, dvs. at mængden, der nedbrydes pr. tidsenhed (k_d) og mængden, der passerer ud af vommen pr. tidsenhed (k_p), er en konstant andel af den totale pulje i vommen (Smith et al., 1971; Waldo et al., 1972). Ved at udtrykke fordøjeligheder på baggrund af hastigheder for mikrobiel nedbrydning og passage af unedbrudt stof ud af vommen, opnår man et øget kendskab til begrænsningerne på fordøjeligheden specifikt i vommen, idet faktorer, som påvirker vomfordøjeligheden, nu kan udspecificeres til en effekt på hastigheden for nedbrydning og/eller hastigheden for passage ud af vommen.

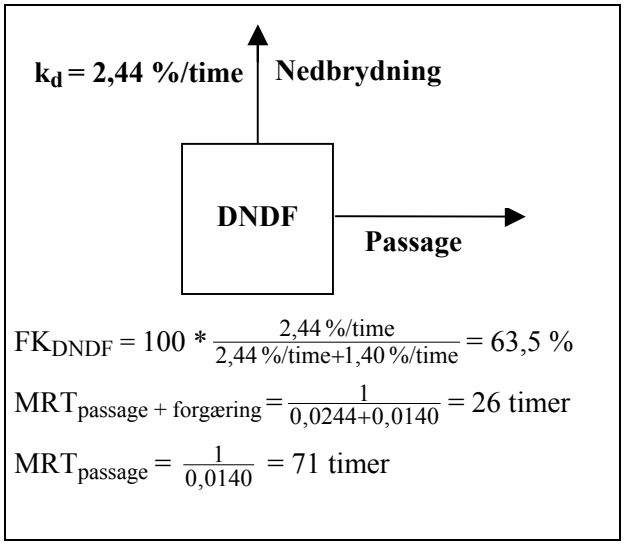
Formel 9.1:

$$\text{Fordøjelighed}_{\text{vom}} = \frac{k_d}{k_d + k_p}$$

Da sukker følger væskefasen, er det rimeligt at antage 1. ordens kinetik for både forgæring og passage. For disakkarider er det væsentligt, at fermenteringen er afhængig af en spaltning af disakkaridet, og til praktiske formål kan hastighedskonstanten for det begrænsende trin anvendes som udtryk for forgæringshastigheden. Da sukker har en potentiel fordøjelighed på 100 %, vil fordøjeligheden i vommen således kunne estimeres som hastighedskonstanten for forgæring k_d over summen af hastighedskonstanterne for forgæring og passage k_p, som vist i formel 9.1.

Forgæringen af stivelse kan ligeledes beskrives ved 1. ordens kinetik, mens det er mere problematisk for passage af stivelse. Undersøgelser tyder på, at passagekinetikken for stivelse er kompliceret (Tothi et al., 2003). Da de fleste stivelseskilder har en potentiel fordøjelighed tæt på 100 %, vil det indtil videre være rimeligt at anvende formel 9.1 givet ovenfor til beregning af fordøjelighed i vommen, idet der er behov for yderligere undersøgelser, før alternative passagemodeller til 1. ordens kinetik kan anbefales. Ved brug af nylonposedata for k_d er der risiko for under- og overvurdering af vomfordøjeligheden af henholdsvis svært- og lettilgængelige stivelseskilder, jævnfør Tabel 9.6.

Fordøjeligheden af potentielt fordøjeligt NDF (DNDF) kan ligeledes beregnes ved hjælp af formel 9.1. Dette er vist i eksemplet i Figur 9.11, hvor 63,5 % af den optagne mængde DNDF fordøjes. Den gennemsnitlige opholdstid i vommen (MRT) for potentielt fordøjeligt NDF, inden det enten passerer videre eller forgæres, kan beregnes som den reciprokke til forsvindingshastigheden ($1/(k_d+k_p)$), mens den gennemsnitlige opholdstid for DNDF, som passerer unedbrudt videre til tyndtarmen ($MRT_{passage}$) kan beregnes som $1/k_p$ (Allen & Mertens, 1988). I eksemplet i Figur 9.11 har DNDF, som passerer ufordøjet videre ud af vommen, en gennemsnitlig opholdstid i vommen på 71 timer, men kun en gennemsnitlig opholdstid på 26 timer, før det enten fordøjes eller passerer ud af vommen.

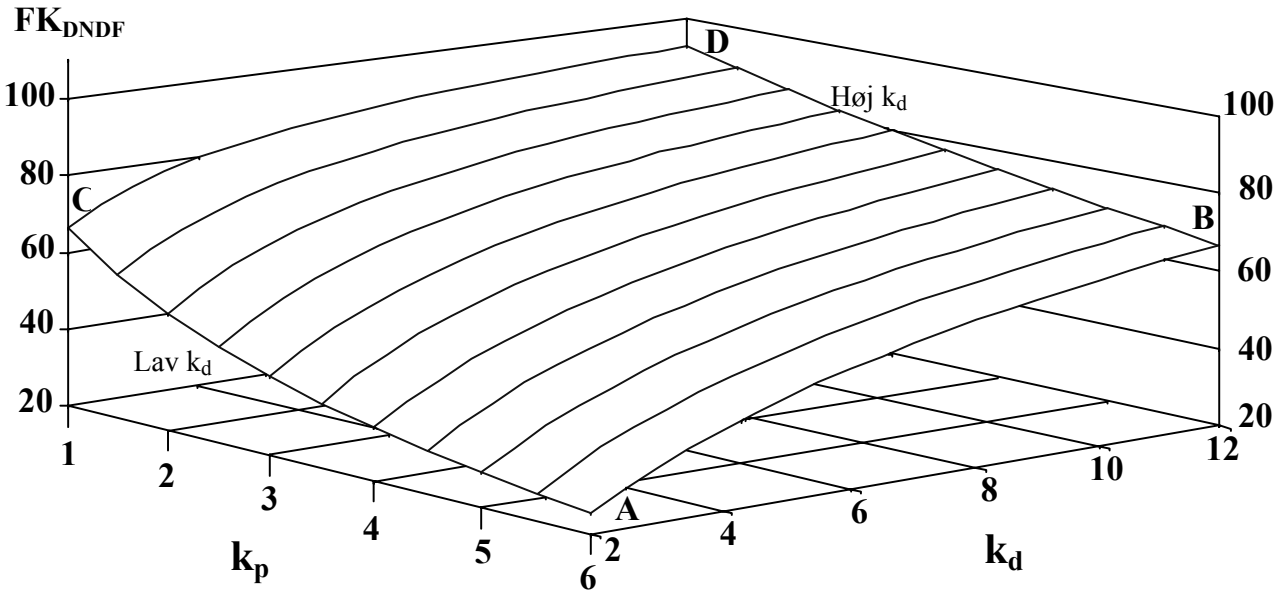


Figur 9.11 *Eksempel på omsætning af potentielt fordøjeligt NDF (DNDF) i vommen, som beskrevet i formel 9.1 og Figur 9.4b.*

Sammenhængen mellem hastighed for nedbrydning, hastighed for passage og den resulterende fordøjelighed er illustreret i Figur 9.12. Hastigheder for nedbrydning og passage er holdt inden for normale fysiologiske værdier, og det ses af figuren, at der er betydelig variation i fordøjeligheden. Ved en kombination af lav nedbrydningshastighed og en høj passagehastighed (punkt A, k_d= 2 %/time, k_p = 6 %/time) er fordøjeligheden (FK_{DNDF}) 25%, mens en forøgelse af k_d til 12 %/time og en sænkning af k_p til 1 %/time, medfører, at fordøjeligheden stiger til 92 % (D). Det fremgår endvidere af Figur 9.12, at

for fodermidler med en lav nedbrydningshastighed (AC) er den negative effekt på fordøjeligheden af et øget foderniveau (øget k_p, C→A) større end for fodermidler med en høj k_d (D→B).

Fodermidler, som omsættes langsomt i vommen, er altså mere følsomme for en øget passagehastighed. Cellevægskulhydrater er karakteriseret ved en lav k_d i forhold til andre næringsstoffer (protein, stivelse, sukker) og er dermed mere følsomme over for en højere passagehastighed. Kombinationen af høj hastighed for både nedbrydning og passage (B) samt kombinationen af lav k_p og lav k_d (C) medfører begge en fordøjelighed af DNDF på 66 %. Dette illustrerer, at to fodermidler, som p.t. vil vurderes ens, opfører sig meget forskelligt i vommen, og umiddelbart vil der derfor være potentiale for en betydelig højere foderoptagelse i situation B end i situation C, idet forsvindingshastigheden (summen af passage- og nedbrydningshastighederne) er 4-5 gange større i situation B end i situation C.



Hjørne i figurfladen	k_p		k_d		FK_{DNDF}	ΔFK_{DNDF}
A	Høj	6	Lav	2	25	
B	Høj	6	Høj	12	66	
C	Lav	1	Lav	2	66	
D	Lav	1	Høj	12	92	
C → A	Stiger		Lav	2	66 → 25	-41 (-62%)
D → B	Stiger		Høj	12	92 → 66	-26 (-28%)

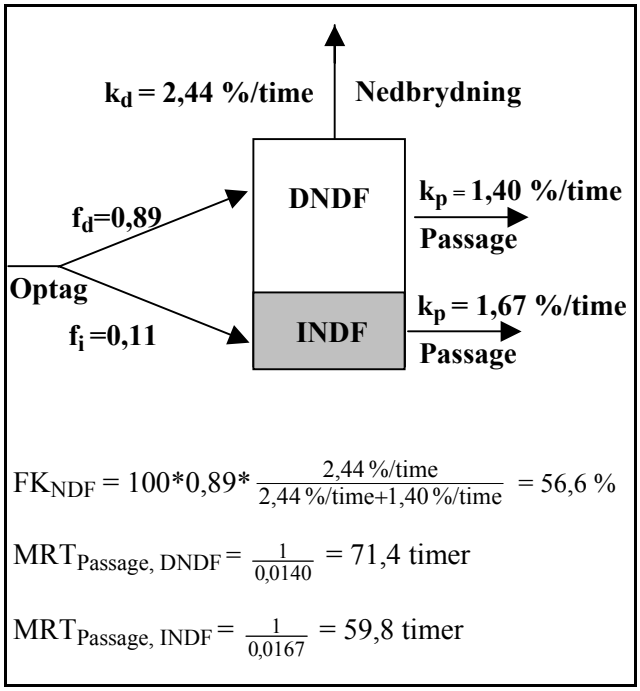
Figur 9.12 *Fordøjelighed i vommen af potentiel fordøjeligt NDF (DNDF) som funktion af variation i k_p og k_d, estimeret ud fra model 9.1.*

Selvom variationen i Figur 9.12 er holdt inden for fysiologiske rammer, skal man dog ikke forvente, at f.eks. den viste variation i passagehastighed vil kunne opnås for samme fodermiddel, idet der kan forventes en positiv korrelation mellem nedbrydningshastighed og passagehastighed, idet en hurtig nedbrydning vil øge sandsynligheden for passage.

Fraktionering af NDF i henholdsvis DNDF- og INDF-fraktionerne kan anses for at være irrelevant, idet fodermidlet aldrig vil kunne opholde sig i vommen så længe, at den potentielle fordøjelighed opnås. Størrelserne er dog ikke relateret til omsætningen i dyret per se, men er en fraktionering, som er kendetegnende for de egenskaber, som fodermidlet besidder. Den "potentielle fordøjelighed" bestemt in vitro eller in situ vil ofte være højere end den fordøjelighed, der findes in vivo ved fodring på vedligeholdsniveau. En opdeling i DNDF og INDF har den fordel, at nedbrydningshastigheden kan angives for DNDF alene, idet det ikke giver nogen mening at tale om en nedbrydningshastighed for INDF (Stensig, 1997).

Samtidig vil nedbrydningshastigheden baseret på hele NDF-fraktionen underestimere den aktuelle nedbrydningshastighed af DNDF, og den underestimering vil stige, jo større andelen af INDF er. En opdeling i DNDF og INDF, hvor de to puljer hver for sig følger 1. ordens kinetik, som vist i Figur 9.13, er derfor nødvendig for at kunne beskrive omsætningen af NDF i vommen (Waldo et al., 1972; Allen & Mertens, 1988).

Modellen i Figur 9.13 gør det muligt at bestemme fordøjeligheden af NDF (FK_{NDF}) ud fra indholdet af DNDF og passage- og nedbrydningshastighed for DNDF, som angivet i formel 9.2 (Allen & Mertens, 1988).



Figur 9.13 *Omsætning (passage og nedbrydning) af NDF i vommen, hvor vompuljen af NDF er delt op i potentielt fordøjeligt NDF (DNDF) og ufordøjeligt NDF (INDF), jævnfør figur 9.4b. f_d og f_i er fraktionerne af NDF i foderet, som er henholdsvis potentielt fordøjeligt (f_d) og ufordøjeligt (f_i), $f_d+f_i=1$. $MRT_{Passage}$ er gennemsnitlig opholdstid i vommen før passage til duodenum.*

Formel 9.2:

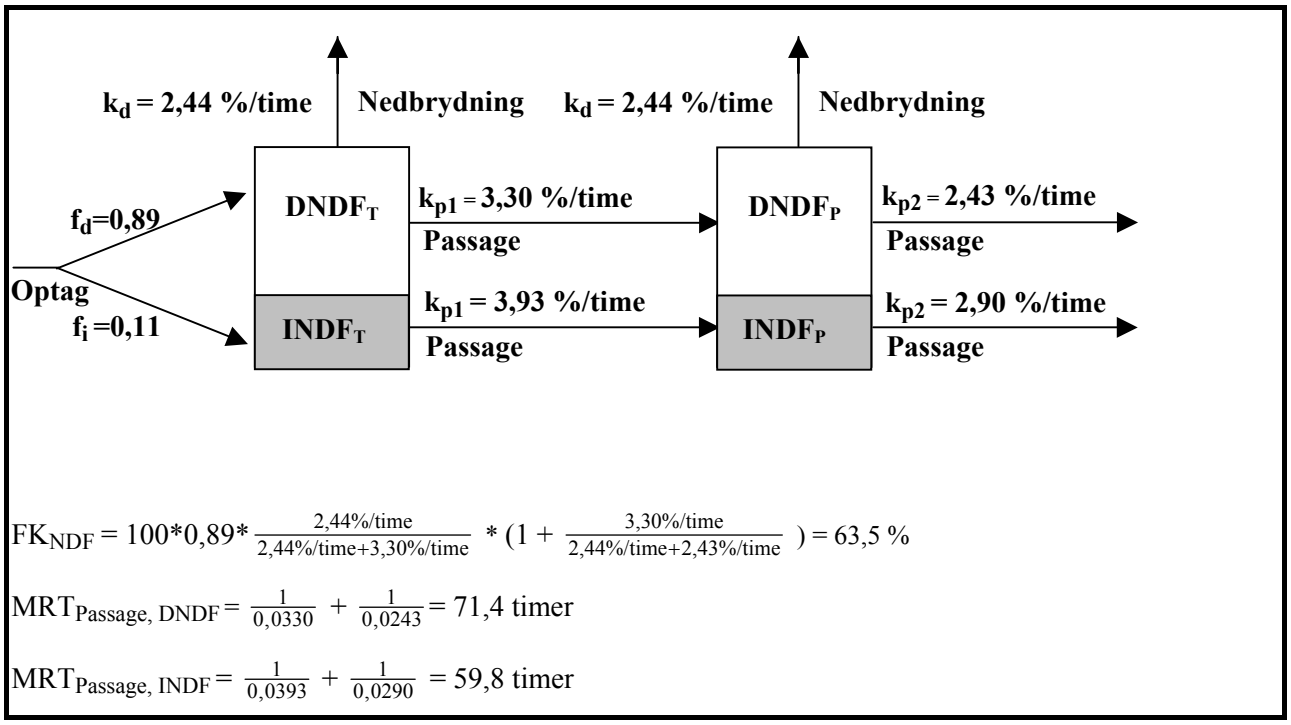
$$FK_{NDF} = f_d\left(\frac{k_d}{k_d + k_p}\right)$$

Modellen til beregning af NDF-fordøjelighed (formel 9.2) er analog til modellen, som anvendes til beregning af nedbrydningsgrad af protein i vommen i AAT-PBV-systemet (formel 4.12). Den vandopløselige fraktion (a) er pr. definition 0 for NDF, idet der ikke er en vandopløselig NDF-fraktion. Den potentielt nedbrydelige proteinfraktion (b) svarer til f_d, mens nedbrydnings- (c) og passa-

gehastighed (k) i formel 4.12 svarer til k_d og k_p.

I modellen i Figur 9.13 er det antaget, at alle partikler i vommen har den samme sandsynlighed for at passere ud af vommen. Som der er redegjort for tidligere, er dette normalt ikke tilfældet, idet sandsynligheden for passage bl.a. afhænger af partiklernes størrelse og vægtfylde, som begge ændres under opholdet i vommen. Modellen i Figur 9.14 bygger på en antagelse om selektiv tilbageholdelse i vommen af partiklerne, dvs. at de to vompuljer af henholdsvis DNDF og INDF yderligere kan opdeles i to puljer af henholdsvis selektivt tilbageholdte, store og lette nyoptagne partikler ($DNDF_T$+$INDF_T$), og små og tunge fordøjede partikler med mulighed for at passere ($DNDF_P$+$INDF_P$). Begge puljer er dog kendetegnet ved, at NDF kan nedbrydes mikrobielt, og det antages, at hastigheden for nedbrydning af DNDF er den samme i de to puljer (Allen & Mertens, 1988).

Fordøjeligheden af NDF kan i modellen i Figur 9.14 opfattes som summen af fordøjeligheden i to puljer, som begge følger 1. ordens kinetik (formel 9.3). Fordøjeligheden af NDF fra foderet i den første pulje ($D_{NDF, Pulje\ 1}$), hvor foderet ikke kan passere ud af vommen, beregnes tilsvarende fordøjeligheden i modellen i Figur 9.13.



Figur 9.14 *Omsætning af NDF i vommen, hvor NDF er delt op i puljer af tilbageholdte partikler ($DNDF_T$+$INDF_T$) og puljer af partikler med mulighed for at passere ud af vommen ($DNDF_P$+$INDF_P$). k_{p1} er hastighedskonstanten for passage fra pulje 1 til pulje 2, k_{p2} er hastighedskonstanten for passage ud af 2. pulje, og k_d er hastighedskonstanten for nedbrydning af DNDF. f_d og f_i er fraktionerne af NDF i foderet, som er henholdsvis potentielt fordøjeligt og ufordøjeligt, f_d+f_i=1. $MRT_{Passage}$ er gennemsnitlig opholdstid før passage til duodenum. Opholdstid er fordelt på puljer på baggrund af fordeling fundet ved passage af ytterbiummærket foder.*

Opholdstid er fordelt på puljer på baggrund af fordeling fundet ved passage af ytterbiummærket foder. Fordøjeligheden af NDF fra foderet i den anden pulje ($D_{NDF,\ Pulje\ 2}$) beregnes som produktet af mængden af DNDF, som undslipper nedbrydning i den første pulje og fordøjeligheden af DNDF i 2. pulje (formel 9.3).

Hvis der i stedet for 1. ordens kinetik antages en aldersafhængig passagehastighed fra pulje 1 til pulje 2, findes der tilnærmede formler, der kan bruges til beregning af en gennemsnitlig passagehastighed, der kan indsættes i formel 9.3.

Formel 9.3:

$$FK_{NDF} = [D_{NDF,\ Pulje\ 1}] + [D_{NDF,\ Pulje\ 2}] = [f_d\left(\frac{k_d}{k_d + k_{p1}}\right)] + [f_d\left(1 - \frac{k_d}{k_d + k_{p1}}\right)\left(\frac{k_d}{k_d + k_{p2}}\right)]$$

$$= f_d\left(\frac{k_d}{k_d + k_{p1}}\right) \cdot \left[1 + \left(\frac{k_{p1}}{k_d + k_{p2}}\right)\right]$$

Tabel 9.9 *Fordøjeligheden af NDF i vommen modelleret ved henholdsvis 1 og 2 puljer i vommen sammenlignet med aktuelt målte værdier in vivo (Weisbjerg & Lund, upubliceret)*

Foder	f_d (%)[1]	k_d (%)[2]	For-mel	MRT (timer)[3]	k_{p1}[4] (%)	k_{p2}[4] (%)	Beregnet FK_{NDF} (%)[5]	Målt FK_{NDF} (%)
Lucernehø	58,9	5,72	9.2	69,9	1,43		47,1	56,4
			9.3	22,4 + 47,5	4,46	2,11	51,9	
Græsensilage	87,3	6,86	9.2	52,7	1,90		68,4	73,3
			9.3	29,4 + 23,3	3,40	4,29	76,2	
Græsensilage (tidlig slæt)	90,9	5,36	9.2	85,1	1,18		74,5	82,0
			9.3	32,8 + 52,3	3,05	1,91	82,2	
Græsensilage (sen slæt)	78,3	4,43	9.2	62,5	1,60		57,5	66,3
			9.3	21,9 + 40,6	4,57	2,46	64,1	
Græshø	79,1	3,68	9.2	86,8	1,15		60,3	64,5
			9.3	42,3 + 44,5	2,36	2,25	67,4	
Byghelsædsensilage	71,4	3,30	9.2	54,8	1,83		45,9	58,8
			9.3	23,5 + 31,3	4,20	3,20	51,7	
Majsensilage	83,8	4,22	9.2	54,0	1,85		61,8	61,3
			9.3	27,6 + 26,4	3,62	3,79	69,4	

1) Potentielt fordøjeligt NDF fundet ved 3 ugers inkubation i nylonpose [(100 – (% INDF af NDF)]

2) Hastighedskonstant for nedbrydning af DNDF fundet vha. nylonposemetoden (Tabel 9.7)

3) MRT = gennemsnitlig opholdstid for NDF der passerer til duodenum (værdier fundet for INDF ved vomtømningsmetoden, Tabel 9.8). Ved 2-puljemodellen er den samme totale opholdstid anvendt, men opholdstiden er fordelt på de to puljer ud fra fordelingen fundet ved passage af ytterbiummærket foder og en G2G1 passagemodel

4) 'Gennemsnitlig' 1. ordens passagehastighed fundet som 1/MRT

5) Formel 9.2 og 9.3.

Som det ses af Tabel 9.9, vil den estimerede fordøjelighed vha. modellen i Figur 9.14 altid blive højere end fordøjeligheden estimeret vha. modellen i Figur 9.13 ved samme gennemsnitlige opholdstid i vommen.

Dette skyldes, at foderet i den første pulje i 2-puljemodellen ikke kan passere unedbrudt ud af vommen, men får en ny mulighed for at blive nedbrudt i den efterfølgende pulje. Den selektive tilbageholdelse af foderet i vommen sikrer altså en højere fordøjelighed, og formel 9.3 ses at resultere i værdier, der er betydeligt tættere på den aktuelt målte vomfordøjelighed (Tabel 9.9).

Når et fodermiddel tilføres til vommen, er det ikke umiddelbart tilgængeligt for nedbrydning og passage. For at fodermidlet kan nedbrydes, skal det mættes med vand, således at det kan komme i kontakt med det mikrobielle enzymsystem. Det er derfor muligt at tilføje en nøletid ($1/k_{p0}$) i modellen (som også er angivet i Tabel 9.7). Nøletiden for omsætning i vommen er således defineret som den fase af omsætningen i vommen, hvor nedbrydning enten ikke foregår, eller foregår meget langsomt (Mertens, 1977). Hvis man ser bort fra nøletiden, vil hastighedskonstanten for nedbrydning blive underestimeret. Nøletiden før partiklerne bliver tilgængelige for nedbrydning er afhængig af dyrets drøvtygning og vombevægelser samt partiklernes overflade, størrelse og muligheden for mikrobiel tilhæftning på partiklerne. Antages det, at partiklernes tilgængelighed er en forudsætning for både passage og nedbrydning, og at nøletiden er af samme størrelsesorden for de 2 processer, har det ingen effekt på den beregnede fordøjelighed af NDF i vommen, om nøletiden medregnes eller ikke, når det bare gælder for begge processer. Derimod vil nøletiden også i denne situation have en negativ effekt på foderoptagelsen, når denne er fysisk begrænset, idet en øget nøletid medfører en øget vompulje af NDF (Allen & Mertens, 1988).

Tyndtarm og blind- og tyktarm

Sukkertilførslen til de nedre tarmafsnit må forventes at være negligerbar bortset fra specielle tilfælde såsom støddosis af laktose.

Stivelsestilførslen til tynd- og tyktarm kan være betydelig. Da fordøjeligheden er meget afhængig af både stivelseskilde og behandling, vil det indtil videre være nødvendigt at bruge værdier for sammenlignelige stivelseskilder opnået i forsøg med fistulerede køer, hvis man ønsker at forudsige tyndtarmsfordøjeligheden.

Cellevægskulhydraterne fordøjes ikke i tyndtarmen, men udsættes for mikrobiel omsætning i blind- og tyktarm. Omsætningen i blind- og tyktarmen bidrager kun minimalt til den totale fordøjelighed af NDF, idet opholdstiden i blind- og tyktarmen er kort sammenlignet med opholdstiden i vommen, og total fordøjeligheden af NDF er derfor kun lidt højere end vomfordøjeligheden (Huhtanen, 1997; Huhtanen et al., 1995; Lund, 2002). Dette betyder, at fordøjeligheden af NDF i blind- og tyktarm er begrænset og kan sættes til 6,5 % af NDF-indtaget, som er et gennemsnit fundet i danske forsøg (se afsnit 9.5).

Beregning på standardration

Ovenstående principper er anvendt til at beregne fordøjeligheden af kulhydratfraktionerne i de forskellige mave-tarmafsnit for standardrationen som vist i Tabel 9.10. Desuden er det vist, hvorledes en øgning af foderoptagelsen kan forventes at påvirke de forskellige mål.

Tabel 9.10 *Omsætning af kulhydrater i standardrationen. Optagelse, hastighedskonstanter for nedbrydning og passage samt fordøjeligheden af kulhydratfraktionerne i de forskellige mave-tarmafsnit.*

	Rapskage	Byg	Kløvergræs-ensilage	Ration	Virkning af øget foderni-veau
Foderoptagelse					
Kg tørstof/dag	2,73	3,92	12,32	18,97	↑
Sammensætning af TS (%)					
Sukker	10,1	2,0	4,0	4,5	-
Stivelse	2,5	58,4	1,0	13,1	-
NDF	28,0	14,0	49,0	38,7	-
Kg/dag					
Sukker	0,275	0,078	0,493	0,846	↑
Stivelse	0,068	2,289	0,123	2,480	↑
NDF	0,764	0,549	6,037	7,350	↑
Hastighedskonstanter					
k_p *(% /time)*					
Sukker	12	12	12	97,2	↑
Stivelse	5	5	5	85,4	↑
NDF k_{p1}	5	5	4,73	67,1	↑
NDF k_{p2}	4	4	2,96		↑
k_d *(% /time)*					
Sukker	400	400	400		-
Stivelse	15	30	30		-
NDF	10,6	1,8	5,4		↓
Fordøjelse					
Fordøjelighed i vom (% af foderoptaget)					
Sukker	97,1	97,1	97,1		
Stivelse	75,0	85,7	85,7		
NDF	41,0	42,4	72,6		
Fordøjet i vom (kg)					
Sukker	0,267	0,076	0,479	0,822	
Stivelse	0,051	1,962	0,105	2,118	
NDF	0,313	0,233	4,383	4,929	
Fordøjet i tyndtarm (kg)					
Sukker	0,008	0,002	0,014	0,024	
Stivelse	0,014	0,262	0,014	0,290	
Fordøjet i blind- og tyktarm (kg)					
Stivelse	0,002	0,039	0,002	0,043	
NDF	0,050	0,036	0,392	0,478	

Udgangspunktet for beregningen af næringsstoffordøjelsen for standard-foderplanen i Tabel 9.10 er værdier fra Fodermiddeltabellen 1997 (Strudsholm et al., 1997). k_p for sukker er baseret på værdier for væskepassage (Weisbjerg et al., 1992), mens k_p for stivelse er baseret på observationer for byg (Tothi et al., 2003). k_{p1} og k_{p2} for NDF i rapskage og byg er estimeret på baggrund af værdier fra litteraturen. k_{p1} og k_{p2} for kløvergræsensilage er fundet ved først at beregne passagehastigheden i en simpel 1-puljemodel som $k_{p,INDF}$ (%/time) = 1,1425 + 0,0357[tørstofoptagelse(kg/dag)], baseret på danske forsøg med vomtømninger (Weisbjerg, upubliceret). Ved den aktuelle foderoptagelse giver dette 1,82 %/time, hvilket svarer til en gennemsnitlig opholdstid (MRT) på 55 timer. Denne opholdstid er efterfølgende fordelt på to puljer baseret efter de samme beregningsprincipper, som er brugt i Tabel 9.9.

K_d for sukker er sat til 400 %/time (Tabel 9.3). K_d for stivelse er sat til 30 %/time for byg (Tabel 9.5 og 9.6) og er for kløvergræsensilage sat til samme værdi, mens k_d for stivelse i raps er sat til det halve ud fra den antagelse, at proteinet i rapsen giver en vis beskyttelse. k_d og potentiel fordøjelighed for NDF er baseret på nylonposeundersøgelser (græsensilage (tidlig), byg 1 og rapskage, Tabel 9.7). Værdierne for k_d er baseret på nylonposeundesøgelser bestemt ved et lavt foderniveau og lavt kraftfoderniveau. Baseret på de undersøgelser, der er behandlet af Weisbjerg (1999), kan det forventes, at der herved er sket en undervurdering af k_d på op til 0,75 %/time.

Imidlertid tyder undersøgelser, hvor nylonposemetoden er sammenlignet til værdier opnået med vomtømningsmetoden, på, at nylonposemetoden giver en vis overvurdering af k_d in vivo (Weisbjerg et al., 2001). Samlet set kan fordøjelsen af NDF i vommen således være overvurderet i Tabel 9.10.

Potentiel fordøjelighed for sukker og stivelse er sat til 100 %. Der er i beregningerne ikke taget hensyn til eventuel nøletid for nedbrydning/forgæring. Fordøjeligheden i vommen for sukker og stivelse er beregnet med formel 9.1 og for NDF med formel 9.3, dvs. at der regnes med en selektiv tilbageholdelse af 'unge' partikler.

Fordøjeligheden i tyndtarmen er sat til 100 % for sukker, 80 % for stivelse (Tabel 9.4) og 0 % for NDF.

Fordøjeligheden i blind- og tyktarm af stivelse er sat til 60 %, således at fordøjeligheden i tyndtarm og blind- og tyktarm tilsammen bliver ca. 91 % (Mills et al., 1999b). NDF-fordøjelsen i blind- og tyktarm er sat til 6,5 % af NDF-optagelsen, som beskrevet ovenfor.

Der er i beregningerne ikke taget hensyn til mikrobielt kulhydrat, som vil udgøre en vis del af kulhydrat i duodenum og i fæces.

Det ses af Tabel 9.10, at der i alt fordøjes 8,70 kg kulhydrat, og heraf fordøjes den altovervejende del (90 %) i vommen, mens 4 % fordøjes i tyndtarmen, og 6 % fordøjes i blind- og tyktarm.

9.9 Afslutning

Gennem en betydelig forskningsindsats er der opnået en større forståelse af kulhydraternes, og især cellevægskulhydraternes, omsætning i mave-tarmkanalen. Cellevægskulhydraternes omsætning foregår i et kompliceret samspil med den øvrige ration, og dette samt beskrivelsen af cellevægskulhydraternes passagekinetik kræver komplicerede modeller for at kunne forudsige cellevægskulhydraternes udnyttelse i forskellige

situationer. En mere detaljeret beskrivelse af cellevægskulhydraternes omsætning giver mulighed for at forklare de store forskelle, der kan være i fordøjeligheden af cellevægskulhydrater og dermed i den totale foderudnyttelse. Den øgede forståelse af omsætningen af cellevægskulhydrater og faktorer, der påvirker denne omsætning, er væsentlige elementer, som skal inddrages i næste generation af rationsoptimeringssystemer.

9.10 Referencer

Alert, H.J. & Poppe, S. 1994. Trockensubstanz- und Nährstoffverlust bei Futtermitteln nach Inkubation im Pansen (Nylonbeutel-Technik). Arc. Anim. Nutr. 47, 181-186.

Allen, M.S. 1996. Physical constrains on voluntary intake of forages by ruminants. J. Anim. Sci. 74, 3063-3075.

Allen, M.S. & Mertens, D.R. 1988. Evaluating constrains on fiber digestion by rumen microbes. J. Nutr. 118, 261-270.

Andrighetto, I, Bailoni, G., Tolosa, H.F., Hartman, B., Hinds, M. & Sapienza, D. 1993. Observations on in situ degradation of forage cell components in alfalfa and Italian ryegrass. J. Dairy Sci. 76, 2624-2631.

Arieli, A., Bruckental, I. Kedar, O. & Sklan, D. 1995. In sacco disappearance of starch nitrogen and fat in processed grains. Anim. Feed Sci. Technol. 51, 287-295.

Baumgardt, B.R., Taylor, M.W. & Cason, J.L. 1962. Evaluation of forages in the laboratory. II. Simplified artificial rumen procedure for obtaining repeatable estimates of forage nutritive value. J. Dairy Sci. 45, 62-68.

Bendixen, B.M. 2002. Betydningen af græsensilages snitlængde for tyggetiden samt partikellængdefordelingen i foder, bolus, vomindhold og fæces. Speciale, den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, 103 pp.

Børsting, C.F. & Weisbjerg, M.R. 1989. Fatty acid metabolism in the digestive tract of ruminants. Ph.D. thesis, The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, 249 pp.

Cambling, R.C. 1991. Processing cereal grains for cattle – a review. Livest. Prod. Sci. 28, 223-234.

Cannas, A. & Van Soest, P. 2000. Simple allometric models to predict rumen feed passage rate in domestic ruminants. In: McNamara, J.P., France, J. & Beever, D. Modeling Nutrient Utilization in Farm Animals. CABI Publishing, Wallingford, UK, 49-62.

Cerneau, P. & Michalet-Doreau, B. 1991. In situ starch degradation of different feeds in the rumen. Reprod. Nutr. Dev. 31, 65-72.

Chesson, A., Forsberg, C.W. & Grenet, E. 1995. Improving the digestion of plant cell walls and fibrous feeds. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds). Recent developments in the nutrition of herbivores, INRA France, 249-277.

Church, D.C. 1976. Digestive physiology and nutrition of ruminants. Vol. 1. O & B Books, OR, USA, 350 pp.

Colucci, P.E., Macleod, G.K., Grovum, W.L., Mcmillan, I. & Barney, D.J. 1990. Digesta kinetics in sheep and cattle fed diets with different forage to concentrate ration at high and low intakes. J. Dairy Sci. 73, 2143-2156.

Cone, J.W., Tas, A.C. & Wolters, G.E. 1992. Pyrolysis Mass Spectrometry (PyMS) and degradability of starch granules. Starch/stärke 44, 55-58.

Dado, R.G. & Allen, M.S. 1995. Intake limitations, feeding behavior, and rumen function of cows challanged with rumen fill from dietary fibre or inert bulk. J. Dairy Sci. 78, 118-133.

desBordes, C.K. & Welch, J.G. 1984. Influence of specific gravity on rumination and passage of indigestible particles. J. Anim. Sci. 59, 470-475.

Donefer, E., Crampton, E.W. & Lloyd, L.E. 1960. Prediction of the nutritive value index of a forage from in vitro rumen fermentation data. J. Anim. Sci. 19, 545-552.

Ellis, W.C., Poppi, D.P., Matis, J.H., Lippke, H., Hill, T.M. & Rouquette, F.M. 1999. Dietary-digestive-metabolic interactions determining the nutritive potential of ruminant diets. In: Jung, H.-J.G. & Fahey, G.C. (eds.). Nutritional Ecology of Ruminants, Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, 423-481.

Forsberg, C.W., Forano, E. & Chesson, A. 2000. Microbial Adherence to the plant cell wall and enzymatic hydrolysis. In: Cronjé, P.B. (ed.). Ruminant Physiology: Digestion, metabolism, growth and reproduction, Proceedings of the IXth International Symposium on the Ruminant Physiology, 79-98.

Grenet, E. & Besle, J.M. 1991. Microbes and fibre degradation. In: Jouany, J.P. (ed). Rumen microbial metabolism and ruminant digestion, INRA France, 107-129.

Harmeyer, J. & Michalowski, T. 1991. A technique for the collection of reticular effluent of sheep. J. Vet. Med. Series A 38, 107-114.

Herrera-Saldana, R.E., Huber, J.T. & Poore, M.H. 1990. Dry matter, crude protein, and starch degradability of five cereal grains. J. Dairy Sci. 73, 2386-2393.

Hooper, A.P. & Welch, J.G. 1985a. Effects of particle size and forage composition on functional specific gravity. J. Dairy Sci. 68, 1181-1188.

Hooper, A.P. & Welch, J.G. 1985b. Change of functional specific gravity of forages in various solutions. J. Dairy Sci. 68, 1652-1658.

Huhtanen, P. 1997. Methods in assessing the parameters of digestion and passage kinetics in the rumen and utilisation of these parameters in digestion models. In: In vitro and in vivo methods in experiments on digestion processes and feed evaluation. National Research Institute of Animal Science, Krakow, Polen, 89-98.

Huhtanen, P., Jaakkola, S. & Kukkonen, U. 1995. Ruminal plant cell wall digestibility estimated from digestion and passage kinetics utilizing mathematical models. Anim. Feed Sci. Technol. 52, 159-173.

Huhtanen, P. & Vanhatalo, A. 1997. Ruminal and total plant cell-wall digestibility estimated by a combined in situ method utilizing mathematical models. Brit. J. Nutr. 78, 583-598.

Huntington, G.B. 1997. Starch utilization by ruminants: From basics to the bunk. J. Anim. Sci. 75, 852-867.

Ingvartsen, K.L., Friggens, N.C. & Faverdin, P. 1999. Feed intake regulation in late pregnancy and early lactation. In: Oldham, J.D., Simm, G., Groen, A.F., Nielsen, B.L., Pryce, J.E. & Lawrence, T.L.J. (eds.). Metabolic stress in dairy cows. Occ. Publ., No. 24, Brit. Soc. Anim. Sci.

Jung, H.G. & Deetz, D.A. 1993. Cell wall lignification and degradability. In: Jung, H.G., Buxton, D.R., Hatfield, R.D. & Ralph, J. (eds.). Forage cell wall structure and digestibility. American Society of Agronomy, 315-345.

Jørgensen, K.F. 2001. Fordøjeligheden af cellevægskulhydrater i kraft- og grovfodermidler bestemt ved in situ metoden – herunder effekten af formalingsgraden på partikelstørrelse og nedbrydningsprofil af fodermidler. M.Sc. Speciale, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, 88 pp.

Kaske, M., Hatiboglu, S. & Engelhardt, W.V. 1992. The influence of density and size of particles on rumination and passage from the reticulo-rumen of sheep. Brit. J. Nutr. 67, 234-244.

Kaske, M. & Midasch, A. 1997. Effects of experimentatty-impaired reticular contractions on digesta passage in sheep. Brit. J. Nutr. 78, 97-110.

Knudsen, K.E.B. 1993. Kulhydraternes kemiske sammensætning. Analyser – muligheder og problemer. Intern Rapport nr. 21, Statens Husdyrbrugsforsøg, 1-10.

Knudsen, K.E.B. 1997. Carbohydrate and lignin contents of plant materials used in animal feeding. Anim. Feed Sci. Technol. 67, 319-338.

Kovacs, P.L., Sudekum, K.H. & Stangassinger, M. 1997. Rumen content and ruminal and faecal particle size distribution in steers fed a mixed dier at three amounts of intake. Anim. Feed Sci. Technol. 64, 143-154.

Lechner-Doll, M., Kaske, M. & Engelhardt, W.V. 1991. Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. In: Tsuda, T., Sasaki, Y. & Kawashima, R. (eds.). Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. Proceedings of the Seventh International Symposium on Ruminant Physiology. Academic Press, USA, 455-482.

Lund, P. 2002. The effect of forage type on passage kinetics and digestibility of fibre in dairy cows. Ph.D. Thesis, The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, 169 pp.

Lykos, T. & Varga, G.A. 1995. Effects of processing method on degradation characteristics of protein and carbohydrate sources in situ. J. Dairy Sci. 78, 1789-1801.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1994. Prediction of in situ protein degradability in the rumen. Results of a European ringtest. Livest. Prod. Sci. 39, 201-212.

Madsen, J., Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R., Bertilsson, J., Olsson, I., Spörndly, R., Harstad, O.M., Volden, H., Tuori, M., Varvikko, T., Huhtanen, P. & Olafsson, B.L. 1995. The AAT/PBV protein evaluation system for ruminants. A revision. Norwegian J. Agr. Sci. Suppl. no. 19, 1-37.

Maeng, W.J. & Baldwin, R.L. 1976. Dynamics of fermentation of a purified diet and microbial growth in the rumen. J. Dairy Sci. 59, 636-642.

Mathison, G.W., Okine, E.K., Vaage, A.S., Kaske, M. & Milligan, L.O. 1995. Current understanding of the contribution of the propulsive activities in the forestomach to the flow of digesta. In: Engelhardt, W.v., Leonhard-Marek, S., Brewes, G., Giesecke, D. (eds.). Ruminant physiology: Digestion, metabolism, growth and reproduction. Proceedings of the Eighth International Symposium on Ruminant Physiology, 23-41.

McAllister, T.A. & Cheng, K. J. 1996. Microbial strategies in the ruminal digestion of cereal grains. Anim. Feed Sci. Technol. 62, 29-36.

McDonald, P., Edwards, R.A., Greenhalgh, J.F.D. & Morgan, C.A. 1995. Animal Nutrition. Addison Wesley Longman, 607 pp.

McNiven, M., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1995. Influence of roasting or sodium hydroxide treatment of barley on digestion in lactating cows. J. Dairy Sci. 78, 1106-1115.

Mertens, D.R. 1977. Dietary fiber components in relationship to the rate and extent of ruminal digestion. Fed. Proc. 36, 187-192.

Mertens, D.R. 1993. Kinetics of cell wall digestion. In: Jung, H.G., Buxton, D.R., Hatfield, R.D. & Ralph, J (eds.). Forage cell wall strucure and digestibility, American Society of Agronomy, 535-570.

Mills, J.A.N., France, J & Dijkstra, J. 1999a. A review of starch digestion in the lactating dairy cow and proposals for a mechanistic model: 1. Dietary starch characterisation and ruminal starch digestion. J. Anim. and Feed Sci. 8, 291-340.

Mills, J.A.N., France, J & Dijkstra, J. 1999b. A review of starch digestion in the lactating dairy cow and proposals for a mechanistic model: 2. Postruminal starch digestion and small intestinal glucose absorption. J. Anim. and Feed Sci. 8, 451-481.

Mould, F.L., Ørskov, E.R. & Mann, S.O. 1983. Associative effects of mixed feeds. I. Effects of type and level of supplementation and the influence of the rumen fluid pH on cellulolysis in vivo and dry matter digestion of various roughages. Anim. Feed Sci. Technol. 10, 15-30.

Møller, J., Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 2000. Fodermiddeltabel. Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Rapport nr. 91, Landskontoret for Kvæg, 52 pp.

Neel, J.P.S., Prigge, E.C. & Townsend, E.C. 1995. Influence of moisture content of forage on ruminal functional specific gravity and passage of digesta. J. Anim. Sci. 73, 3094-3102.

Nocek, J.E. & Tamminga, S. 1991. Site of digestion of starch in the gastrointestinal tract of dairy cows and its effect on milk yield and composition. J. Dairy Sci. 74, 3598-3629.

Okine, E.K., Mathison, G.W., Kaske, M., Kennelly, J.J. & Christopherson, R.J. 1998. Current understanding of the role of the reticulum and reticulo-omasal orifice in the control of digesta passage from the ruminoreticulum of sheep and cattle. Can. J. Anim. Sci. 78, 15-21.

Poppi, D.P., Morton, B.W., Minson, D.J. & Hendricksen, R.E. 1980. The validity of the critical size theory for particles leaving the rumen. J. Agr. Sci. (Camb.) 94, 275-280.

Robinson, P.H., Tamminga, S. & Van Vuuren, A.M. 1987. Influence of declining level of feed intake and varying the proportion of starch in the concentrate on rumen ingesta quantity, composition and kinetics of digesta turnover in dairy cows. Livest. Prod. Sci. 17, 37-62.

Russell, J.B. & Wilson, D.B. 1996. Why are ruminal cellulolytic bacteria unable to digest cellulose at low pH ? J. Dairy Sci. 79, 1503-1509.

Siciliano-Jones, J. & Murphy, M.R. 1991. Specific gravity of various feedstuffs as affected by particle size and in vitro fermentation. J. Dairy Sci. 74, 896-901.

Smith, L.W., Goering, H.K., Waldo, D.R. & Gordon, C.H. 1971. In vitro digestion rate of forage cell wall components. J. Dairy Sci. 54, 1-6.

Sniffen, C.J., O'Connor, J.D., Van Soest, P.J., Fox, D.G. & Russell, J.B. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. J. Anim. Sci. 70, 3562-3577.

Sniffen, C.J., Russell, J.B. & Van Soest, P.J. 1983. The influence of carbon source, nitrogen source and growth factors on rumen microbial growth. Proc. Cornell Nutr. Conf. Ithaca, NY, 26-33.

Stensig, T. 1997. Virkning af sukker og stivelse på cellevægskulhydraternes fordøjelse i vommen. I: Malkekøernes ernæring, Intern rapport nr. 88, Statens Husdyrbrugsforsøg, 56-66.

Stensig, T., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1998a. Digestion and passage kinetics in dairy cows as affected by the proportion of wheat starch or sucrose in the diet. Acta Agr. Scand. Sect A, Animal Sci., 48, 129-140.

Stensig, T., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1998b. Evaluation of different methods for the determination of digestion and passage rates of fibre in the rumen of dairy cows. Acta Agr. Scand. Sect A, Animal Sci. 48, 141-154.

Strudsholm, F., Nielsen, E.S., Flye, J.C., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Kristensen, V.F., Hvelplund, T. & Hermansen, J. 1997. Fodermiddeltabel 1997. Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Rapport Nr. 69, Landsudvalget for Kvæg, 53 pp.

Sutherland, T.M. 1988. Particle separation in the forestomach of sheep. In: Dobson, A. & Dobson, M.J. (eds.). Aspects of digestive physoiology in ruminants, 43-73.

Südekum, K.-H., Thordsen, J.P. & Stangassinger, M. 1996. Effect of wheat silage maturity on in situ degradation of organic matter, crude protein, starch and fibre. J. Appl. Anim. Res. 10, 1-14.

Taminga, S., Van Vuuren, A.M., Van der Koelen, C.J., Ketelaar, R.S. & Van der Togt, P.L. 1990. Ruminal behaviour of structural carbohydrates, nonstructural carbohydrates and crude protein from concentrate ingredients in dairy cows. Neth. J. Agr. Sci. 38, 513-526.

Thorman, A.B. 2000. Foderværdi af frisk og ensileret majs. Betydningen af udviklingstrinet for nedbrydningen af tørstof, stivelse, protein og NDF i vommen. M.Sc. speciale, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole,129 pp.

Tothi, R., Lund, P., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 2003. Effect of expander processing on frational rate of maize and barley starch degradation in the rumen of dairy cows estimated using rumen evacuation and in situ techniques. Anim. Feed Sci. Technol. 104, 71-94.

Ulyatt, M.J., Dellow, D.W., John, A., Reid, C.S.W. & Waghorn, G.C. 1986. Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum. In: Milligan, L.P., Grovum, W.L. & Dobson, A. (eds.). Control of digestion and metabolism in ruminants. Proceedings of the Sixth International Symposium on Ruminant Physiology, 498-515.

Ulyatt, M.J., Dellow, D.W., Reid, C.S.W. & Bauchop, T. 1975. Structure and function of the large intestine of ruminants. In: McDonald, I.W. & Warner, A.C.I. (eds.). Digestion and metabolism in the ruminant. Proceedings of the Fourth International Symposium on Ruminant Physiology, 119-133.

Van Soest, P.J. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press, 476 pp.

Varga, G.A. & Kolver, E.S., 1997. Microbial and animal limitations to fiber digestion and utilization. J. Nutr. 127, 819S-823S.

Volden, H. 1999. Effects of level of feeding and ruminally undegraded protein on ruminal bacterial protein synthesis, escape of dietary protein, intestinal amino acid profile, and performance of dairy cows. J. Anim. Sci. 77, 1905-1918.

Volden, H. & Garmo, T.H. 1999. Digestion kinetics in grazing cows. NJF-utredning/rapport 126, 108-111.

Waldo, D.R., Smith, L.W. & Cox, E.L. 1972. Model of cellulose disapperance from the rumen. J. Dairy Sci. 55, 125-129.

Weimer, P.J. 1996. Why don´t ruminal bacteria digest cellulose faster ? J. Dairy Sci. 79, 1496-1501.

Weimer, P.J., Waghorn, G.C., Odt, C.L. & Mertens, D.R. 1999. Effect of diet on populations of three species of ruminal cellulolytic bacteria in lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 82, 122-134.

Weisbjerg, M.R. 1998. Ruminal sugar and starch fermentation. Proceeding from the seminar 'Karoline, Model for Feed Evaluation' held at the Swedish University of Agricultural Science, 8-9th June 1998, 34-37.

Weisbjerg, M.R. 1999. Cellevægskulhydrater og deres omsætning i vommen. Intern Rapport Nr. 118, Danmarks JordbrugsForskning, 3-17.

Weisbjerg, M.R. & Børsting, C.F. 1989. Influence of fat and feed level on fibre digestibility in vitro and in sacco and on volatile fatty acid proportions in the rumen. Acta Vet. Scand., suppl. 86, 137-139.

Weisbjerg, M.R., Børsting, C.F. & Hvelplund, T. 1992. The influence of tallow on rumen metabolism, microbial biomass synthesis and fatty acid composition of bacteria and protozoa. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 138-147.

Weisbjerg, M.R., Gado, H., Hvelplund, T. & Jensen, B.B. 1999. The effect of easily fermentable carbohydrates and pH on fibre digestibility and VFA pattern in an in vitro continuous culture system. S. Afr. J. Anim. Sci. (ISRP) 29, 112-113.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Bibby, B.M. 1994. Næringsstofomsætningen i mave-tarmkanalen hos køer tildelt forskellige mængder soyaskrå eller urea sammen med byghelsæd samt modellering af proteinomsætningen i vommen. Forskningsrapport nr 27, Statens Husdyrbrugsforsøg, 25 pp.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Bibby, B.M. 1998a. Hydrolysis and fermentation rate of sucrose, lactose and glucose in the rumen. Acta. Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 48, 12-18.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T, Kristensen, V.F. & Stensig, T. 1998b. The requirement for rumen degradable protein and the potential for nitrogen recycling to the rumen in dairy cows. Proceedings of the 25th Scientific Conference AICC – Arusha , August 5-7, 1998. TSAP Conferences Series 25, 110-118.

Weisbjerg, M.R., Lund, P. & Hvelplund, T. 2001. Effect of supplementation on rate of neutral detergent fibre degradation in forages measured in situ and by rumen evaquation. Abstract. IAAFSC joint meeting, Indiana, 2001.

Weisbjerg, M.R., Lund, P. & Hvelplund, T. 2002. Effect of feed intake on mean retention time of fibre in the rumen. J. Dairy Sci., 85, Suppl. 1, 318.

Wilson, J.R. 1994. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. J. Agr. Aci., Camb. 122, 173-182.

Wilson, J.R. & Kennedy, P.M. 1996. Plant and animal constrains to voluntary feed intake associated with fibre characteristics and particle breakdown and passage in ruminants. Austr. J. Agr. Res. 47, 199-225.

Wonterghem, M.C. van 1996. Nedbrydningshastighed af stivelse i vommen hos køer. Hovedopgave, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed. KVL, 79 pp.

Proteinomsætningen i mave-tarmkanalen og dens kvantificering

10

af Torben Hvelplund [1], Jørgen Madsen [2], Lorenzo Misciattelli [2] og Martin Riis Weisbjerg [1]

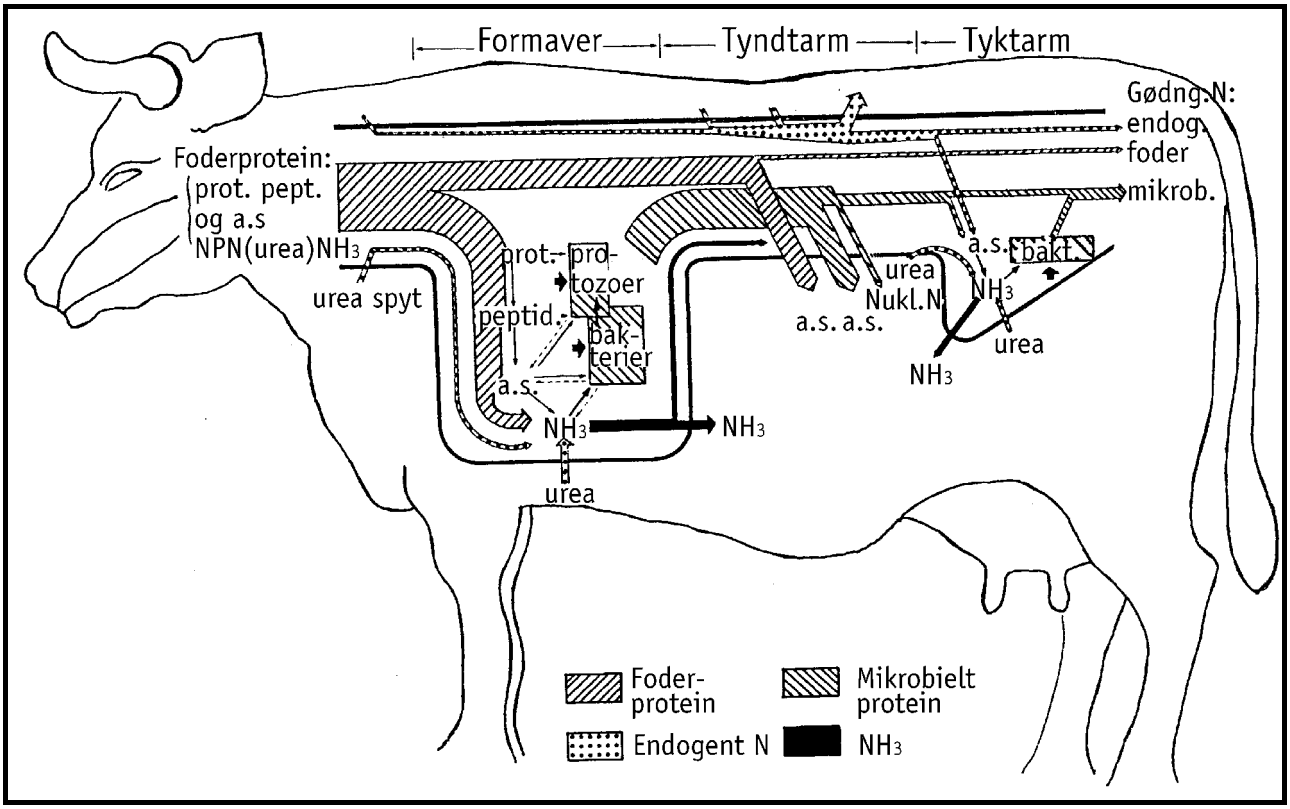
[1] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi, Danmarks JordbrugsForskning og
[2] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

10.1 Indledning

Proteinomsætningen i drøvtyggernes fordøjelseskanal er påvirket af den mikrobielle omsætning i vommen. Dette medfører, at ikke alene foderets indhold af råprotein (N x 6,25), men også andre næringsstoffer i foderet, der bidrager til den mikrobielle vækst i vommen, har indflydelse på, hvor meget protein (aminosyrer) en foderration stiller til rådighed for dyrets produktion. Det er således et komplekst samspil mellem foder, mikrober i vommen og dyret, der bestemmer de kvælstofholdige forbindelsers omsætning i mave-tarmkanalen. Dette er vist skematisk i Figur 10.1.

To vigtige processer i vommen er afgørende for proteinforsyningen til koen og er 1) hvor meget af det protein, der er i foderet, som nedbrydes i vommen og dermed stilles til rådighed for den mikrobielle proteinsyntese og 2) hvor meget mikrobielt protein, der kan dannes. Den mikrobielle proteinsyntese afhænger imidlertid ikke alene af mængden af kvælstof, der er tilgængeligt, men også af hvor meget energi, der frigøres i vommen til mikrobiel vækst, hvor forgæringen af kulhydrat er den vigtigste energikilde. Processerne i vommen er således afgørende for hvor meget protein, der tilføres tyndtarmen. Denne mængde kan være mindre end mængden i foderet i situationer, hvor der nedbrydes mere protein i vommen, end der bruges i den mikrobielle proteinsyntese, men også større i situationer, hvor den mikrobielle proteinsyntese overstiger mængden af nedbrudt protein. Grunden til, at dette kan lade sig gøre, er drøvtyggernes evne til at recirkulere kvælstof til vommen direkte over vomvæggen samt via spyttet, som det er skitseret i Figur 10.1.



Figur 10.1 *Illustration af proteinomsætningen i drøvtyggernes fordøjelseskanal.*

Proteinmængden, der passerer til tarmen, vil således være en blanding af henholdsvis mikrobielt protein, unedbrudt foderprotein samt endogent protein. Forholdet mellem disse fraktioner kan variere afhængig af foderrationens sammensætning. Dyrets aminosyreforsyning vil således afhænge af mængde og aminosyreindhold i disse proteinfraktioner samt fordøjeligheden af disse i tyndtarmen.

Proteinomsætningen i drøvtyggernes fordøjelseskanal er et forskningsfelt, hvor der har været stor aktivitet gennem de sidste årtier. Dette har resulteret i, at der er indført nye proteinvurderingssystemer til drøvtyggere i en lang række lande, hvor de nye erkendelser vedrørende proteinomsætningen er nyttiggjort til formulering af forbedrede systemer (INRA, 1978; ARC, 1984; NKJ, 1985; NRC, 1985; Tamminga et al., 1994) og enkelte også i opdaterede versioner (Verité et al., 1987; AFRC, 1992; Rulquin & Verité, 1993; Madsen et al., 1995; NRC, 2001).

Formålet med dette kapitel er at beskrive proteinomsætningen i drøvtyggerens fordøjelseskanal samt hvilke faktorer, der kan påvirke omsætningen, hvorimod proteinvurderingssystemer behandles i kapitel 20.

10.2 Proteinernes opbygning

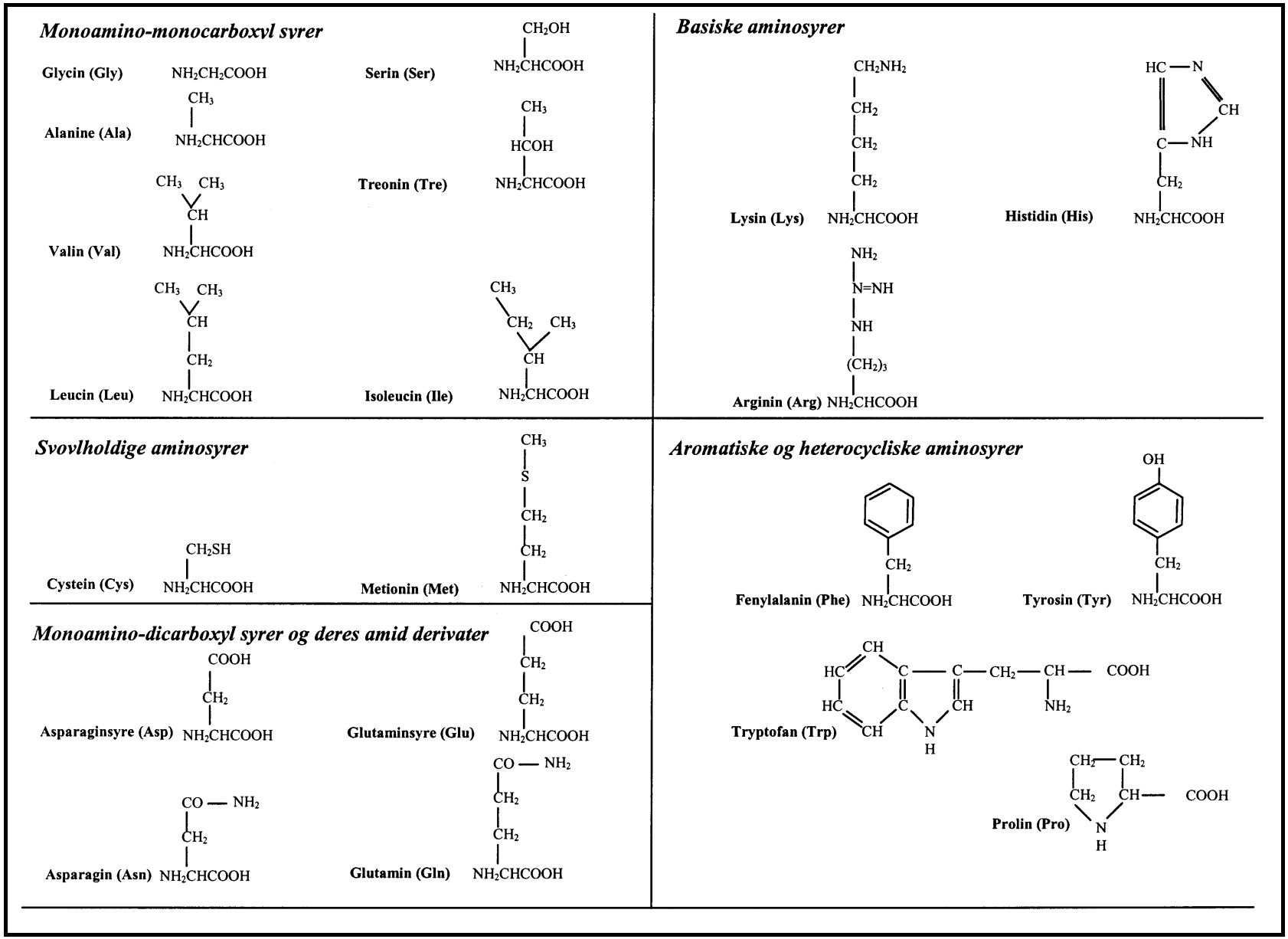
Sand protein (aminosyreprotein)

Proteiner er komplekse, organiske forbindelser, og i lighed med kulhydrater og fedt indeholder de kulstof (C), brint (H), ilt (O), men tillige også kvælstof (N) og i de fleste tilfælde også svovl (S). Protein findes i alle levende celler, og hver art har sine egne specifikke proteiner, og som følge deraf forekommer et stort antal forskellige proteiner i naturen som bl.a. i muskelprotein, oplagring i plantefrø og som enzymer.

Byggestenene i et protein er aminosyrer, og selvom der er isoleret et stort antal forskellige aminosyrer, er det kun 20, som normalt findes i proteiner. Aminosyrer er karakteriseret ved, at de alle har en aminogruppe ($-NH_2$) (for aminosyren prolin dog en iminogruppe (-NH)) og en karaboxylgruppe (-COOH), og at aminogruppen sidder i α-positionen, som er kulstofatomet lige efter karaboxylgruppen. Dette er vist i Figur 10.2, hvor strukturformlerne for de 20 almindeligt forekommende aminosyrer er vist.

Aminosyrerne klassificeres normalt i to forskellige grupper. Hvis de kan syntetiseres i kroppen og dermed ikke behøver at være til stede i foderet, kaldes de ikke-essentielle aminosyrer. Hvis de ikke kan syntetiseres i kroppen og dermed skal tilføres med foderet, kaldes de essentielle aminosyrer. De essentielle aminosyrer udgør lysin, metionin, treonin, tryptofan, isoleucin, leucin, histidin, fenylalanin og valin. Arginin er også essentiel for nogle dyr som f.eks. fugle og fisk, men ikke for drøvtyggere (Boisen et al., 2000), da den kan dannes i urinstofcyklus, hvor urea dannes fra overskudskvælstof som f.eks. ammoniak, der absorberes fra vommen. Imidlertid nedbrydes det meste arginin igen i samme cyklus, og aminosyren kategoriseres derfor ofte som semi-essentiel, og der er også påvist respons af infusion af arginin (Alumot et al., 1983; Bruckental et al., 1991).

Er klassificering af aminosyrer i essentielle og ikke-essentielle relevant for drøvtyggere? Spørgsmålet må besvares med et ja, da en opsplitning er relevant på vævsniveau, hvor drøvtyggerne har behov for tilførsel af de samme essentielle aminosyrer som enmavede dyr (Black et al., 1957), selvom det er velkendt, at vommens mikroorganismer kan syntetisere alle aminosyrer og dermed i teorien gør drøvtyggere uafhængige af tilførte essentielle aminosyrer med foderet. For hurtigt voksende dyr og specielt for køer med en høj mælkeproduktion vil der imidlertid



Figur 10.2 *Strukturformler for de α-aminosyrer der indgår i protein*

være et behov for at tilføre essentielle aminosyrer med foderet, der samtidig når frem til tarmen og absorberes der, da det mikrobielle protein ikke er tilstrækkeligt til at forsyne disse højtydende dyr med en tilstrækkelig forsyning af essentielle aminosyrer (Hvelplund & Weisbjerg, 1995).

Det er ligeledes vigtigt at være opmærksom på, at alle aminosyrer med undtagelse af glycin eksisterer som mindst to isomere på grund af det optisk aktive kulstofatom, hvor på aminogruppen sidder. De proteinogene aminosyrer er alle L-isomerer, men de fleste aminosyrer kan undergå transaminering og således afgive deres aminogruppe til en keto-analog og dermed omlejres fra D- til L-formen, dog vil nedbrydning af lysin og treonin ikke resultere i ketoanaloger, og dermed kan D-former af disse aminosyrer ikke omlejres til anvendelige L-isomerer. En række ikke-aminosyreanaloger kan således have aminosyreeffekt på vævsniveau og specielt anvendes en række metioninanaloger til enmavede dyr men også til drøvtyggere på grund af deres lavere nedbrydningsgrad i vommen. En grundig gennemgang af de forskellige aminosyreanaloger og deres biologiske omsætning samt estimerede virkningsgrader er behandlet af Baker (1994).

Proteiner kan ikke klassificeres i et enkelt system, men egenskaber som opløselighed, form, funktion og tredimensional struktur anvendes ofte til klassifikation af proteiner, som diskuteret af Eggum (1989). Proteinernes egenskaber, specielt med hensyn til deres evne til at modstå nedbrydning i vommen, er et vigtigt karakteristika for forskellige proteiners egnethed for drøvtyggere. Dette omtales mere detaljeret i et senere afsnit.

Ikke-protein-kvælstof (NPN)

Et betydeligt antal forbindelser, der indeholder kvælstof, men som ikke kan klassificeres som protein, findes i både planter og dyr. Disse kaldes normalt for ikke-protein-kvælstof (NPN) forbindelser i modsætning til sand protein, som omtalt ovenfor. NPN-forbindelser omfatter bl.a. aminer (f.eks. betain, som findes i roer, amider (f.eks. urea), puriner og pyrimidiner (findes begge som bestanddele i nukleinsyrer), nitrat (forekommer i f.eks. kraftigt gødet græs) og flere andre forbindelser som alkaloider og visse B-vitaminer henføres til NPN-forbindelser. Frie aminosyrer og peptider henregnes normalt også til gruppen af NPN-forbindelser, men da disse har den samme værdi som aminosyrer bundet i proteiner, burde de ud fra et ernæringsmæssigt synspunkt inkluderes i fraktionen af sand protein. Grunden til denne "fejlplacering" af frie aminosyrer skyldes de ældre metoder, hvor sand protein blev bestemt ved fældning med forskellige kemikalier (f.eks. tricloreddikesyre, sulfosalicylsyre), der ikke fældede frie aminosyrer og peptider. Udtrykket renprotein blev anvendt for den fraktion, som blev fældet og beregnet som fældet N x 6,25. Bestemmelse af sand protein ved hjælp af en aminosyreanalyse, som nu er almindelig, gør det muligt at inkludere samtlige aminosyrer i fraktionen sand protein eller aminosyreprotein, som anvendes i de moderne proteinvurderingssystemer til drøvtyggere.

Det totale kvælstofindhold i et fodermiddel kan bestemmes med forskellige metoder, hvor Kjeldahl-metoden stadig er den mest almindelige. Det totale kvælstofindhold ganget med faktoren 6,25 udtrykker et fodermiddels indhold af råprotein.

10.3 Endogen tilførsel af protein gennem fordøjelseskanalen

Som skitseret i Figur 10.1, tilføres der endogent protein til fordøjelseskanalen. Ved endogent protein forstås protein, der tilføres fordøjelseskanalen fra kroppen. Den vigtigste fraktion er fordøjelsesenzymer, der tilfø-

res i løben og tyndtarmen og deltager i nedbrydningen af næringsstofferne til absorberbare enheder.

I modsætning til enmavede dyr tilføres der ikke fordøjelsesenzymer med spyttet hos drøvtyggere. Spyttet hos drøvtyggere indeholder imidlertid en betydelig mængde urinstof, og dette vil blive omtalt nærmere i et senere afsnit vedrørende recirkulering. Ud over urea tilføres små mængder glykoproteiner med spyttet i form af slim, og samtidig vil der være en endogen tilførsel af protein fra afstødte epitelceller.

I formaverne er der i lighed med mundhulen ingen tilførsel af fordøjelsesenzymer. Det endogene bidrag i dette afsnit begrænser sig til passage af urinstof over vomvæggen, som vil blive behandlet senere vedrørende recirkulering samt til protein i afstødte epitelceller. I modsætning til formaverne er der en endogen tilførsel af fordøjelsesenzymer i løben, hvor der tilføres pepsinogen, som ved påvirkning af saltsyre omdannes til det proteinspaltende enzym pepsin. I løben vil der også være en tilførsel af protein med slim samt afstødte epitelceller.

I duodenum tilføres betydelige mængder af endogent protein, primært via bugspyttet, der indeholder en blanding af enzymer, der deltager i nedbrydningen af protein, fedt samt kulhydrat, men også via galden, hvor de kvælstofholdige forbindelser primært er glycin og taurin bundet til galdesyrerne.

Gennem hele tyndtarmen tilføres protein gennem fordøjelsesenzymer, som udskilles fra tarmslimhinden, og som sikrer, at de produkter, som opstår på grundlag af virkningen af enzymerne, der udskilles i løben og med bugspyttet, nedbrydes yderligere til nedbrydningsprodukter, der kan absorberes og dermed udnyttes i dyrets produktion.

Forsøgsteknisk er tilførslen af endogent protein af stor interesse. I forsøg med fistulerede dyr, hvor man ønsker at kvantificere tilførslen af næringsstoffer til tarmen som et resultat af omsætningen i vommen, er det nødvendigt at kende tilførslen af endogent protein på det sted i fordøjelseskanalen, hvor kanylen er indsat, da det endogene bidrag til flowet ikke er et resultat af omsætningen i vommen, men bør fratrækkes det estimerede flow for at få det sande bidrag fra vomomsætningen. I de fleste danske undersøgelser med tarmfistulerede køer er kanylen i duodenum indsat ca. 60 cm efter pylorus, og således efter at tilførslen af bugspyt og galde har fundet sted.

I undersøgelserne med fistulerede køer, der dannede baggrund for AAT-PBV-proteinvurderingssystemet, blev der korrigeret for endogent protein baseret på undersøgelser af Van't Kloster & Rodgers (1969), hvor det endogene N-bidrag var bestemt til 0,27 % af tørstoffet, der passerede duodenum. Nyere danske undersøgelser (Larsen et al., 2000) samt andre undersøgelser publiceret de senere år antyder, at den hidtidige korrektion for endogent protein er for lav, og at det endogene bidrag er betydeligt højere end 0,27 % af tørstoffet, der passerer duodenum. Larsen et al. (2000) fandt således, at den endogene mængde af ikke-ammoniak N (NAN) eller, aminosyre N (AAN), der blev tilført duodenum, udgjorde ca. 1/3 af den totale mængde. Dertil kommer den mængde NH_3-N, som passerer til duodenum, der stammer fra både foderprotein, der er nedbrudt i vommen og fra recirkuleret urea. I forhold til den tidligere korrektion baseret på 0,27 % af tørstoffet, der passerer duodenum, viser denne undersøgelse, at det endogene bidrag af aminosyre N er 3 gange større. Konsekvensen af at anvende disse resultater er, at mængden af mikrobielt protein og unedbrudt foderprotein bliver mindre, når en større mængde end

hidtil antaget fratrækkes det totale flow til duodenum, som det vil kunne ses af Figur 10.1.

10.4 Nedbrydning af protein i vommen

Protein i foderet nedbrydes i betydeligt omfang i vommen, hvorved forstås at proteinet ikke mere findes på aminosyreform. Det betyder, at aminosyrernes kvælstofdel (se Figur 10.2) er fraspaltet kulstofskelettet i form af ammoniak. Fraspaltningen skyldes den mikrobielle aktivitet i vommen, hvor både bakterier og protozoer udviser proteolytisk aktivitet. Nedbrydning af foderprotein i vommen har stor betydning for fodermidlernes proteinværdi, da nedbrydningen både bestemmer forsyningen af vommens mikroorganismer med ammoniak og kortkædede forgrenede fedtsyrer, der bruges i den mikrobielle proteinsyntese, men også hvor meget af foderets protein, der passerer unedbrudt til tyndtarmen for videre fordøjelse i dette tarmafsnit.

Nedbrydningen af protein i vommen er en trinvis proces, hvor proteinet nedbrydes til oligopeptider, disse nedbrydes til dipeptider og videre til aminosyrer, der sluttelig spaltes til ammoniak og den tilsvarende syre (Wallace, 1995; Cotta & Russell, 1996). Nedbrydning af protein til aminosyrer er en ekstracellulær proces, som er knyttet til celleoverfladen, hvorimod deamineringen af aminosyrer under frigørelse af ammoniak sker intracellulært. Det hastighedsbegrænsende trin i nedbrydningsprocessen er ifølge Wallace (1995) nedbrydningen af oligopeptider til dipeptider.

Det er velkendt fra mange undersøgelser, at proteinnedbrydningen i vommen kan variere betydeligt både mellem og inden for fodermidler (Madsen & Hvelplund, 1985). Proteinnedbrydningsgraden i vommen er derfor en vigtig faktor at få fastlagt for at bestemme fodermidlernes proteinværdi, og en række metoder har været anvendt, som omtales efterfølgende.

In vivo bestemmelse af proteinnedbrydningsgraden i vommen

Nedbrydningsgraden kan måles i forsøg med fistulerede dyr, men det er både kompliceret og forbundet med en betydelig usikkerhed, da dette kræver, at mængden af protein, der passerer ud af vommen, præcist kan opdeles i de tre hovedkomponenter; mikrobielt protein, unedbrudt foderprotein og endogent protein jævnfør Figur 10.1. En yderligere komplikation ved anvendelse af fistulerede dyr er, at det er få fodermidler, der kan opfodres alene, og det vil følgelig ikke være bestemmelse af nedbrydningsgraden af et enkelt fodermiddel, men nedbrydningsgraden af de fodermidler, der indgår i rationen, som bestemmes. I fodermiddelvurderingen er det imidlertid nødvendigt med værdier på de enkelte fodermidler, og der er derfor udfoldet betydelige bestræbelser på at udvikle alternative metoder til bestemmelse af fodermidlernes proteinnedbrydningsgrad.

In situ bestemmelse af proteinnedbrydningsgraden i vommen

Teknikken med at inkubere foderprøver i fiberposer i vommen er beskrevet helt tilbage i 30'erne, hvor Quin et al. (1938) brugte silkeposer til at studere foderets nedbrydning i vommen. Det var imidlertid først da Ørskov & McDonald (1979) udviklede et matematisk værktøj til at vægte de opnåede nedbrydningsdata mod den fraktionelle passagehastighed af partikler ud af vommen og dermed muliggjorde beregningen af den effektive proteinnedbrydningsgrad, at forsøg med brug af nylonposeteknikken tog fart. In situ metoden med tilhørende formler til beregning af den effektive nedbrydningsgrad er beskrevet i kapitel 4. Princippet i metoden er, at unedbrudt foder tilbageholdes i posen, medens nedbrudt forlader posen. Ingen af disse forudsætninger er helt opfyldt, og det

er derfor nødvendigt at foretage nogle korrektioner, når teknikken bruges til bestemmelse af proteinnedbrydningsgraden i vommen. I det efterfølgende vil tre forhold blive omtalt, som vedrører partikeltab, mikrobiel forurening af unedbrudte foderrester i poserne efter inkubation samt hvorvidt det vandopløselige protein, der vaskes ud af poserne, nedbrydes momentant, som det ofte forudsættes ved brug af nylonposeteknikken.

Partikeltab

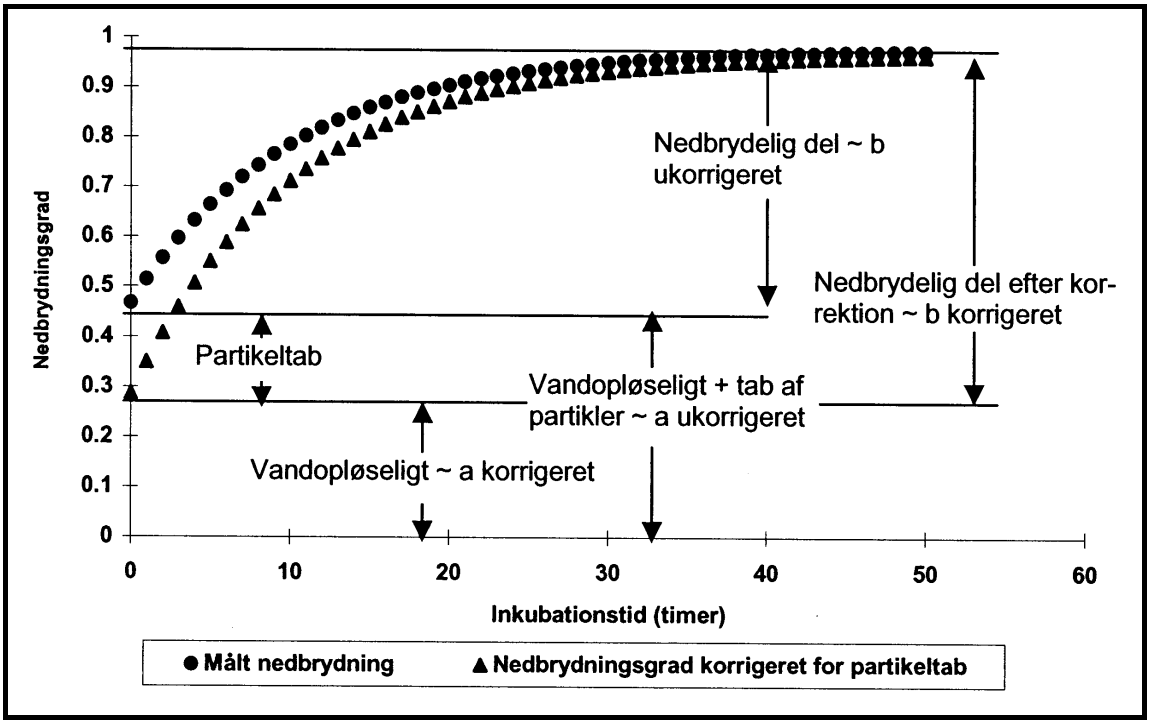
Partikeltab fra nylonposerne er et problem ved vurdering af fodermidlernes nedbrydning og specielt i fodermidler med en kraftig findelingsgrad, og problemet er størst for kraftfoderblandinger, hvor materialet både behandles i slaglemølle og pillepresse. Danske undersøgelser har vist, at for mange kraftfoderblandinger tabes fra 20-35 % af kvælstoffet med partikler. Såfremt der ikke tages hensyn til dette, vil nedbrydningsgraden i kraftfoderblandinger blive betydeligt højere end den nedbrydningsgrad, som kan beregnes på grundlag af enkeltkomponenterne i blandingen. Det skyldes, at nedbrydningsgraden på enkeltkomponenterne er bestemt på materiale, der ikke har været findelt, før det formales efter den foreskrevne metode gennem et 1,5 mm sold.

Partikeltabet bestemmes som forskellen mellem vasketabet fra nylonposer uden inkubation i vommen og den vandopløselige mængde, som bestemmes ved at udvaske prøven gennem et filterpapir. Korrektionen for partikeltab er baseret på den forudsætning, at det protein, der tabes som partikler, nedbrydes med samme hastighedskonstant, som måles på den fraktion, som ikke udvaskes som partikler (Weisbjerg et al., 1990).

Figur 10.3 viser henholdsvis en målt og en korrigeret nedbrydningsprofil for et fodermiddel med et vasketab fra nylonposen på 47 % og en vandopløselig andel på 29 %.

Indførelse af en korrektion for partikeltab medfører, at nedbrydningsgraden af proteinet reduceres, da der for alle kraftfodermidler er tale om et vist partikeltab, selvom prøverne ikke har været forbehandlet, men kun formalet ved den foreskrevne metode. Dette kan imidlertid udlignes ved at anvende en lavere passagehastighed i beregningen af den effektive proteinnedbrydning. Før korrektioner blev indført, viste undersøgelser på både dansk og norsk materiale, at anvendelse af en passagehastighed på 5 % pr. time, i stedet for som tidligere på 8 % pr. time i gennemsnit, medførte en uændret effektiv proteinnedbrydningsgrad af de almindeligt anvendte kraftfodermidler. Indførelsen af denne korrektion har medført, at der er overensstemmelse mellem nedbrydningsgraden bestemt på henholdsvis enkeltkomponenterne, der indgår i en kraftfoderblanding, og den værdi, der bestemmes på selve blandingen.

Nedbrydningskarakteristika målt ved hjælp af nylonposeteknikken på et udvalg af hyppigt anvendte kraftfoder- og grovfodermidler er vist i Tabel 10.1 og Tabel 10.2. Af tabellerne fremgår, at der er betydelige forskelle mellem de målte parametre for nedbrydning både mellem fodermidler, men også inden for fodermiddel. Samtidig viser tabellerne, at der for de fleste fodermidler er et betydeligt tab af partikler fra nylonposerne, hvilket nødvendiggør den ovennævnte korrektion for partikeltab.



Figur 10.3 *Målt og korrigeret nedbrydningsprofil for protein i et fodermiddel med angivelser af størrelsen af a- og b-fraktionerne i de to situationer, hvor a-fraktionen er den vandopløselige og umiddelbart nedbrydelige del, og b er den ikke vandopløselige, men potentielt nedbrydelige del. For yderligere forklaring henvises til teksten og kapitel 4, hvor nylonposemetoden er beskrevet.*

Vandopløseligt protein

Mængden af vandopløseligt protein udgør en betydelig andel af totalproteinet i en lang række fodermidler, som det fremgå af Tabel 10.2 og 10.3. I f.eks. ensilage udgør det i de fleste tilfælde over halvdelen af det totale råproteinindhold. I beregningsformlerne til bestemmelse af den effektive proteinnedbrydning som omtalt i kapitel 4 betragtes den vandopløselige del af proteinet som momentant nedbrudt. Undersøgelser over nedbrydningshastigheden af frie aminosyrer i vommen indikerer, at en del frie aminosyrer kan passere til tarmen og dermed undgå nedbrydning i vommen. Velle (1999) fandt, at mellem 9 og 21 % af de tilførte aminosyrer til vommen undgik nedbrydning, når disse blev givet som støddoser til en ration bestående af hø og kraftfoder og således medførte en højere koncentration af frie aminosyrer i vommen end de, der almindeligvis vil findes under normale fodringsbetingelser. I fodermidler med en stor andel af vandopløseligt protein, hvoraf en betydelig del kan være frie aminosyrer, kunne dette indikere, at en del frie aminosyrer vil undgå nedbrydning i vommen. Dette medfører, at nedbrydningsgraden bestemt med nylonposeteknikken overvurderer nedbrydningsgraden i ensilager, hvorimod problemet er af mindre omfang for de betydende proteinfodermidler, hvor den vandopløselige del er langt mindre, end det er tilfældet for specielt ensilager, som det vil fremgå af Tabel 10.1 og 10.2. Bidraget med unedbrudte frie aminosyrer til tyndtarmen i normale rationer vil normalt være lavt som vist af Volden et al. (2001), der fandt, at bidraget med frie aminosyrer var mindre end 2 % af det totale flow af aminosyrer til tyndtarmen på rationer bestående af 60 % kraftfoder og 40 % græsensilage.

Tabel 10.1 *Nedbrydningskarakteristika for forskellige kraftfodermidler målt med nylonposeteknikken*

Foder	Obs[1]	% N i tørstof		a[2]		b[2]		c[2]		Vandopløseligt N (%)[3]		N tabt med partikler (%)[4]	
		Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns	s.d.	Gns.	s.d.
Oliekager og skrå													
Bomuld	16	6,59	1,31	0,378	0,116	0,755	0,198	0,034	0,018	9,2	4,5	28,5	10,3
Raps	166	5,76	0,43	0,268	0,125	0,716	0,171	0,074	0,041	10,7	5,0	16,2	8,5
Soja	63	8,00	0,83	0,141	0,055	0,922	0,078	0,062	0,028	8,6	5,3	8,0	4,3
Solsikke	21	6,33	0,57	0,350	0,089	0,636	0,119	0,117	0,049	11,5	5,5	23,2	9,2
Korn													
Byg	41	2,08	0,24	0,384	0,091	0,575	0,101	0,131	0,073	10,6	4,2	24,3	18,9
Havre	5	1,98	0,26	0,769	0,031	0,171	0,023	0,275	0,081	18,1	3,3	58,4	6,1
Hvede	11	1,95	0,19	0,459	0,093	0,525	0,090	0,139	0,065	16,3	4,6	32,0	7,4
Rug	4	1,63	0,12	0,624	0,123	0,329	0,116	0,183	0,037	28,5	5,3	33,8	9,0
Triticale	6	1,96	0,63	0,621	0,063	0,342	0,082	0,135	0,032	25,8	4,1	36,4	3,37
Frø													
Hestebønner	1	3,56	-	0,662	-	0,289	-	0,075	-	25,8	-	40,5	-
Rapsfrø	4	3,28	0,29	0,648	0,112	0,290	0,123	0,134	0,024	23,3	12,0	36,1	3,3
Sojabønner	3	6,59	0,16	0,708	0,085	0,304	0,085	0,089	0,017	42,9	28,2	17,8	16,7
Lupiner	2	7,82	0,04	0,663	0,144	0,329	0,163	0,266	0,317	29,9	0,1	36,5	13,6
Ærter	7	3,95	0,21	0,663	0,071	0,360	0,080	0,098	0,061	37,6	9,8	30,9	7,5
Mølleriprodukter													
Hvedeklid	2	2,49	0,04	0,484	0,025	0,436	0,005	0,158	0,035	31,3	1,1	16,3	3,6
Majsfodermel	9	2,14	0,21	0,379	0,088	0,607	0,184	0,037	0,016	17,2	9,9	20,1	5,5
Majsgluten	5	10,36	0,72	0,073	0,041	0,912	0,132	0,017	0,003	0,02	5,1	8,1	1,2
Majsklid	4	3,60	0,07	0,510	0,030	0,397	0,015	0,035	0,007	39,0	1,8	10,2	1,3
Guarmel	5	7,08	0,38	0,373	0,039	0,687	0,036	0,065	0,019	19,4	2,3	20,6	5,3
Sojaskaller	14	2,10	0,16	0,311	0,050	0,656	0,073	0,043	0,008	15,3	4,8	15,4	3,4
Biprodukter													
Majsbærme	22	4,79	0,45	0,257	0,060	0,542	0,266	0,031	0,015	11,3	4,6	14,2	3,6
Maltspirer	2	3,86	1,25	0,492	0,005	0,422	0,007	0,096	0,008	33,0	11,4	15,9	10,6
Mask	5	4,77	0,61	0,365	0,020	0,477	0,021	0,068	0,005	4,8	4,7	32,0	4,5
Roepiller	23	1,60	0,32	0,151	0,090	0,900	0,119	0,049	0,011	9,4	7,3	12,5	3,9
Fiskemel													
Fiskemel	68	11,69	0,50	0,418	0,084	0,996	0,029	0,009	0,002	29,6	7,12	13,0	2,4

1) Antal observationer
2) Parametre til modellen over nedbrydningsprofilen vist i formel 4.10 i kapitel 4
3) Beregnet som % af total N. Antal observationer er for de fleste fodermidler mindre end antallet af observationer brugt til beregningen af nedbrydningskarakteristika
4) Beregnet som % af total N. Antal observationer er for de fleste fodermidler mindre end antallet af observationer brugt til beregningen af nedbrydningskarakteristika.

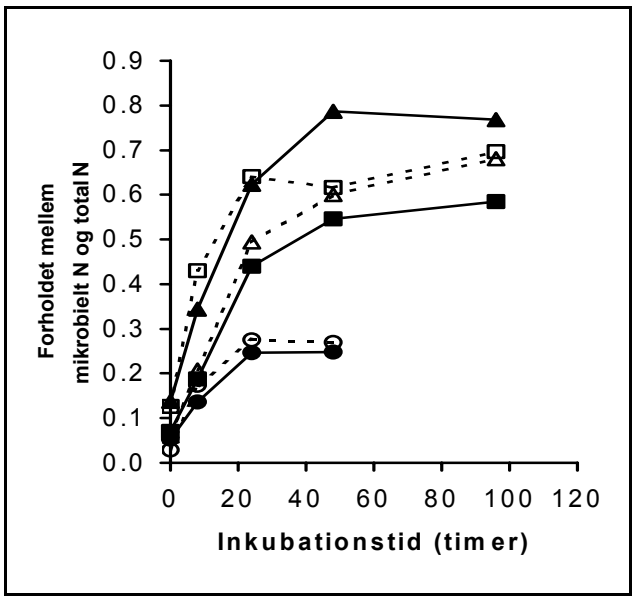
Tabel 10.2 *Nedbrydningskarakteristika for forskellige grovfodermidler målt med nylonposeteknikken*

Foder	Obs[1]	% N i TS		a[2]		b[2]		c[2]		Vandopløseligt N (%)[3]		N tabt med partikler (%)[4]	
		Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns.	s.d.	Gns.	s.d.
Roer													
Foderroer	10	1,14	0,12	0,759	0,023	0,198	0,037	0,080	0,035	66,3	3,1	11,5	2,6
Græs, frisk													
Kløvergræs	78	3,38	0,79	0,428	0,069	0,543	0,073	0,115	0,022	25,8	6,2	18,2	4,0
Ital. Rajgræs	1	2,83	-	0,466	-	0,497	-	0,129	-	55,0	-	24,0	-
Hundegræs	21	2,80	0,84	0,446	0,116	0,539	0,144	0,095	0,034	25,0	6,5	15,9	4,5
Rajgræs	19	3,23	0,59	0,467	0,088	0,509	0,090	0,098	0,036	29,9	5,6	18,0	4,3
Bælgplanter, frisk													
Lucerne	22	3,27	0,46	0,577	0,064	0,362	0,058	0,103	0,028	-	-	-	-
Stregbælg	4	2,83	0,13	0,355	0,029	0,577	0,047	0,074	0,019	20,0	3,4	16,4	2,8
Hvidkløver	4	4,20	0,81	0,582	0,094	0,408	0,589	0,066	0,025	-	-	-	-
Rødkløver	11	3,54	0,73	0,272	0,150	0,692	0,149	0,099	0,018	21,7	3,4	13,7	3,4
Hestebønner	3	2,68	0,28	0,653	0,107	0,263	0,118	0,082	0,015	36,4	14,7	28,1	4,5
Vikker	1	3,40	-	0,610	-	0,322	-	0,168	-	45,5	-	15,1	-
Ærter	18	3,11	0,33	0,671	0,080	0,248	0,058	0,070	0,028	41,5	14,2	28,3	14,2
Helsæd, frisk													
Byg	11	1,34	0,11	0,564	0,121	0,369	0,235	0,074	0,073	27,7	8,6	24,6	6,6
Havre	1	1,16	-	0,691	-	0,173	-	0,195	-	20,1	-	47,4	-
Triticale	12	1,53	0,59	0,555	0,080	0,310	0,110	0,145	0,093	37,2	4,0	16,5	5,7
Hvede	49	1,32	0,30	0,629	0,083	0,257	0,085	0,079	0,103	34,8	12,5	26,3	10,1
Rug	18	1,71	0,69	0,637	0,077	0,256	0,098	0,138	0,076	36,5	9,4	26,4	5,3
Græsensilage													
Kløvergræs	38	2,61	0,65	0,758	0,057	0,191	0,053	0,097	0,025	66,1	6,4	9,8	3,6
Hundegræs	3	2,87	0,72	0,648	0,051	0,293	0,024	0,100	0,016	55,7	0,6	12,8	1,8
Rajgræs	2	2,12	0,06	0,749	0,01	0,200	0,016	0,095	0,008	51,3	6,7	19,8	1,6
Bælgplanteensilage													
Hestebønner	2	2,78	0,11	0,633	0,019	0,298	0,012	0,082	0,013	32,9	0,8	29,9	2,8
Vikker	4	3,05	0,60	0,723	0,042	0,189	0,058	0,093	0,014	-	-	-	-
Ærter	5	2,85	0,35	0,795	0,120	0,157	0,105	0,107	0,032	63,3	16,6	16,9	4,1
Helsædsensilage													
Byg	10	1,72	0,15	0,823	0,066	0,127	0,061	0,025	0,015	59,3	8,8	19,7	2,4
Hvede	28	1,39	0,25	0,839	0,057	0,075	0,040	0,081	0,120	63,4	10,9	19,8	6,0
Majs	5	1,71	0,13	0,798	0,020	0,147	0,042	0,019	0,006	54,1	9,7	28,3	5,2
Hø													
Kløvergræs	5	2,32	0,37	0,400	0,097	0,554	0,098	0,059	0,016	49,0	-	10,1	-

1) Antal observationer
2) Parametre til modellen over nedbrydningsprofilen vist i formel 4.10 i kapitel 4
3) Beregnet som % af total N. Antal observationer er for de fleste fodermidler mindre end antallet af observationer brugt til beregningen af nedbrydningskarakteristika
4) Beregnet som % af total N. Antal observationer er for de fleste fodermidler mindre end antallet af observationer brugt til beregningen af nedbrydningskarakteristika.

Mikrobiel forurening af rester

Tilhæftning af bakterier til partiklerne, der er tilbage i poserne efter inkubation og vask af poserne, er ligeledes et problem for opnåelse af en korrekt nedbrydningsprofil af det inkuberede foder. Problemet med tilhæftning af bakterier til partiklerne i poserne er især et problem for fiberholdige fodermidler, hvor der kan være en betydelig "forurening" af resterne, der er tilbage i nylonposerne efter vask, som det fremgår af Figur 10.4, hvor forureningen er vist for forskellige fodermidler som funktion af inkubationstiden.



Figur 10.4 *Forholdet mellem mikrobielt N og total N i rester i nylonposer inkuberet i vommen som funktion af inkubationstiden for forskellige grovfodermidler. Kløvergræsensilage (□), kløvergræsensilage (■), græspiller (○), græspiller (●), majsensilage (Δ) og græshø (▲) (Misciattelli, 2001).*

For et fodermiddel som hø kan helt op til ca. 80 % af det kvælstof, der er tilbage i nylonposen efter en inkubationstid på 96 timer, være af mikrobiel oprindelse. For andre fodermidler er andelen noget lavere, men dog stadig betydelig. Fjernelse af disse bakterier kræver en kraftigere behandling af resterne i poserne end blot vask i en vaskemaskine, og alle grovfodermidler behandles derfor i Danmark i en stomacher (fysisk behandling der slår bakterierne løs fra partiklerne) i 5 minutter for at fjerne de tilhæftede bakterier fra partiklerne.

Nedbrydningskarakteristika for grovfodermidlerne vist i Tabel 10.2 er alle beregnet på grundlag af værdier, hvor resterne efter inkubation har været behandlet med en stomacher. Mikrobiel forurening samt metoder til fjernelse af denne forurening er nærmere omtalt af Hvelplund & Weisbjerg (2000) sammen med en udførlig beskrivelse af nylonposemetoden til bestemmelse af fodermidlernes nedbrydning af protein. Nedbrydningsgraden af proteinet i forskellige fodermidler bestemt ved hjælp af nylonposeteknikken kan beregnes ud fra værdierne givet i Tabel 10.1 og 10.2 samt med anvendelse af en passagehastighed af proteinpartikler ud af vommen, som beskrevet i kapitel 4, formel 4.12. Fodermiddeltabellen (Møller et al., 2000a) angiver den effektive proteinnedbrydningsgrad for alle normalt anvendte fodermidler beregnet med en partikelpassagehastighed på 5 % pr. time.

Alternativer til nylonposemetoden for bestemmelse af nedbrydningsgraden

Da nylonposemetoden kræver vomfistulerede dyr, kan denne metode ikke anvendes som generel kontrolmetode, og der er derfor et stort behov for en alternativ laboratoriemetode. Flere enzymatiske metoder har været afprøvet, og i Frankrig anvendes en enzymatisk metode til bestemmelse af proteinets nedbrydningsgrad (Aufrère et al., 1991). Denne metode har været afprøvet både i Norge og Danmark uden et positivt resultat, når enzymopløseligheden blev relateret til nedbrydningsgraden bestemt med nylonposeteknikken på forskellige kraftfodermidler (Vognsen et al., 1994; Weisbjerg et al., 1997). Foruden

den ovennævnte metode har vi også afprøvet to alternative metoder i samarbejde med polske kolleger (Weisbjerg et al., 1997). En metode baseret på anvendelse af pankreatin og en baseret på anvendelse af ficin. Resultaterne fra sammenligningen mellem enzymopløseligheden og nedbrydningen målt i nylonpose er vist i Tabel 10.3, og kun den inkubationstid med enzymer, hvor der er opnået den højeste R^2-værdi, er vist. Af tabellen fremgår, at anvendelse af disse metoder til forudsigelse af nedbrydningsgraden er forbundet med en betydelig usikkerhed med en R^2-værdi mellem 0,69 og 0,55 samt en spredning mellem 6,7 og 8,7. Den meget simple metode baseret på opløseligheden af proteinet efter inkubation i en stødpudeopløsning er ligeledes vist i Tabel 10.3 og var lige så velegnet til forudsigelse af nedbrydningsgraden som metoderne baseret på enzymer. Som kontrolmetode til bestemmelse af nedbrydningsgraden på tværs af fodermidler er ingen af de afprøvede metoder anvendelige.

Tidligere undersøgelser (Madsen & Hvelplund, 1985) viste, at stødpudeopløseligheden kunne forudsige nedbrydningsgraden med en sikkerhed, der svarer til den, der er fundet i den nye undersøgelse som vist i Tabel 10.3. Den tidligere undersøgelse viste også, at såfremt oplysninger om navnet på fodermidlet var tilgængeligt, kunne nedbrydningsgraden forudsiges med en betydelig større sikkerhed (S.D. = 5,2 R^2 = 0,94), end når forudsigelsen var baseret alene på stødpudeopløseligheden. Oplysninger om navnet er ikke tilgængeligt for kontrolformål, og stødpudeopløseligheden kan derfor ikke anvendes som en kontrolmetode, men kan anvendes af foderstofindustrien til kontrol af deres råvarer og blandinger, indtil en alternativ metode er udviklet, hvilket er målet, selvom de hidtil afprøvede metoder ikke efterlader den store optimisme. Der arbejdes imidlertid videre med denne problemstilling, og indtil en generel metode er udviklet, har vi besluttet at arbejde videre med stødpudemetoden i vores løbende bestemmelse af nedbrydningsgraden, så denne metode kan anvendes med den størst mulige effekt i situationer, hvor navnet på fodermidlet er tilgængeligt (Møller et al., 2000b).

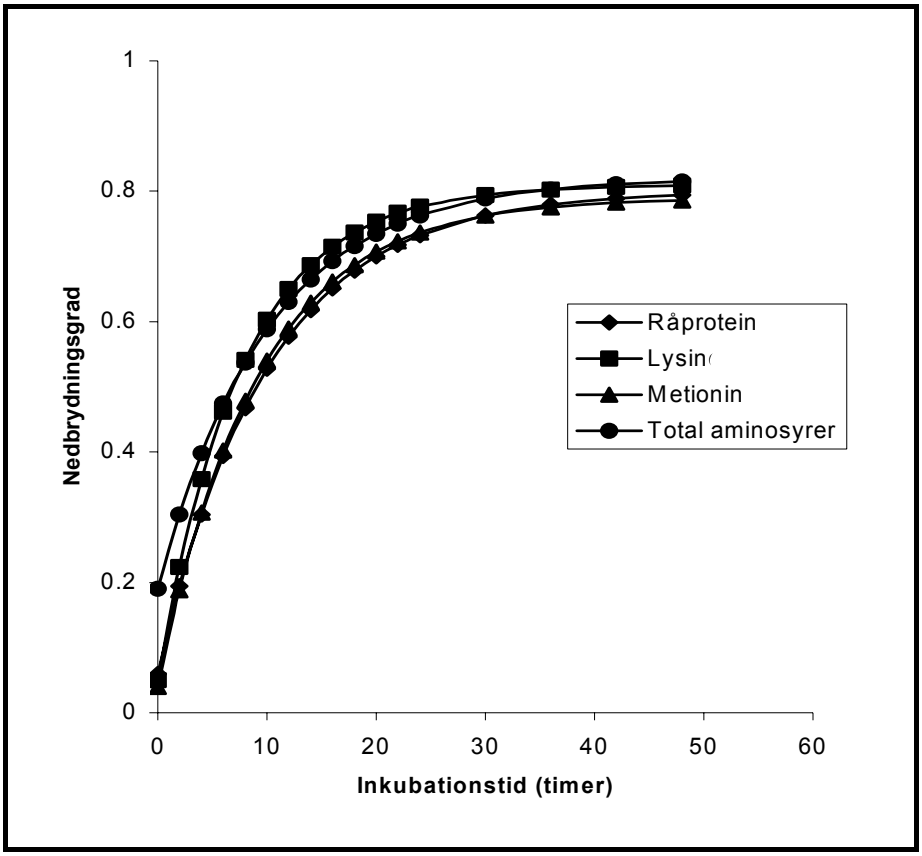
Tabel 10.3 *Regressionsligninger for sammenhængen mellem nedbrydningsgraden (%) bestemt med nylonpose og opløseligheden (%) bestemt med enzymer eller i buffer (opl) (Weisbjerg et al., 1997)*

Metode	Antal	Nedbrydningsgrad	S.D. på regression	R^2
Protease (*Streptomyces griseus*)	50	34,1 + 0,65*opl	6,7	0,69
Pankreatin	35	22,1 + 0,59*opl	8,7	0,55
Ficin	35	18,5 + 0,70*opl	8,2	0,61
Buffer	35	29,8 + 0,81*opl	7,8	0,65

Nedbrydning af aminosyrer

Målinger af nedbrydningsgraden af protein er normalt baseret på bestemmelser af kvælstofindholdet i foderet og i de rester, der er tilbage i poserne efter inkubation i vommen, og udtrykker derfor nedbrydningen af råprotein (N x 6,25). Det antages, at denne nedbrydningsgrad også er gældende for foderets aminosyrer, og dette er bl.a. undersøgt af Weisbjerg et al. (1996). Ved brug af nylonposeteknikken vil aminosyrer, der ikke tilbageholdes i poseresten efter inkubation, blive betragtet som nedbrudt, hvilket ikke altid vil være helt korrekt, som omtalt ovenfor, da en stor væskefortyndingshastighed betinger, at frie aminosyrer når at blive skyllet ud af vommen, før de nedbrydes.

Undersøgelser baseret på brug af nylonposeteknikken til fastlæggelse af nedbrydningsgraden af individuelle aminosyrer er ikke entydige. Nogle undersøgelser viser betydelige forskelle mellem de individuelle aminosyrer, hvorimod andre ikke afslører nævneværdige forskelle, som påpeget af Misciattelli (2001) baseret på en grundig gennemgang af litteraturen. Baggrunden for dette kan bl.a. ligge i, at aminosyrerne i de forskellige fodermidler findes i forskellige proteiner, som har forskellig fysisk-kemiske egenskaber og dermed også modstandsdygtighed over for mikrobiel nedbrydning i vommen. Figur 10.5 viser et eksempel for nedbrydningsprofilen for henholdsvis råprotein, totale aminosyrer, lysin og metionin for et fodermiddel, hvor der ikke er afgørende forskelle mellem nedbrydningsprofilerne for de forskellige fraktioner.



Figur 10.5 *Nedbrydning af råprotein, total aminosyrer, lysin og metionin som funktion af inkubationstid i vommen for majsbærme (Misciattelli, 2001).*

10.5 Mikrobiel proteinsyntese i vommen

Den mikrobielle omsætning af foderet i vommen medfører samtidig en mikrobiel vækst, og da mikroorganismerne indeholder ca. 50 % protein i tørstoffet, vil dette medføre en mikrobiel proteinsyntese i vommen. Omfanget af denne proteinsyntese er fortrinsvis bestemt af, hvor stor en mængde kulhydrat, der omsættes i vommen, da det er forgæringen af kulhydrater til kortkædede fedtsyrer, der forsyner mikroorganismerne med den energi, der skal bruges til syntese. Nedbrydningen af protein bidrager kun lidt med energi, og fedt forgæres ikke og bidrager derfor ikke med energi til mikrobiel vækst ud over hvad, der frigøres ved forgæring af glycerol.

Faktorer der påvirker den mikrobielle syntese i vommen

Den mikrobielle vækst i vommen er påvirket af en række faktorer som f.eks. mikrobernes behov for energi til vedligehold (som bl.a. omfatter bevægelse, produktion af ekstracellulære molekyler, aktiv transport), tilgængeligheden af monomere, som direkte kan inkorporeres under cellesyntesen som f.eks. aminosyrer og fedtsyrer, vækshastigheden samt hvor stor en andel af mikrobielt stof, der nedbrydes (”turn over”) i vommen. Den mikrobielle proteinsyntese i vommen måles normalt ikke som den syntese, der finder sted i vommen, men som den mængde mikrobielt stof, der passerer ud af vommen til tyndtarmen, da det er denne mængde, der er af interesse for dyrets forsyning med aminosyrer. Syntesen i vommen er meget større end den mængde protein, der tilføres tarmen. Det er bl.a. vist af Firkins (1996), der fandt, at 20 til 90 % af det protein, der blev produceret i vommen, blev recirkuleret i vommen og vil dermed ikke bidrage til den mikrobielle masse, der passerer til tyndtarmen. Recirkuleringen af protein i vommen skyldes forskellige faktorer som lyse af bakterierne på grund af bakteriofagangreb, at bakterierne dør f.eks. på grund af substratmangel (sult) samt protozoers optag af bakterier. Protozoerne udnytter kun ca. halvdelen af proteinet, og den resterende halvdel udskiller protozoerne tilbage til vommiljøet (Jouany, 1996). Desuden lyserer et stort antal af protozoerne ligeledes i vommen, og som følge deraf er det kun en mindre del af protozoerne, der passerer ud af vommen til tyndtarmen, som bl.a. vist af Williams & Coleman (1997).

Som nævnt ovenfor, er mængden af energi, der frigøres ved forgæring af kulhydrater, en væsentlig faktor for omfanget af den mikrobielle cellesyntese. Men foruden energi skal alle essentielle næringsstoffer, der er nødvendige for mikrobiel vækst også være til stede som f.eks. kvælstof, mineraler samt en kulstofkilde, der foruden energi ved forgæringen også bidrager med byggestenene til dannelse af cellernes organiske bestanddele. Hvis alle næringsstoffer er til rådighed, er mikrobernes cellevækst hurtig. En almindelig vombakterie som *Streptococcus bovis* er i stand til at dele sig hvert 14. minut. Hvis denne cellevækst fortsatte uhindret, ville den være i stand til fuldstændig at optage al pladsen i en vom på 60 liter i løbet af ca. 14 timer og producere en masse, der svarer til jordklodens masse på ca. 34 timer. Dette enorme vækstpotentiale vil selvfølgelig aldrig blive realiseret. For drøvtyggerens ernæring er det af interesse hvilke faktorer, der har indflydelse på den mikrobielle vækst og dermed den mikrobielle proteinsyntese i vommen eller måske snarere hvor meget af det mikrobielle stof, der dannes i vommen, der passerer ud af vommen og bidrager til dyrets forsyning med protein, men også med andre næringsstoffer, som findes i det mikrobielle stof som f.eks. fedtsyrer.

Ernæringsmæssige faktorer, der har været undersøgt, omfatter både faktorer med relation til næringsstofforsyningen, og faktorer i relation til påvirkning af vommiljøet samt til vomkinetikken.

Den mikrobielle proteinsyntese i vommen kræver en tilstrækkelig forsyning af mikroorganismerne med kvælstof. Bakterierne i vommen er i stand til at syntetisere alle aminosyrer ud fra ammoniak som kvælstofkilde. Ammoniakkoncentrationen i vommen har ofte været brugt som en indikator for, om der er en tilstrækkelig N-forsyning af mikroorganismerne. I et efterhånden klassisk in vitro studie af Satter & Slyter (1974), blev den nedre grænse for ammoniakkoncentration i vomvæsken, som understøttede en optimal mikrobiel vækst fastlagt til 3,5 mmol/100 ml vomvæske. Hvorvidt denne grænse også gælder in vivo er blevet undersøgt i en lang række forsøg, og værdier på helt op til 20 mmol ammoniak er fundet, som den nedre grænse for optimal mikrobiel vækst. Ved vurdering af disse grænser må det imidlertid huskes, at en gennemsnitsværdi kan dække over betydelige fluktuationer over døgnet, og der kan forekomme adskillige timer med en lav koncentration selvom den gennemsnitlige koncentration er over den kritiske grænse. Derfor bør en vurdering af, om ammoniakkoncentrationen i vommen er tilstrækkelig, også omfatte en opgørelse af antal timer, hvor koncentrationen er lavere end et kritisk niveau, som foreslået af Madsen & Hvelplund (1988). Selvom ammoniak alene kan udgøre vombakteriernes eneste forsyning med kvælstof, som det blev vist af Virtanen (1966), betyder dette ikke, at visse bakterier ikke har behov for aminosyrer eller små peptider. Dette behov kan opfyldes ved crossfeeding, da der på grund af den betydelige recirkulering af mikrobielt stof i vommen, som blev omtalt ovenfor, hele tiden vil være en vis koncentration af aminosyrer og peptider i vommiljøet.

Undersøgelser over bakteriernes præference for de forskellige kvælstofkilder (peptider, aminosyrer og ammoniak), der er til rådighed i vommiljøet, viser varierende resultater. Således fandt Salter et al. (1979) ved brug af ^{15}N-ammoniak, at 18 til 100 % af det mikrobielle protein blev dannet med ammoniak som kvælstofkilde. Leng & Nolan (1984) fandt i tilsvarende undersøgelser, at ca. 50 % af det mikrobielle protein blev syntetiseret fra ammoniak og det resterende fra aminosyrer eller peptider. Ikke alene mikrobernes præference for forskellige kvælstofkilder er af interesse, men også spørgsmålet om, hvorvidt peptider og aminosyrer stimulerer den mikrobielle vækst i vommen i forhold til urea eller ammoniak som kvælstofkilde. Flere undersøgelser har vist en stimulerende effekt af aminosyrer i forhold til urea, som det bl.a. er vist af Maeng & Baldwin (1976) og Griswold et al. (1996). Effekten af aminosyrer og peptider vil sandsynligvis være meget afhængig af fodringen, da en stor recirkulering af mikrobielt stof i vommen vil sikre forsyning med peptider og aminosyrer fra nedbrudt mikrobielt protein, hvorimod en fodring, der betinger stor passage af mikrobielt stof ud af vommen og dermed en reduceret recirkulering, kan medføre en mangelsituation og derfor en reduceret syntese. Fiskemels eller andre langsomt nedbrydelige proteinkilders stimulerende effekt på vomomsætningen kan måske skyldes det forhold, at den langsomme nedbrydningshastighed sikrer en jævn forsyning med peptider og aminosyrer over døgnet.

Mikrobiel vækst i vommen er afhængig af en optimal forsyning med forskellige essentielle makro- og mikromineraler. Normalt betragtes mikroorganismernes forsyning at være tilstrækkelig, når det sikres, at dyrets

behov er opfyldt. Et mineral, som tiltrækker sig særlig opmærksomhed, er svovl, da dette mineral er nødvendigt for syntesen af de svovlholdige aminosyrer metionin og cystein. Ved fodring med urea anbefales det derfor, at der tildeles en svovlkilde sammen med urea i et omfang, der svarer til N:S forholdet i bakterier på ca. 14:1. Vommikroorganismernes behov for mineraler er gennemgået af Durand & Komisarczuk (1988), og det påpeges, at det er vigtigt, at mineralerne er tilgængelige under de pH-forhold etc., der hersker i vommen, og at behovet er afhængig af den mængde stof, der fermenteres og dermed den syntese af mikrobielt stof, dette medfører. Ud over opfyldelse af mikroorganismernes behov kan mineraltilskud også bruges til at manipulere med vomomsætningen. Reduktionen, der ofte ses i cellevægskulhydraternes fordøjelse i vommen ved lavt pH, kan i nogen udstrækning forhindres ved at tilføre en buffer som natriumbikarbonat til vommen (Mould et al., 1983). Ekstra tilførsel af mineraler har også været brugt til manipulering af den mikrobielle proteinsyntese, da ekstra mineraltilskud øgede væskefortyndingshastigheden og dermed effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese, da en større mængde af de syntetiserede mikrober blev skyllet ud af vommen og dermed en mindre recirkulering af mikrobielt stof i vommen. Tilførsel af ekstra mineraler til vommen for at manipulere omsætningen bør begrænses, da dette kan føre til hypertonisk vomvæske, som kan hæmme vomforgæringen, da det osmotiske tryk i vommen ikke bør overstige 300-500 mosmol/kg vomindhold.

Ud over foderets næringsstofindhold påvirkes den mikrobielle proteinsyntese af foderniveauet og synkronisering af næringsstoffrigørelsen i vommen. Et øget foderniveau vil forøge passagehastigheden af materiale ud af vommen og dermed formindske mikrobernes opholdstid i vommen. I nogle forsøg har dette resulteret i en forøget effektivitet af den mikrobielle proteinsyntese (Robinson et al., 1985), hvorimod andre forsøg ikke har vist nogen effekt (Madsen & Hvelplund, 1988). Effekt af foderniveau på effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese er indført i det britiske proteinvurderingssystem, hvor der anvendes stigende værdier for køer fodret på henholdsvis vedligeholdsniveau og <2 eller >2 gange vedligeholdsniveau (AFRC, 1992). Synkronisering af energi og kvælstoffrigørelsen skulle teoretisk være af betydning for effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese i vommen, således at energi og kvælstof er til stede samtidig. Forsøg, hvor denne hypotese har været testet, har generelt kun givet små eller ingen udslag på den mikrobielle syntese som bl.a. vist af Dewhurst et al. (2000) i et litteraturreview. Drøvtyggere synes således at kunne tåle en vis asynkroni, som er i overensstemmelse med resultater fundet af Hvelplund et al. (1999) med køer, der ydede mellem 10 og 20 kg mælk pr. dag, og hvor meget asynkron fodring med græs om dagen og proteinfattigt tilskudsfoder om natten ikke resulterede i ammoniakkoncentrationer i vommen, der på noget tidspunkt var under den kritiske grænse, som nævnt ovenfor. Dette må tilskrives drøvtyggernes evne til at recirkulere kvælstof til vommen. Andre forsøg med køer på et højere ydelsesniveau (Nielsen et al., 2003) har vist, at der er behov for en vis synkronisering, da køer, der græssede halvdelen af døgnet og fik tilskudsfoder med et lavt proteinindhold på stald, ydede mindre mælk end køer, der fik tilskudsfoder med et højere proteinindhold, selvom totalrationen med det lave proteinindhold i tilskudsfoderet var afbalanceret på døgnbasis. Resultaterne antyder således, at recirkuleringen ikke kunne tilføre tilstrækkeligt med kvælstof til vommen og opretholde en tilstrækkelig forsyning af mikroor-

ganismerne i vommen i den halvdel af døgnet, hvor dyrene var på stald. Recirkulering er yderligere omtalt i afsnit 10.6.

Metoder til bestemmelse af den mikrobielle proteinsyntese

Den mikrobielle proteinsyntese i vommen bestemmes ved hjælp af fistulerede dyr, der har en kanyle indsat i begyndelsen af tyndtarmen. Herved findes ikke den syntese, der finder sted i vommen, men som den mængde, der passerer ud af vommen. Prøverne, der udtages fra kanylerne for at bestemme det daglige flow af materiale ud af vommen, giver ikke umiddelbart mulighed for at bestemme den mikrobielle proteinsyntese, da det totale flow af protein udgøres af forskellige fraktioner, henholdsvis endogent protein, unedbrudt foderprotein og mikrobielt protein. Kvantificering af mængden af mikrobielt protein kræver anvendelse af en marker, der kvantitativt kan identificere mængden af mikrobielt protein i prøven udtaget fra kanylen. En lang række markersystemer har været anvendt, hvoraf nogle er baseret på interne markører som diaminopimelinsyre (DAPA), der er en aminosyre, som kun findes i bakterier. Nukleinsyrer (RNA og DNA) og individuelle puriner og purimidiner findes i både bakterier og protozoer. Aminoetylfosforsyre er specifik for protozoer. Andre har anvendt eksterne markører som de radioaktive isotoper ^{35}S og ^{32}P og den stabile isotop ^{15}N.

Fordele og ulemper ved forskellige markersystemer har ofte været diskuteret (se review af Stern et al., 1994), men hovedproblemet ved brug af samtlige markører er at opnå en repræsentativ prøve af mikroberne i vommen, der svarer til sammensætningen af det mikrobielle protein, der forlader vommen. Flere undersøgelser tyder på, at der kan være betydelige forskelle mellem de bakterier, der findes frit i vomvæsken og de, der er fast tilknyttet til partiklerne (Volden, 1999).

Et alternativ til brugen af markører er en metode, der har været anvendt i danske undersøgelser og som bygger på, at mængden af unedbrudt protein, der passerer til tarmen, kan fastlægges på grundlag af nedbrydningen bestemt ved hjælp af nylonposeteknikken. Efter fradrag for endogent protein som omtalt ovenfor, kan den mikrobielle proteinsyntese beregnes som differens (Hvelplund & Madsen, 1985).

En ny metode til bestemmelse af den mikrobielle proteinsyntese, som ikke kræver anvendelse af fistulerede dyr, har i de senere år fået en del opmærksomhed, da anvendelse af fistulerede dyr i mange sammenhænge enten ikke er ønskelig eller ikke kan etableres (Chen et al., 1991). Metoden går ud på kvantitativt at måle mængden af purinderivater, primært allantoin, der udskilles i urinen. Efter korrektion for den mængde, der skyldes endogent udskilt allantoin, kan omfanget af udskillelsen direkte relateres til mængden af mikrobielt protein, der blev tilført tarmen. Metoden er stadig under afprøvning og videreudvikling, og det undersøges også, hvorvidt udskillelsen i mælk er et alternativ til udskillelse i urin (Dewhurst et al., 2000). Danske undersøgelser har vist, at den endogene udskillelse af purinderivater er uafhængig af protein indtaget, og at der er en rimelig overensstemmelse mellem mikrobielt flow ved duodenum bestemt med de interne markører DAPA og RNA samt estimeret ud fra purinderivater udskilt i urinen (Misciattelli, 2001).

Kvantitative bestemmelser af den mikrobielle proteinsyntese

I litteraturen findes et stort antal forsøg, hvor den mikrobielle proteinsyntese er bestemt ved brug af de ovennævnte metoder. Baseret på ovennævnte gennemgang af faktorer, der påvirker den mikrobielle proteinsyntese samt forskellige metoder, der anvendes til bestemmelsen, er det forventeligt,

at der er en stor variation i estimaterne af effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese. Enhederne, som effektiviteten udtrykkes i, varierer ligeledes, men den mikrobielle syntese sættes ofte i relation til den mængde organisk stof, der tilsyneladende er fordøjet i vommen. For omfattende gennemgang af litteraturen frem til 1984 henvises til AFRC (1984) og for nyere litteratur til NRC (2001). Den seneste gennemgang viste en variation i effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese fra 12 til 54 g mikrobielt N pr. kg organisk stof forgæret i vommen og vidner således om en meget stor variation.

I de danske undersøgelser, hvor den mikrobielle proteinsyntese er bestemt ved hjælp af differensmetoden, og effektiviteten er relateret til den totale mængde kulhydrat fordøjet, er der også påvist en betydelig variation i effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese (Hvelplund & Madsen, 1985). Som standard anvendes 179 g mikrobielt råprotein svarende til 125 g mikrobielle aminosyrer eller 20 g aminosyre N pr. kg totalt fordøjet kulhydrat i AAT-PBV-systemet. Omfanget af den mikrobielle aminosyresyntese i forsøg gennemført i Danmark siden 1990, og som omfatter 30 observationer dækkende over et bredt udsnit af forskellige rationer, viste en gennemsnitlig mikrobiel aminosyresyntese på 26 g aminosyre N svarende til 162 g aminosyrer pr. kg fordøjet kulhydrat. Variationen var betydelig, idet den laveste værdi var på 20 g, og den højeste var på 39 g. Identifikation af de betydende faktorer, der forårsager denne variation, er en væsentlig forskningsopgave, og identifikation af væsentlige faktorer gør det muligt at inddrage denne variation i forudsigelsen af den mikrobielle proteinsyntese på forskellige rationer. Regressionsanalyse på 64 danske forsøgsbehandlinger, hvor flowet ved duodenum samt koncentrationen af den interne markør DAPA var målt på normalt forekommende foderrationer, viste, at der var en svag kurvelineær sammenhæng mellem mængden af kulhydrat fordøjet og det mikrobielle kvælstof (MN) flow ved duodenum, i gennemsnit blev 31 (SD 1,8) g mikrobielt kvælstof syntetiseret pr. kg fordøjet kulhydrat (Misciattelli et al., 2002b). Undersøgelsen viste desuden, at totalt fordøjet kulhydrat var en ligeså præcis indikator for MN-flow som sandt fordøjet organisk stof i vommen, samt at ved høje foderniveauer overestimeres mængden af fordøjet kulhydrat.

Mikrobiel aminosyresyntese

Den mikrobielle aminosyresyntese vil altid være mindre end proteinsyntesen, da mikroberne indeholder en betydelig mængde kvælstofforbindelser, som ikke er aminosyrer. Den væsentligste komponent er nukleinsyrer. Indholdet af aminosyre N i forhold til total N er i danske undersøgelser bestemt til 0,7. Denne værdi er lavere end værdier fundet i andre undersøgelser som f.eks. af Storm & Ørskov (1983), der fandt en værdi på 0,83. Men en sammenligning af aminosyreindholdet i det protein, der passerer duodenum på forskellige rationstyper med det forventede baseret på aminosyreindhold i unedbrudt protein viser, at en værdi på 0,70, som fundet i de danske undersøgelser, er i god overensstemmelse med duodenumproteinets sammensætning (Hvelplund, 1986).

Den mikrobielle syntese af individuelle aminosyrer vil være bestemt af indholdet af individuelle aminosyrer i det mikrobielle protein og dermed den variation, som indholdet af individuelle aminosyrer er underlagt i relation til fodringen og andre faktorer, som kan påvirke denne. Volden (1999) fandt signifikante forskelle i aminosyreprofil mellem bakterier tilhæftet partikler og bakterier i væskefasen samt mellem bakterier og protozoer. I danske undersøgelser er en sådan forskel ikke påvist, og der hersker derfor stadig usikkerhed om, hvorvidt det er nød-

vendigt at anvende forskellige profiler på forskellige bakterier, eller en gennemsnitsprofil kan anvendes. Aminosyreprofilen i isolater af bakterier fra danske undersøgelser er vist i Tabel 10.4. Værdierne for sammensætningen af mikrobielt protein, som er vist i tabellen, er opgivet på vandfri basis, som svarer til den form, de findes på, når de er indbygget i et proteinstof.

Tabel 10.4 *Gennemsnitlig aminosyresammensætning (g aminosyre (ekskl. H_2O) pr. g mikrobielt kvælstof) samt standard afvigelse (SD) på bakterielt protein isoleret fra vommens væskefase. Yderligere er g AAN/100 g N vist (Misciattelli et al., 2002a)*

	analyser	g AA (ekskl. H_2O)/ g MN	SD	% af TAA (ekskl. H_2O)	g AAN/100 g N
Alanin	150	0,310	0,017	7,14	6,11
Arginin	150	0,212	0,015	4,88	7,60
Asparginsyre	150	0,525	0,023	12,10	6,39
Cystein	150	0,50	0,005	1,15	0,68
Glutaminsyre	150	0,576	0,004	13,27	6,25
Glycin	150	0,214	0,008	4,93	5,25
Histidin	150	0,88	0,020	2,02	2,70
Isoleucin	150	0,252	0,011	5,82	3,12
Leucin	150	0,323	0,016	7,43	4,00
Lysin	150	0,332	0,031	7,64	7,26
Metionin	150	0,95	0,010	2,19	1,01
Fenylalanin	150	0,222	0,018	5,13	2,11
Prolin	150	0,150	0,010	3,46	2,16
Serin	150	0,187	0,015	4,30	3,01
Treonin	150	0,236	0,015	5,43	3,27
Valin	138	0,268	0,012	6,17	3,79
Tryptofan	17	0,71	0,006	1,62	1,07
Tyrosin	82	0,230	0,029	5,31	1,97
Sum		4,341			67,75

AA: aminosyrer; MN: mikrobielt kvælstof; TAA: total aminosyrer; AAN: aminosyrekvælstof.

10.6 Recirkulering af kvælstof til vommen

Recirkulering af kvælstof til vommen vil altid forekomme, da spyt, der tilføres vommen i betydelige mængde, indeholder urea jævnfør Figur 10.1. Ureakoncentrationen i spyttet afspejler ureakoncentrationen i blodet (Møller, 1973), hvilket betyder, at absorberet kvælstof, som ikke bruges i mælkeproteinsyntesen eller aflejres i kroppen, men omdannes til urea i leveren, i princippet kan recirkuleres til vommen. Urea kan også recirkuleres til vommen direkte over vomvæggen.

Omfanget af recirkuleringen er interessant, da en manglende forsyning af vommens mikroorganismer med nedbrudt protein fra foderet vil kunne dækkes af recirkuleret kvælstof. Spørgsmålet er i hvor stor udstrækning, dette kan ske og hvilke faktorer, der bestemmer recirkuleringens omfang. Dette er stadig mangelfuldt belyst.

I et forsøg med fistulerede køer blev recirkuleringens omfang undersøgt ved henholdsvis infusion af urea eller kasein i tarmen og vurderet i forhold til en ration, hvor tildelingen af den samme mængde kvælstof skete gennem foderet (Weisbjerg, 1997). Undersøgelsen viste, at ca. 2/3 af det infunderede kvælstof med urea blev recirkuleret, hvorimod resultaterne for kasein var mindre klare, men der var også her en recirkulering. Selvom recirkulering således er en oplagt mulighed for at dække en del af vommikroorganismernes behov for protein, antyder forsøg, at hvis differencen mellem mikroorganismernes behov og mængden af nedbrudt protein, der er til rådighed fra foderet (foderets PBV-værdi) bliver for stort, har dette en uheldig virkning på flere parametre. Specielt reduceres foderoptagelsen, fordøjelse af foderets næringsstoffer og den mikrobielle proteinsyntese, som vist af Weisbjerg (1997). Recirkuleringens indflydelse på proteinudnyttelsen er endvidere omtalt af Hvelplund & Madsen (1995), og indflydelse af rationens PBV-niveau på mælkeproduktionen er omtalt i kapitel 6, bind 2.

10.7 Fordøjelighed af protein i tyndtarmen

Fordøjelsen af proteinet, der passerer ud af vommen, begynder i løben. Her tilføres det proteinspaltende enzym pepsin sammen med sekretion af HCl, der betinger et surt miljø med et pH, der varierer mellem 2 og 3. Pepsin spalter peptidbindingerne på steder, der støder op til en aromatisk aminosyre som fenylalanin eller tyrosin. Resultatet af dette er produktion af store peptider og kun få frie aminosyrer.

I tyndtarmen fortsætter fordøjelsen af de peptider, der er dannet på grundlag af spaltningen med pepsin yderligere ved hjælp af enzymer, der tilføres med bugspyttet eller fra tarmvæggens mucosa. Foruden enzymer indeholder bugspyttet også betydelige mængder bikarbonat, der neutraliserer det sure indhold fra løben, så pH i tarmindholdet stiger. Det er imidlertid karakteristisk for drøvtyggere, at bugspyttet ikke er i stand til at øge pH til det neutrale område før et godt stykke nede i tyndtarmen. Dette betyder samtidig, at pepsinet stadig er aktivt i den første del af tyndtarmen. Enzymerne i bugspyttet, trypsin, chymotrypsin og elastase er endopeptidaser og spalter peptidkæden på forskellige steder inde i kæden og er mest aktive i den midterste del af jejunum, efter at pH er bragt op til neutralpunktet. Trypsin spalter peptidbindinger på steder, der støder op til arginin eller lysin, hvorimod chymotrypsin og elastase spalter peptidbindingen på steder, der støder op til henholdsvis aromatiske eller alifatiske aminosyrer. Carboxypeptidaser i bugspyttet og aminopeptidaser tilført fra tarmvæggens mucosa er exo-

peptidaser, som fraspalter aminosyrer fra henholdsvis syreenden eller aminoenden og er mest aktive i den midterste del af ileum.

Aminosyrer og små peptider, der er resultatet af de proteinspaltende enzymers aktivitet i tarmen, absorberes fra tarmen ved hjælp af forskellige transportsystemer. Den største absorptionshastighed er fundet i jejunum og den proximale del af ileum (Ben-Ghedalia et al., 1974). Aminosyreabsorptionen er en aktiv transport, og den vigtigste er koblet til Na^+. Forskellige transportsystemer, der er aktive under aminosyretransporten gennem tarmen, er yderligere omtalt af Misciattelli (2001).

Sand versus tilsyneladende tyndtarmsfordøjelighed

I forsøg med fistulerede dyr, som har indopererede kanyler i både proximal duodenum og distal ileum, kan den tilsyneladende fordøjelse af protein og aminosyrer i tyndtarmen måles som differencen mellem passagen ved disse to kanyler (Hvelplund, 1984). Selvom den tilsyneladende fordøjelighed er relativ simpel at måle i fistulerede dyr, er denne ikke et udtryk for fodermidlernes bidrag til dyrets forsyning med aminosyrer fra foderet enten direkte eller gennem mikrobielt protein. Dette skyldes det betydelige bidrag af endogent protein, der tilføres fordøjelseskanalen gennem f.eks. enzymer og afstødte celler, og som ikke er reabsorberet før målingen af passagen i ileum. Denne tilførsel af endogent protein til tarmen, som er et uundgåeligt tab, kan imidlertid ikke betragtes som en omkostning, der skal pålægges foderet, men snarere en omkostning for dyret forbundet med fordøjelsen af foderet. Dette indebærer, at ved vurdering af fodermidlernes proteinværdi bør den sande fordøjelighed anvendes.

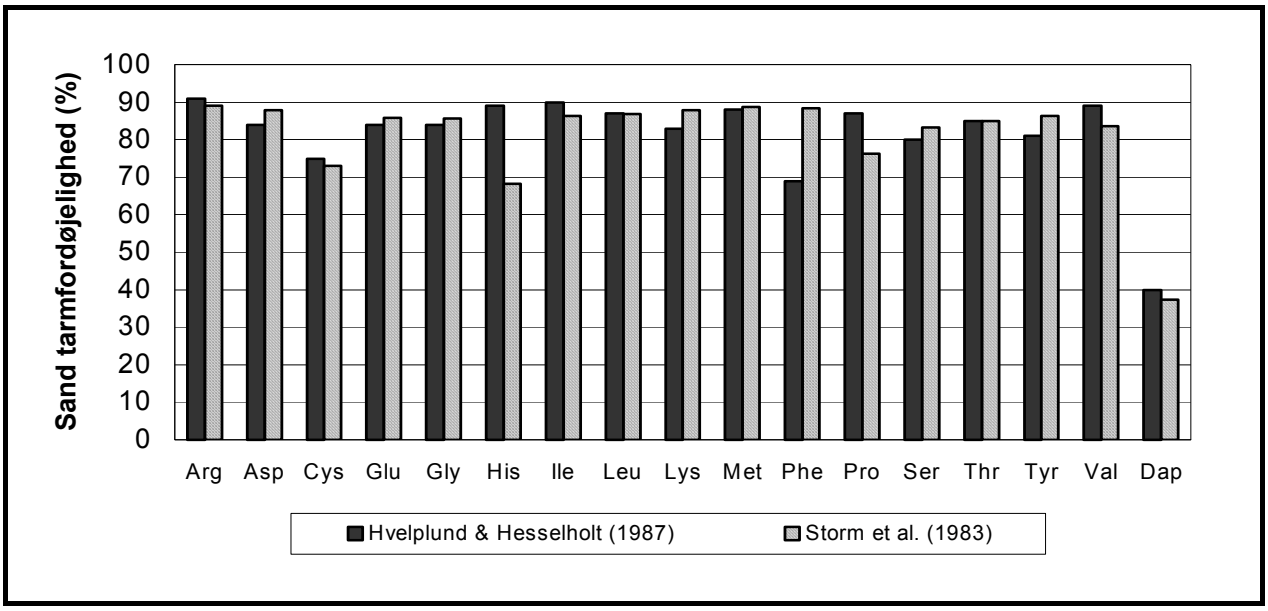
Fordøjelighed af mikrobielt protein og aminosyrer

Fordøjeligheden af protein og aminosyrer i mikrobielt protein er undersøgt i infusionsforsøg med får, hvor isolater af vombakterier er infunderet i løben. Lidt forskellige teknikker har været anvendt, men der er en god overensstemmelse mellem de forskellige bestemmelser af den sande fordøjelighed i tyndtarmen, som vist i Tabel 10.4 både med hensyn til fordøjeligheden af kvælstof og total aminosyre.

Fordøjeligheden af individuelle aminosyrer er undersøgt i to af de ovennævnte forsøg (Storm et al., 1983; Hvelplund & Hesselholt, 1987), og resultaterne er vist i Figur 10.6.

Tabel 10.5 *Sand tyndtarmsfordøjelighed af kvælstof og aminosyrer i vombakterier*

Kvælstof	Aminosyrer	Referencer
0,79	-	Salter og Smith, 1977
0,82	0,85	Storm et al., 1983
0,78	0,85	Hvelplund, 1985
-	0,87	Tas et al., 1981



Figur 10.6 *Fordøjeligheden af individuelle aminosyrer i vombakterier. Forkortelserne anvendt for de enkelte aminosyrer er forklaret i Figur 10.2.*

Fordøjeligheden af protein og aminosyrer i unedbrudt protein

Tarmfordøjeligheden af unedbrudt foderprotein er undersøgt i infusionsforsøg med får (Hvelplund, 1985) og viste, at både proteinkilden samt behandling med varme eller formalin for at sænke nedbrydningsgraden af proteinet i vommen havde en betydelig påvirkning af tarmfordøjeligheden af det unedbrudte protein, der således er underlagt en betydelig variation.

Udviklingen af den mobile nylonposeteknik har gjort det muligt at undersøge tarmfordøjeligheden i et langt større antal prøver, end det ville være muligt at gennemføre ved hjælp af den meget ressourcekrævende infusionsteknik. Der er fundet en god overensstemmelse mellem den sande tarmfordøjelighed målt på får og mængden af protein, der forsvinder fra den mobile nylonpose under passagen af tarmen som vist i Figur 10.7.

Bestemmelsen foretages ved hjælp af en nylonposeteknik, hvor det aktuelle fodermiddel kommes i en lille nylonpose, som indføres i tarmen gennem duodenumkanylen, efter at posen først har været forinkuberet i vommen i 16 timer og i en pepsinsaltsyreopløsning i 2 timer. Efter passage gennem tarmen opsamles poserne i gødningen. Mængden af protein, der er forsvundet fra den mobile nylonpose, er et udtryk for den totale tilgængelighed af proteinet. Da en del af proteinet vil være nedbrudt i vommen og således ikke passerer til tarmen, beregnes tarmfordøjeligheden af unedbrudt protein, efter følgende formel:

Formel 10.1

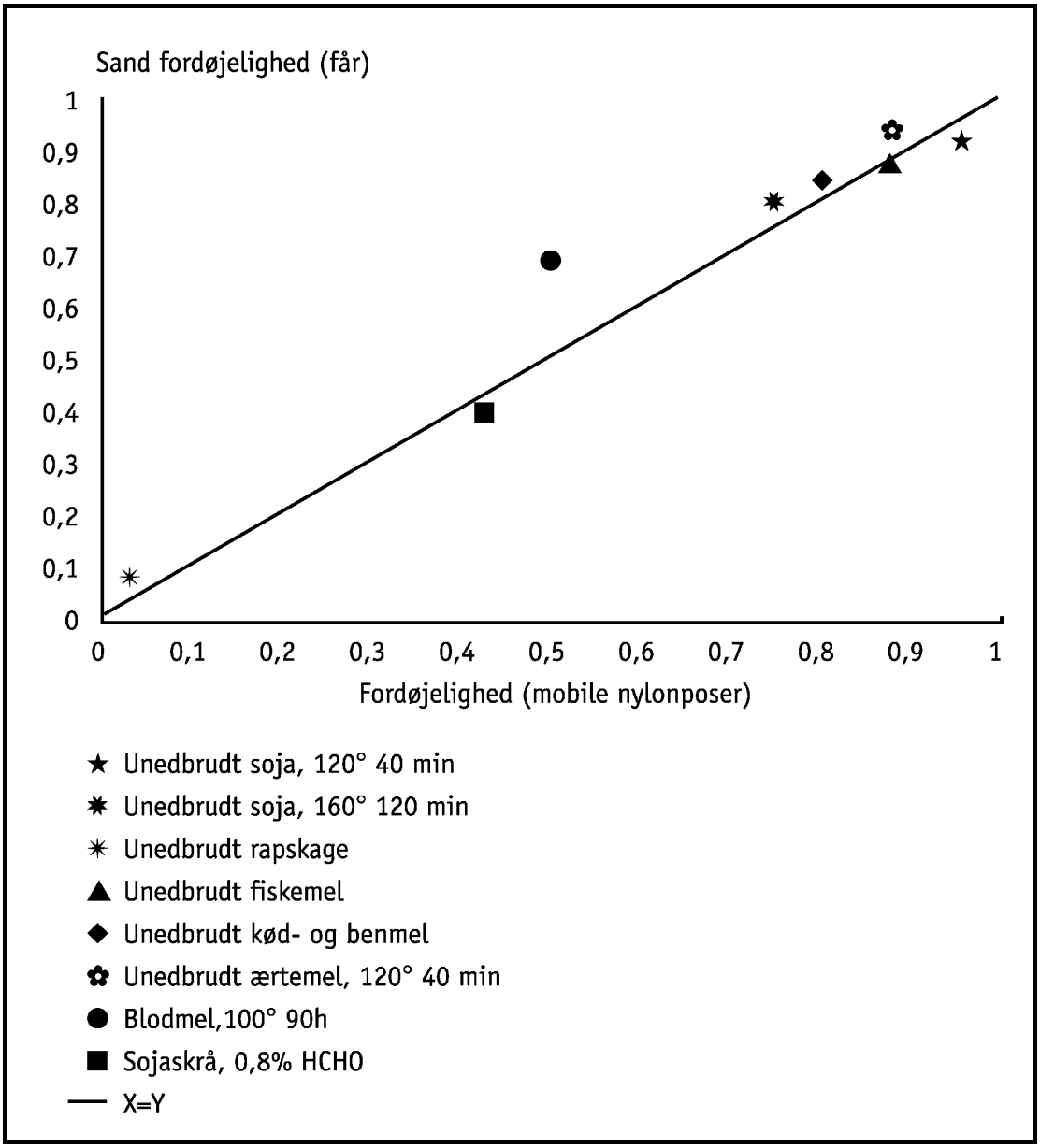
SF = (UP - SU)/UP

SF = Tarmfordøjelighed af unedbrudt protein

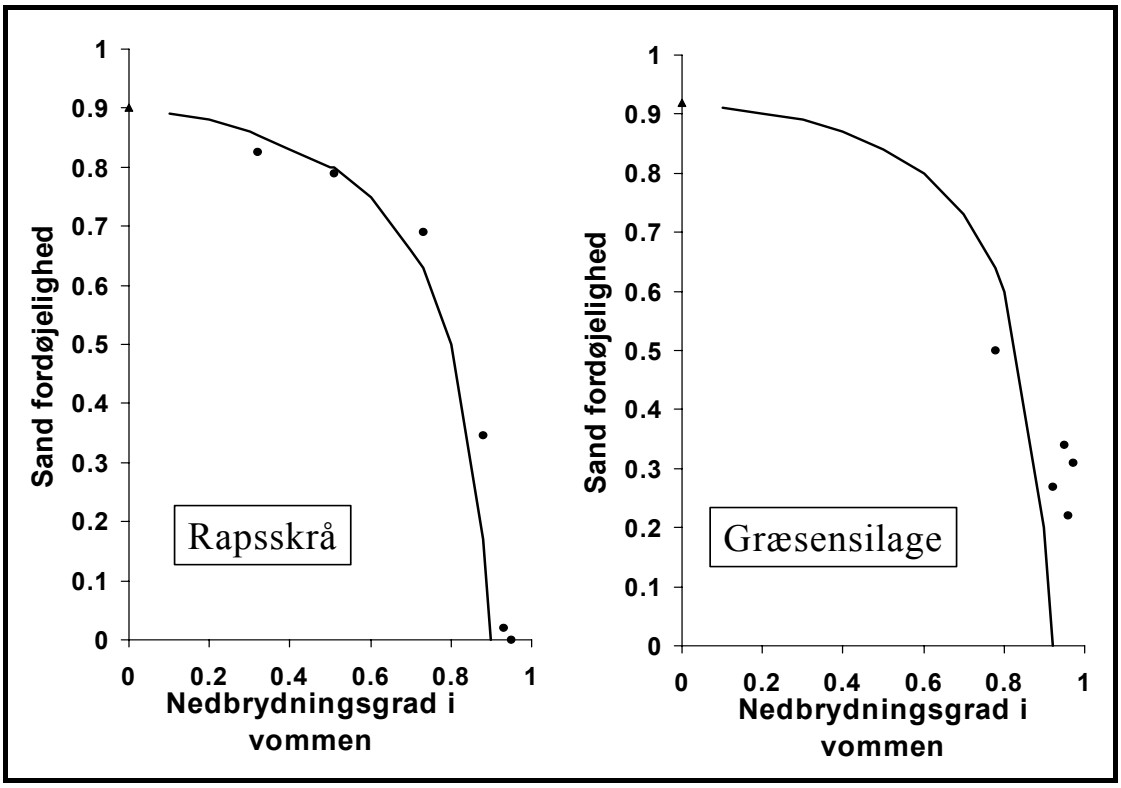
UP = Andelen af proteinet der er unedbrudt i vommen

SU = Andelen af proteinet i foderet der er ufordøjelig i tarmen.

Formlen udtrykker således, at fordøjeligheden i tarmen af unedbrudt protein afhænger af indholdet af ufordøjeligt protein i foderet samt af hvor meget af proteinet, der passerer unedbrudt gennem vommen (Hvelplund et al., 1992). Tarmfordøjeligheden er således ikke en fast størrelse for et givet fodermiddel, men afhænger af foderproteinets nedbrydningsgrad i vommen. Tarmfordøjeligheden af unedbrudt foderprotein antages også at gælde for aminosyrer. Sammenhængen er vist for to fodermidler i Figur 10.8.



Figur 10.7 *Sammenhængen mellem "proteinfordøjelighed" målt med mobil nylonpose og den sande fordøjelighed i tyndtarmen på får (Hvelplund et al., 1994).*



Figur 10.8 *Sammenhængen mellem sand fordøjelighed af unedbrudt foderprotein og nedbrydningsgraden i vommen af foderprotein i to forskellige fodermidler. ▲ = sand fordøjelighed af foderproteinet, som er anvendt til bestemmelse af forventet tarmfordøjelighed af unedbrudt protein, • = sand fordøjelighed bestemt i prøver af unedbrudt foderprotein. Linjen viser prædikteret fordøjelighed af unedbrudt foderprotein ud fra formel 10.1. Dette princip er nu fuldt indarbejdet til beregning af tarmfordøjeligheden af unedbrudt foderprotein.*

Alternative metoder til bestemmelse af tarmfordøjeligheden af unedbrudt protein

Den mobile nylonposemetode kræver adgang til tarmfistulerede dyr, og metoden kan derfor ikke bruges som en kontrolmetode. I lighed med bestemmelse af nedbrydningsgraden i vommen er der også her brug for at udvikle en alternativ metode. Vi har arbejdet med forskellige enzymatiske metoder baseret på anvendelse af primært pepsin og pankreatin, uden det er lykkedes at komme frem til en metode, der er anvendelig til alle fodermidler.

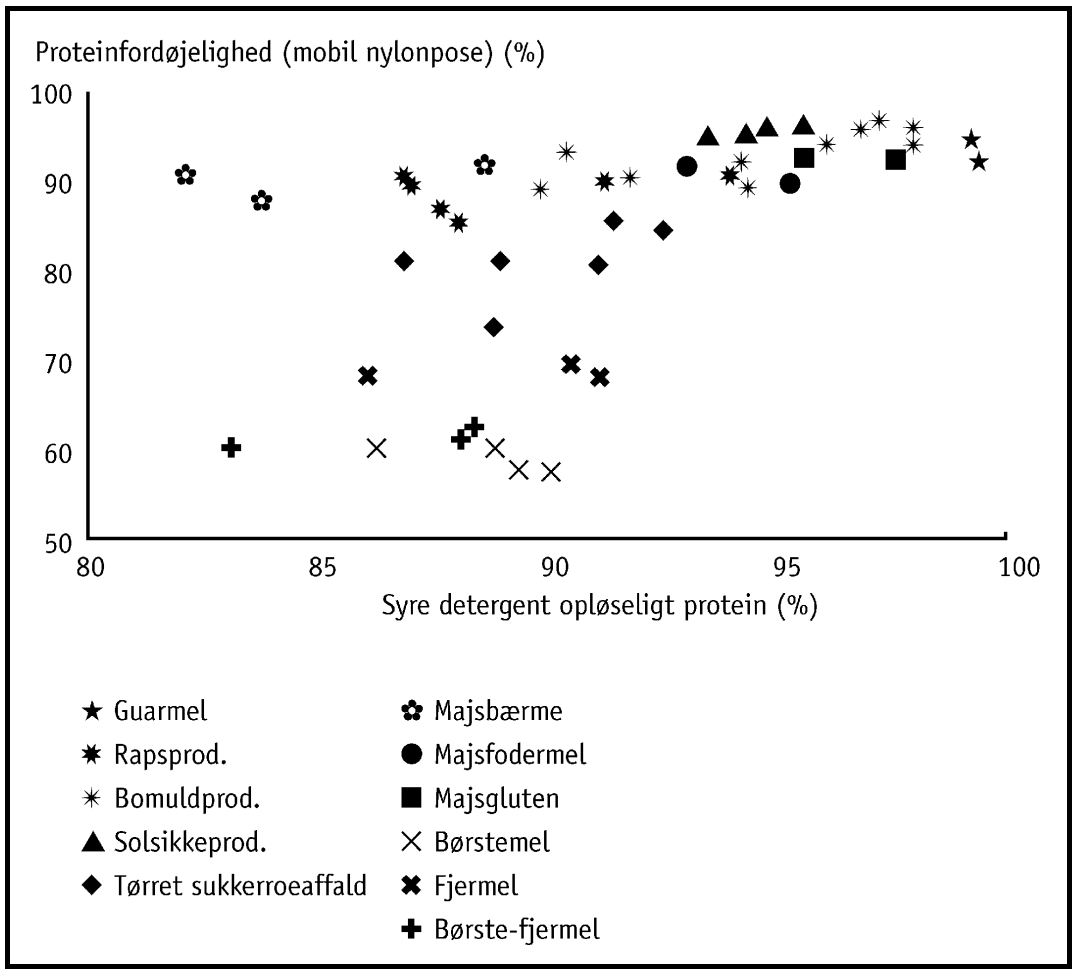
En kemisk metode er også afprøvet, som er baseret på fodermidlernes indhold af syre detergent opløseligt protein. Indholdet af syre detergent opløseligt protein i de forskellige fodermidler blev sammenholdt med resultater opnået med den mobile nylonpose, og resultatet er i vist i Figur 10.9.

Af Figuren fremgår, at der er en svag sammenhæng mellem andelen af protein, der var opløselig i syre detergent og fordøjeligheden bestemt med den mobile nylonpose, idet korrelationen kun var 0,30. Generelt havde prøver af animalsk oprindelse en lavere fordøjelighed end tilsvarende opløselighed i syre detergent, hvorimod det modsatte blev fundet i øvrige prøver og specielt i prøver, der havde været varmebehandlet.

Til kontrol af tarmfordøjeligheden er der således ikke for nærværende udviklet en egnet metode, men det er stadig et håb, at det vil lykkes at udvikle en egnet metode.

Fordøjelighed af endogent protein

Endogent protein, primært i form af enzymer, tilføres fordøjelseskanalen i betydelige mængder, som tidligere omtalt i afsnit 10.3. Selvom størsteparten af det endogene protein er enzymer, der deltager i fordøjelsen af mikrobielt protein og unedbrudt protein, vil en del af disse enzymer også blive fordøjet i tyndtarmen på grund af de ændrede fysisk-kemiske forhold i tyndtarmens forskellige afsnit begyndende med et lavt pH i løben på ca. 2,4 stigende til ca. 8,0 ved afslutningen af tyndtarmen. Disse forhold bevirker, at det er forskellige enzymer, der er aktive i de forskellige mave-tarmafsnit, og de enzymer, der er aktive i begyndelsen af tarmen, hvor også den største tilførsel finder sted, fordøjes længere tilbage i tarmen. Reabsorptionen af det endogene protein i tyndtarmen varierede mellem 62 og 83 % i en dansk undersøgelse med køer (Larsen et al., 2001) og er således på et lidt højere niveau end resultater fundet på får, hvor reabsorptionen varierede mellem 42 og 58 % (Van Bruchem et al., 1997). De meget store metodemæssige forskelle mellem forsøgene har dog haft en betydelig rolle.



Figur 10.9 *Sammenhængen mellem proteinfordøjeligheden målt med mobil nylonpose og syre detergent opløseligt protein i forskellige fodermidler (Kusumanti et al., 1996).*

10.8 Fordøjelighed af protein i blind- og tyktarmen

Proteinomsætningen i blind- og tyktarmen sker ved en mikrobiel omsætning, der ligner den omsætning, der sker i vommen. Tilførslen af protein til dette afsnit er imidlertid meget forskellig fra det, der tilføres vommen. Proteinet, der passerer ud af tyndtarmen og ind i dette tarmafsnit, er en blanding af forskellige proteinfraktioner. 1) Foderprotein der først har været udsat for mikrobiel omsætning i vommen og derefter for enzymatisk fordøjelse i tyndtarmen og derfor svært tilgængelig for yderligere omsætning, 2) mikrobielle rester der ikke er fordøjet i tyndtarmen og 3) enzymer der er tilført i løbe og tyndtarm men ikke er reabsorberet inden passagen ud af tyndtarmen.

Larsen et al. (2001) fandt i en undersøgelse af de forskellige proteinfraktioners skæbne i tyktarmen, at den tilsyneladende fordøjelse af ikke ammoniak kvælstof var 12 % af det, der passerede til dette tarmafsnit. Fordelt på ovennævnte fraktioner viste undersøgelsen, at der ikke skete en yderligere fordøjelse af foderproteinet, men derimod en betydelig fordøjelse af det endogene protein og en forøgelse af den mikrobielle fraktion. Forsøget viser således, at det let tilgængelige endogene protein udnyttes til mikrobiel vækst i tyktarmen. Omfanget af denne proces vil afhænge af mængden af forgærbart kulhydrat, der tilføres dette tarmafsnit. I situationer, hvor mængden af forgærbart kulhydrat er betydelig, som f.eks. ved fodring med svært tilgængelig stivelse, kan der være en omfattende mikrobiel proteinsyntese i tyktarmen, hvilket resulterer i en negativ tilsyneladende fordøjelighed af ikke ammoniak kvælstof. Tilførslen af kvælstof til denne syntese sker på grundlag af urea, der tilføres over tarmvæggen på tilsvarende måde, som det kan ske i vommen, som tidligere omtalt. Proteinomsætningen i tyktarmen bidrager ikke til dyrets proteinforsyning, da der ikke er påvist absorption af aminosyrer fra dette tarmafsnit, men omfanget af den mikrobielle proteinsyntese har indflydelse på fordelingen af kvælstof mellem gødning og urin, da en stor syntese vil kræve tilførsel af urea, som dermed mindsker udskillelsen af urea i urinen.

10.9 Afslutning

Forskningen i drøvtyggernes proteinomsætning, hvor anvendelse af fistulerede dyr har gjort det muligt at kvantificere omsætningen i de forskellige afsnit af fordøjelseskanalen, har medført et øget kvantitativt kendskab til de forskellige processer, der er af betydning for proteinomsætningen. I vommen er nedbrydningen af foderets protein samt den mikrobielle proteinsyntese to processer, der er afgørende for, hvor meget protein en given ration kan stille til rådighed for fordøjelse i tyndtarmen. Omfanget af begge processer er vanskelige at kvantificere, da det kræver brug af markører for at adskille, hvor meget af det protein, der forlader vommen, som stammer fra unedbrudt foderprotein og hvor meget, der er af mikrobiel oprindelse. Samtidig er tilførslen af endogent protein vanskelig at kvantificere. En mere præcis fastlæggelse af disse processers omfang under forskellige fodringssituationer er derfor stadig en stor udfordring, hvor anvendelse af DNA-prober til fastlæggelse af den mikrobielle syntese måske vil vise sig at være en farbar vej. Nylonposeteknikken til fastlæggelse af foderproteinernes nedbrydningsgrad er stadig den mest anvendte metode, men har adskillige begrænsninger, og bedre metoder til fastlæggelse af denne vigtige parameter for proteinomsætningen er også et fremtidigt mål. Fordøjeligheden af det mikrobielle protein i tyndtarmen synes baseret på tilgængelig viden at være relativt konstant og derfor uafhængig af fodringen. Fordøjeligheden af det unedbrudte foderprotein, der passerer til tyndtarmen, varierer med proteinkilden samt omfanget af nedbrydningen i vommen, men udvikling af den mobile

nylonposeteknik har medført, at denne parameter kan fastlægges med en god præcision. Fremtidens udfordring er udvikling af metoder (og helst metoder der ikke kræver fistulerede dyr) til en bedre kvantificering af processerne i vommen og dermed en bedre forudsigelse af mængden af protein, der forlader vommen under forskellige fodringssituationer.

10.10 Referencer

AFRC (Agricultural and Food Research Council) 1992. Nutritive requirements of ruminant animals: Protein. Nutr. Abstr. Rev. (Ser. B) 62, 787– 835.

Alumot, E., Bruckental, I., Tadmor, A., Kennit, C. & Holstein, P. 1983. Effect of proline on arginine uptake and nitrogen metabolism of lactating goats. J. Dairy Sci. 66, 1243-1247.

ARC 1984. The nutrient requirement of ruminant livestock, Suppl. No. 1. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, England, 45 pp.

Aufrere, J., Graviov, D., Demarquille, C., Verité, R., Michalet-Doreau, B. & Chapoutot, P. 1991. Predicting in situ degradability of feed proteins in the rumen by two laboratory methods (solubility and enzymatic degradation). Anim. Feed. Sci. Technol. 33, 97-116.

Baker, D.H. 1994. Utilization of precursors for L-amino acids. Amino acids in farm animal nutrition (ed. by J. P. F. D' Mello). CAB International, Wallingford, 37-61.

Ben-Ghedalia, D., Tagari, H., Bondi, A. & Tadmor, A. 1974. Protein digestion in the intestine of sheep. Brit. J. Nutr. 31, 125-142.

Black, A.L., Kleiber, M., Smith, A.H., & Stewart, D.N. 1957. Acetate as a precoursor of amino acids of casein in the intact dairy cow. Biochimica et Biophysica Acta 23, 54-59.

Boisen, S., Hvelplund, T. & Weisbjerg, M.R. 2000. Ideal amino acid profiles as a basis for feed protein evaluation. Livest. Prod. Sci. 64, 239-251.

Bruckental, I., Ascarelli, I., Yosif, B., & Alumot, E. 1991. Effect of duodenal proline infusion on milk production and composition in dairy cows. Anim. Prod. 53, 299-303.

Chen, X.B., Ørskov, E.R. & Hovell, F.D. Deb. 1991. The use of intragastric infusion in studies on excretion of purine derivatives as a measure of microbial protein supply in ruminants. In: Eggum, B.O., Boisen, B., Børsting, C., Danfær, A. & Hvelplund, T. (eds.). 6th Int. Symp. Protein Meta. Nutr. Ed.: EAAP Pub. No. 59, 67-70.

Cotta, M.A. & Russell, J.B. 1996. Digestion of nitrogen in the rumen: A model for metabolism of nitrogen compounds in gastrointestinal environments. In: Mackie, R.I. & White, B.A. (eds.). Chapman & Hall microbiology series. Gastrointestinal microbiology. Volume 1. Gastrointestinal ecosystems and fermentations. International Thomson Publishing, New York, 380-423.

Dewhurst, R.J., Davies, D.R. & Merry, R.J. 2000. Microbial protein supply from the rumen. Anim. Feed Sci. Technol. 85, 1-21.

Durand, M. & Komisarczuk, S. 1988. Influence of major minerals on rumen microbiota. J. Nutr. 118, 249-260.

Eggum. B.O. 1989. Biochemical and methodological principles. In: Bock, H.D., Eggum, B.O., Low, A.G., Simon, O. & Zebrowska, T. (eds.). Protein Metabolism in Farm Animals. Evaluation, Digestion, Absorption and Metabolism. Oxford University Press, 1-52.

Firkins, J.L. 1996. Maximising microbial protein synthesis on the rumen. J. Nutr. 126, 1347-1354.

Griswold, K.E., Hoover, W.H., Miller, T.K. & Thayne W.V. 1996. Effect of form of nitrogen on growth of ruminal microbes in continuous culture. J. Anim. Sci. 74, 483-491.

Hvelplund, T. 1984. Intestinal digestion of protein in dairy cows. Can. J. Anim. Sci. 64 (Suppl.), 193-194.

Hvelplund, T. 1985. Digestibility of rumen microbial protein and undegraded dietary protein estimated in the small intestine of sheep or by sacco procedure. Acta. Agr. Scand. Supply. 25, 132-144.

Hvelplund, T. 1986. The influence of diet on nitrogen and amino acid content of mixed rumen bacteria. Acta. Agr. Scand. 36, 325-331.

Hvelplund, T., Beck, H. & Weisbjerg, M.R. 1999. Proteinudnyttelse under afgræsning. Intern Rapport, Danmarks JordbrugsForskning, nr. 118, 41-48.

Hvelplund, T. & Hesselholt, M. 1987. Digestibility of individual amino acids in rumen microbial protein and undegraded dietary protein in the small intestine of sheep. Acta. Agr. Scand. 37, 467-477.

Hvelplund, T., Hovell, F,D.DeB., Ørskov, E.R. & Kyle, D.J. 1994. True intestinal digestibility of protein estimated with sheep on intragastric infusion and with the mobile nylon bag technique. Proc. Soc. Nutr. Physiol. 3, 64.

Hvelplund, T. & Madsen, J. 1985. Amino acid passage to the small intestine in dairy cows compared with estimate of microbial protein and undegraded dietary protein from analysis on the feed. Acta. Agr. Scand. Suppl. 25, 21-36.

Hvelplund, T. & Madsen, J. 1996. Protein utilization in ruminants. In: Nunes, A.F., Portugal, A.V., Costa, J.P. and Ribero, J.R. (eds.). Protein metabolism and nutrition. Proceedings of the 7th Symposium on Protein Metabolism and Nutrition, Portugal. 24-27 May 1995. EAAP Publication no 81, 83-93.

Hvelplund, T. & Weisbjerg, M.R. 1995. Begrænsende aminosyrer i mælkeproduktionen. Proceeding fra fagseminar; Proteinvurdering - drøvtyggere. Norges Landbohøjskole, Ås, 29 November 1995, 42-52.

Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R. & Andersen, L.S. 1992. Estimation of the true digestibility of rumen undegraded protein in the small intestine of ruminants by the mobile bag technique. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 34-39.

INRA 1978. Alimentation des ruminants. Inst. National de la Rec. Agron, 597 pp.

Jouany, J.P 1996. Effect of rumen protozoa on nitrogen utilization by ruminants. J. Nutr. 126, 1335-1346.

Kusumanti, E., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1996. A comparison between protein disappearance from the mobile bag and acid detergent solubility of nitrogen as an estimate of protein digestibility in ruminants. J. Anim. Feed Sci. 5, 337-345.

Larsen, M., Madsen, T.G., Weisbjerg M.R. & Hvelplund, T. 2000. Endogenous amino acid flow in the duodenum of dairy cows. Acta Agr. Scand. Sect A, Animal Sci. 50, 161-173.

Larsen, M., Madsen, T.G., Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Madsen, J. 2001**.** Small intestinal digestibility of microbial and endogenous amino acids in dairy cows**.** J. Anim. Physiol. a. Anim. Nutr. 85, 9-21.

Leng, R.A., & Nolan, J.V. 1984. Nitrogen metabolism in the rumen. J. Dairy Sci. 67, 1072-1089.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1985. Protein degradation in the ruminant. A comparison between in vivo, nylon bag, in vitro and buffer measurements. Acta. Agr. Scand. Suppl. 25, 103-124.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1988. The influence of different protein supply and feeding level on pH, ammonia concentration and microbial protein synthesis in the rumen of cows. Acta. Agr. Scand. 38. 115-125.

Madsen, J., Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R., Bertilsson, J., Spörndly, R., Olsson, I., Harstad, O.M., Volden, H., Tuori, M., Varvikko, T., Huhtanen, R. & Olafsson, B.L. 1995. The AAT/PBV protein evaluation system for ruminants. A revision. Norwegian J. Agr. Sci. Suppl. No. 19, 1-37.

Maeng, W.J. & Baldwin, R.L. 1976. Factors influencing rumen microbial growth rates and yields: Effects of urea and amino acids over time. J. Dairy Sci. 72, 2002-2016.

Misciattelli, L. 2001. Amino acid digestion and metabolism in the lactating dairy cow. Ph.D. thesis.
The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen. 265 pp.

Misciattelli, L., Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R., Madsen, J., Møller, J., Thøgersen, R. & Kjeldsen, A.M. 2002a. Fodermidlernes indhold af aminosyrer og aminosyrernes andel af AAT. Rapport nr. 98. Landbrugets Rådgivningscenter, 56 pp.

Misciattelli, L., Madsen, J. & Hvelplund, T. 2002b. Prediction of intestinal supply of individual amino acids with the AAT-PBV-system. Paper presented at the 53rd Annual meeting of EAAP, Cairo, Egypt, 13 pp.

Mould, F.L., Ørskov, E.R. & Gauld, S.A. 1983. Associative effects of mixed feeds. II. The effect of dietary addition of bicarbonate salts on the voluntary intake and digestibility of diets containing various proportions of hay and barley. Anim. Feed Sci. Technol. 10, 31-47.

Møller, P.D. 1973. Forskellige kulhydraters indflydelse på udnyttelsen af urea til malkekøer. 412. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, 204 pp.

Møller, J., Kjeldsen, A.M. & Weisbjerg, M.R. 2000b. Stødpudeopløselighed til bestemmelse af nedbrydningsgraden af protein i solsikkeskrå/-kage, majsprodukter og sojaskrå. LK Meddedelelse nr. 574, 20 oktober 2000, Landskontoret for Kvæg, 7 pp.

Møller, J., Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Hvelplund, T. & Børsting. C.F. 2000a. Fodermiddeltabel, Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Rapport Nr. 91. Landsudvalget for Kvæg, 52 pp.

Nielsen, N.M., Kristensen, T., Nørgaard P. & Hansen, H. 2003. The effect of low protein supplementation to dairy cows grazing clover grass during half of the day. Livest. Prod. Sci. 81, 293-306.

NKJ 1985. Introduction of the Nordic protein evaluation system for ruminants into practice and further research requirements. Acta Agr. Scand. Suppl. 25, 216-220.

NRC 1985. Ruminant nitrogen usage. National Academy Press, Washington, DC, 136 pp.

NRC 2001. Nutrient requirements of dairy cattle, 7. Edition. National Academy Press, Washington, 381 pp.

Quin, J.I., Wath, J.G. van der & Myburgh, S. 1938. Studies on the alimentary tract of Merino sheep in South Africa. IV.-Description of experimental technique. Onderstepoort J. Vet. Sci. Anim. Industry 11. 341-360.

Robinson, P.H., Sniffen, C.J. & VanSoest, P.J. 1985. Influence of level of feed intake on digestion and bacterial yield in the forestomachs of dairy cattle. Can. J. Anim. Sci. 65, 437-444.

Rulquin, H. & Verité, R. (1993) Amino acid nutrition of dairy cows: productive effects and animal requirements. Recent advances in animal nutrition - 1993 (ed. by P.C. Garnsworthy & D.J.A. Cole), Nottingham University Press, Loughborough, UK, 55-77.

Salter, D.N., Daneshaver, K. & Smith, R.H. 1979. The origin of nitrogen incorporated into compounds in the rumen bacteria of steers given protein- and urea-containing diets. Brit. J. Nutr. 41, 197-209.

Salter, D.N. & Smith. R.H. 1977. Digestibilities of nitrogen compounds in rumen bacteria and in other components of digesta in the small intestine of young steer. Brit. J. Nutr. 38, 207-216.

Satter, L.D. & Slyter, L.L. 1974. Effect of ammonia concentration on rumen microbial protein production in vitro. Brit. J. Nutr. 32, 199-208.

Storm, E., Brown, D.S. & Ørskov, E.R. 1983. The nutritive value of rumen micro-organism in ruminants. 3. The digestion of microbial amino and nucleic acids in and losses of endogenous nitrogen from the small intestine of sheep. Brit. J. Nutr. 50, 479-485.

Storm, E & Ørskov, E.R. 1983. The nutritive value of rumen micro-organisms in ruminants. 1. Large scale isolation and chemical composition of rumen micro-organisms. Brit. J. Nutr. 50, 463-470.

Tamminga, S., Van Straalen, W.M., Subnel, A.P.J., Meijer, R.G.M., Steg, A., Wever, C.J.G. & Blok, M.G. 1994. The Dutch protein evaluation system: the DVE/OEB system. Livest. Prod. Sci. 40, 139-155.

Tas, M.V., Evans, R.A. & Axford. R.F.E. 1981. The digestibility of amino acids in the small intestine of the sheep. Brit. J. Nutr. 45, 167-174.

Van Bruchem, J., Voigt, J., Lammers-Wienhoven, S. C.W., Schönhusen, U., Ketelaars, J.J.M.H. & Tamminga, S. 1997. Secretion and reabsorption of endogenous protein along the small intestine of sheep: estimates derived from ^{15}N dilution of plasma non-protein-N. Brit. J. Nutr. 77, 273-286.

Van't Klooster, A.Th. & Rogers, P.A.M. 1969. The rate of flow of digesta and the net absorption of dry matter, organic matter, ash, nitrogen and water. Mededelingen Landbowhogescool, Wageningen, 69-11, 3-19.

Velle, W. 1999. Apparent ruminal degradation and ruminal escape of amino acids administered intraruminally to sheep and cows. Thesis. Norwegian College of Veterinary Medicine. Oslo, 52 pp.

Verité, R., Michalet-Doreau, B., Chapoutot, P., Peyreau, J.L & Poncet, C. 1987. Rèvision du systéme des Protéines Digestibles dans l'Intestin (P.D.I.). Bull. Tech. C.R.Z.V. Theix, I.N.R.A. No. 70, 19-34

Virtanen, A.I. 1966. Milk production of cows on protein-free diets. Science 153, 1603-1614.

Vognsen, A.L.S., Harstad, O.M. & Volden. H. 1994. AAT- Systemet; Kontrolanalyse for kraftfoderblandinger. Husdyrforsøksmøtet 1994, 551-556. Faginfo nr. 6, 1994. NLH-Fagtjenesten.

Volden, H. 1999. Protein metabolism in the gastrointestinal tract of lactating dairy cows. Thesis. Agricultural University of Norway, 149 pp.

Volden, H., Velle, W., Sjaastad, Ø.V., Aulie, A. & Harstad; O.M. 2001. Concentrations of free amino acids in ruminal and duodenal liquid of high yielding cows in relation to time of feeding and level of feed intake. Acta. Agr. Scand. Sect. A, Anim. Sci. 51, 35-45.

Wallace, R.J. 1995. The proteolytic systems of ruminal microorganisms. Proceedings from the symposium Rumen Microbiology, 16-17 September 1995, Clermont-Ferrand, France, 20-29.

Weisbjerg, M.R. 1997. Recirkulering af kvælstof til vommen. Intern Rapport nr. 88, Statens Husdyrbrugsforsøg, 18-29.

Weisbjerg, M.R., Bhargava, P.K., Hvelplund, T. & Madsen, J. 1990. Anvendelse af nedbrydningsprofiler i fodermiddelvurderingen. 679. Beretning fra. Statens Husdyrbrugsforsøg, 33 pp.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Antoniewicz, A. 1997. Laboratory methods for estimation of rumen protein degradation in compounded feedstuffs using protease (Streptomyces griseus), pankreatin and ficin. Proceedings from a seminar on "In vitro and in vivo methods in experiments on digestion processes and feed evaluation" Cracow, Poland, 3-4 October 1996, 36-39.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T., Hellberg, S., Olsson, S. & Sanne, S. 1996. Effective rumen degradability and intestinal digestibility of individual amino acids in different concentrates determined in situ. Anim. Feed Sci. Technol. 62, 179-188.

Williams, A.G. & Coleman, G.S. 1997. The rumen protozoa. The rumen microbial ecosystem (ed. by Hobson, P.N. & Stewart, C. S.). Blackie Academic & Professional, London, United Kingdom, pp. 73-139.

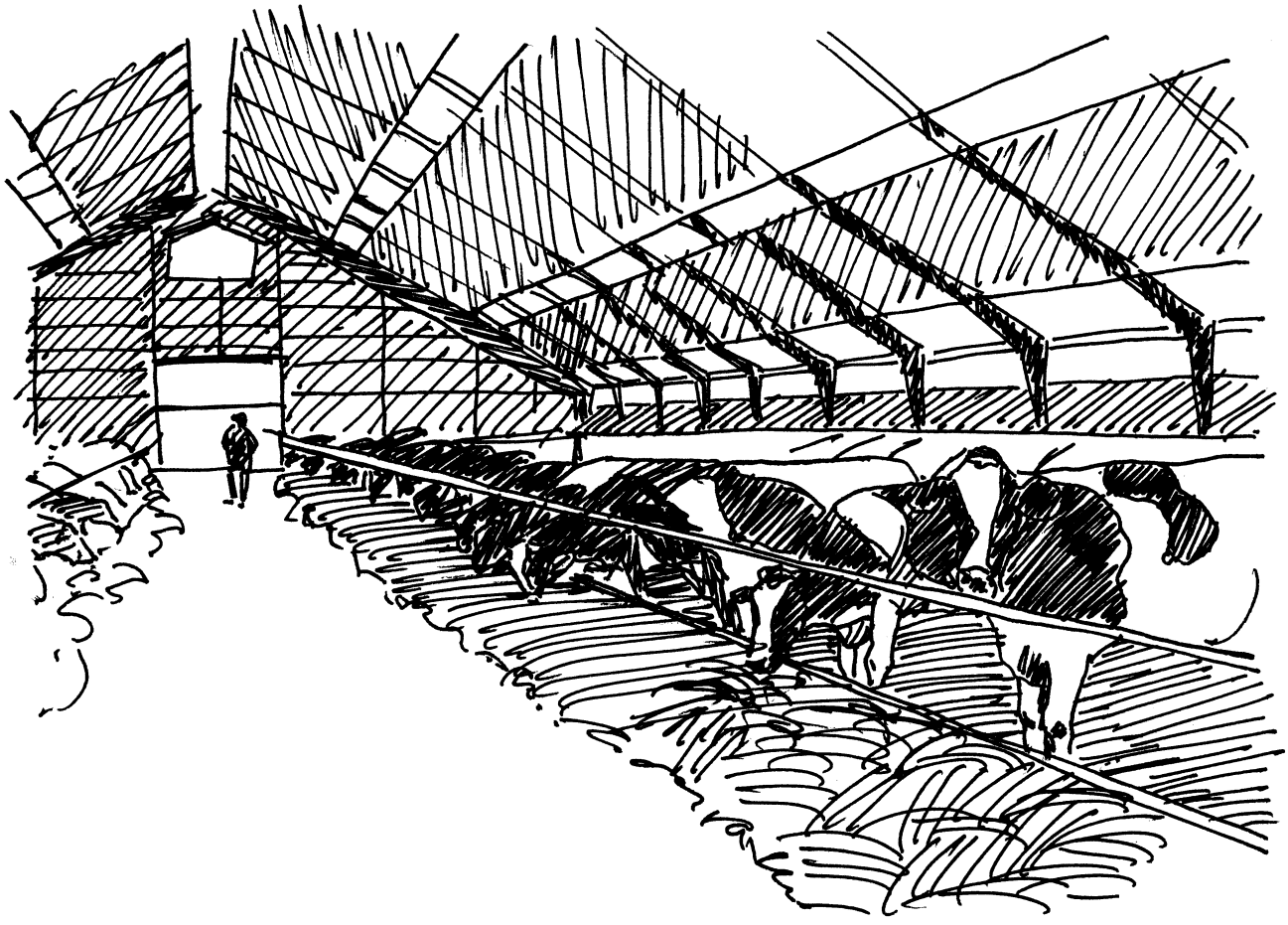
Ørskov, E.R. & McDonald, I. 1979. The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage. J. Agr. Sci., Camb. 92, 499-503

Fedtomsætningen i mave-tarmkanalen

11

af Christian Friis Børsting [1], Martin Riis Weisbjerg [2] og John Erik Hermansen [3]

[1] Kvægbrugets Forsøgscenter og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
[3] Afd. for Jordbrugsproduktion og Miljø,
Danmarks JordbrugsForskning



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

11.1 Baggrund

Den højtydende malkeko er som regel i negativ energibalance i begyndelsen af laktationen, hvilket til dels kan afbødes ved at tildele foder med en høj energikoncentration. En forøget energikoncentration kan bl.a. opnås ved at øge foderets fedtindhold. Et højt fedtindhold kan imidlertid påvirke vomomsætningen af andre næringsstoffer, herunder især cellevægskulhydraterne. Denne påvirkning af vomomsætningen afhænger af fedtsyresammensætningen. Hovedformålet med dette kapitel er at beskrive de processer, der foregår i formaverne og i tarmen under fedtsyrernes fordøjelse og absorption. Før disse processer omtales, gives en beskrivelse af typiske fedtkilder samt analysemetoder til karakterisering af fedtets kvalitet og sammensætning.

11.2 Fedtkilder, -sammensætning og -kvalitet

Animalsk fedt har tidligere været brugt meget som tilskudsfedt i kvægfoder, idet mængderne dog har varieret en del i relation til prisforhold. På grund af risikoen for BSE-smitte gennem produkter fra destruktionsanstalter må der ikke anvendes animalsk fedt i kvægfoder. I stedet anvendes forskellige handelsprodukter under betegnelsen blandingsfedt, som den væsentligste andel af tilskudsfedt til foderblandinger til kvæg (Jens Møller, pers. medd., 2000). I fremtiden forventes ren ekstraheret plantefedt og andre fedtkilder deklareret med oprindelse at være de eneste tilladte fedtkilder til kvæg i EU (Jens Møller, pers. medd., 2000).

Fedtsyresammensætningen varierer væsentligt mellem produkter, der kan anvendes til kvægfoder, som det fremgår af Tabel 11.1. For en nærmere angivelse af variationen i de enkelte produkters fedtsyresammensætning henvises til et review af Givens et al. (2000). De tidligere meget anvendte kilder svinefedt og oksetalg er mættede fedtkilder med lavt indhold af polyumættede fedtsyrer og har dermed jodtal på kun ca. 50. Ældre rapssorter havde et højt indhold af erucasyre, hvorimod de såkaldte dobbeltlave rapsprodukter, der nu anvendes i store mængder, har et meget lavt indhold af erucasyre. Til trods for et noget højere jodtal end de 75, der anbefales for tilsætningsfedt, kan der godt anvendes en del fedt fra rapsfrø eller -kager i kvægfoder, idet indholdet af polyumættede fedtsyrer ikke er særlig højt, og fordi fedtsyrerne i oliefrø som omtalt nedenfor påvirker vommens omsætning mindre end tilskudsfedt (Hermansen & Østergaard, 1988). Selvom korn og græsmarksafgrøder kun indeholder 2-3 % fedtsyrer i tørstof, bidrager de med en del fedtsyrer, hvoraf en stor andel er umættede. I kornprodukter udgøres ca. halvdelen af fedtsyrerne af C18:2, linolsyre, medens mindst halvdelen af fedtsyrerne i græsmarksafgrøder er C18:3, linolensyre.

Fedtsyreandelen i råfedt varierer imellem forskellige typer af fodermidler. Fedtsyreandelen i grovfoder er således typisk 65 %, i kornprodukter 70 %, i skrå af oliefrø ca. 70 %, i kager af oliefrø ca. 80 %, medens den i de rene triglycerider som planteolier er oppe på 90 % (Møller et al., 2000). Fedtsyresammensætningen i kager og skrå svarer i store træk til sammensætningen i olierne fra de samme råvarer.

Brancheorganisationen for foderstofindustrien, DAKOFO, har opstillet et sæt af kvalitetskrav til foderfedt (Tabel 11.2), som de gennem en frivillig aftale anbefaler deres medlemmer at overholde.

Det høje energiindhold i råfedt skyldes indholdet af fedtsyrer, og kravet om minimum 80 % fedtsyrer i råfedtet er derfor et af de væsentlige krav til fedtets kvalitet. Råfedtet i fodermidlerne kan opdeles i fedtsyreholdige forbindelser (f.eks. frie fedtsyrer, glycerider, glykolipider og lecitiner) og forbindelser

uden fedtsyrer (f.eks. voks, steroler og karotiner).

Tabel 11.1 *Fedtsyresammensætning i tilskudsfedt og i grovfodermidler (Østergaard et al., 1981 samt referencer nævnt i fodnoter)*

Fodermiddel	Fedtsyrer % af TS	Fedtsyrefordeling (vægtprocent)								Beregnet jodtal i fedtsyrer
		<C 12	C 12:0	C 14:0	C 16:0	C 18:0	C 18:1	C 18:2	C 18:3	
PFAD-fedt[1)]	-	0	0	1	42	10	42	10	0	56
Kokosolie	-	14,6	45,4	18,0	10,5	2,3	7,5	0	0	7
Palmekerneolie	-	9,7	46,9	14,1	8,8	1,3	18,5	0,7	0	18
Palmeolie	-	0	0	1,4	40,1	5,5	42,7	10,3	0	57
Rapsolie[2)]	-	0	0	0	4,4	1,4	54,3	19,5	11,4	115
Majsolie[3)]	-	0	0	0	11,4	1,9	25,3	60,7	0,7	134
Bomuldsfrøolie	-	0	0	1,4	23,4	1,1	22,9	47,8	0	109
Sojaolie	-	0	0,2	0,1	9,8	2,4	28,9	50,7	6,5	136
Solsikkeolie	-	0	0	0	5,6	2,2	25,1	66,2	0	142
Hørfrøolie[3)]	-	0	0	0	5,5	4,3	21,1	13,3	55,7	193
Svinefedt	-	2,1	0	1,3	28,5	11,9	47,5	6,0	0	56
Oksetalg	-	0	0	6,3	27,4	14,1	49,6	2,5	0	49
Byg[4)]	2,8	-	0	0,4	24,3	1,2	10,8	56,4	6,7	129
Helsædsensilage	1,9	-	0,4	3,2	25,4	2,6	11,4	41,2	14,9	127
Majsensilage[5)]	2,2	-	0,1	0,4	16,5	2,2	22,7	50,0	5,4	125
Græsensilage	1,8	-	0,8	1,2	18,8	2,6	4,6	18,7	51,1	180
Roetopensilage	1,7	-	0,5	1,1	24,9	2,3	13,2	19,5	36,7	150
Hø	1,7	-	0,8	1,2	21,7	2,3	3,2	16,2	54,4	181
Mask	8,0	-	0,1	0,3	23,7	1,4	12,1	55,6	6,3	129
Frisk græs:										
ung og bladrig	2,9	-	0,2	0,2	17,3	1,6	1,9	15,4	63,4	203
før skridning	1,9	-	0,1	0,4	18,8	1,7	2,6	17,0	59,4	196
efter skridning	1,4	-	0,2	0,7	20,8	1,9	3,7	18,6	54,1	185
Frisk kløver:										
ung og bladrig	3,4	-	0,1	0,2	15,7	1,1	1,4	15,8	65,7	210
før blomstring	2,5	-	0,1	0,3	19,5	2,2	1,7	17,5	58,7	194
i blomst	2,3	-	0,2	0,6	21,4	2,8	2,7	18,1	54,2	184

1) PFAD – Palm Fatty Acid Distillate, Møller (2001b)
2) Jørgensen et al. (1996)
3) Ackman (1990)
4) Hermansen et al. (1984)
5) Weisbjerg (upublicerede data).

Tabel 11.2 *Kvalitetskrav til foderfedt (Håndbog for Kvæghold, 1999)*

Parameter	Kriterium	Latitude
Vand (M)	max. 1,0 pct.	-
Smuds (I)	max. 0,5 pct.	-
Uforsæbeligt (U)	max. 3,5 pct.	0,5 pct.
≥ C 20	max. 4,0 pct.	-
C 12:0	max. 8,0 pct.	-
Sum af fedtsyrer i pct. af råfedt	min. 80,0	-
Jodtal	max. 75	-
Polymere, i pct. af varen	max. 3,0 pct.	0,3 pct.
Antioxidant	ca. 300 ppm ethoxyquin	-
Peroxidtal, Wheler	max. 5 meq O_2/kg fedt	-
Nikkel	max. 0	-

Landskontoret for Kvæg har i 1994 (Flye & Strudsholm, 1995) lavet en stikprøveundersøgelse af kraftfoderblandinger til malkekøer, der viste et gennemsnitligt fedtsyreindhold på 88 % af råfedtet. Alle prøver havde en højere andel af fedtsyrer end minimumskravet på 80 %, og kun 3 ud af 31 prøver havde under 85 %. Dette var en væsentlig forbedring i forhold til en tilsvarende undersøgelse to år tidligere, der viste, at 14 ud af 70 prøver indeholdt under 80 % fedtsyrer i råfedt.

I den seneste undersøgelse (Møller, 2001a) er der igen sket en væsentlig forringelse af fedtsyreandelen, idet hele 4 kraftfoderblandinger ud af 12 havde mindre en 80 % fedtsyrer i råfedt. Gennemsnitsværdien var faldet til 83 %, og kun 4 af de 12 prøver havde en fedtsyreandel på mere end 85 %. Efter ophøret med animalsk fedt er der tendens til et højere jodtal i fedtet for kraftfoderblandinger, der ikke tilsættes mættet fedt. I de 2 økologiske blandinger i undersøgelsen var jodtallet i råfedt oppe på ca. 105, sandsynligvis pga. en høj andel af rapsfedt.

Indtil for nylig har foderstofindustrien anbefalet, at firmaerne overholdt kravene i Tabel 11.2 ved køb af foderfedt. Grundet den ringere tilslutning blandt foderstoffirmaer til DAKOFO er der en tendens til, at de enkelte firmaer i stedet opstiller egne kriterier.

Foruden fedtsyreandelen og analyserne omtalt i afsnit 11.3 er det relevant med krav til maks. indhold af vand og smuds samt nikkel. Maks. kravet til fedtsyrer med 20 eller flere C-atomer skyldes, at disse stammer fra fisk og kan give afsmag. C12:0 stammer typisk fra kokosprodukter eller palmekerneolie, og maks. kravet skyldes en negativ effekt af C12:0 på vomomsætningen. Kravet til maksimalt jodtal er begrundet i risikoen for en negativ effekt på vomomsætningen og for overførsel af for mange umættede og trans fedtsyrer til mælken. Endelig er andelen af polymere forbindelser et mål for, om fedtet er skadet under opvarmning, f.eks. brugt friturefedt o.l. For at modvirke oxidation tilsættes ethoxyquin eller andre antioxidanter med ca. 300 ppm**.**

Gjern & Andersen (1991) har demonstreret en meget lav energiudnyttelse og vækst hos rotter fodret med blandingsfedt eller destillationsfedt med et lavt indhold af fedtsyrer i råfedtet og et højt indhold af dimere fedtsyrer. Derudover blev der fundet irriterede tarmslimhinder hos alle dyr fodret med disse

2 dårlige fedtkilder som udtryk for, at oxidationsprodukterne havde en væsentlig negativ effekt også på dyrenes sundhed.

11.3 Analyser af fedtindhold, -sammensætning og -kvalitet

Råfedtindholdet i foder bestemmes gravimetrisk som den mængde, der kan ekstraheres med et givet upolært opløsningsmiddel. I den officielle EU-metode, der er blevet brugt af Plantedirektoratet fra 1986, anvendes HCl-hydrolyse forud for ekstraktionen med petroleumsæter (Andersen, 1991). Fedtanalysen er yderligere beskrevet i kapitel 4.

Fedtets fedtsyresammensætning måles på en gaschromatograf, hvor de enkelte fedtsyrer adskilles i henhold til deres kædelængde og antallet af dobbeltbindinger. Ud over sammensætningen kan denne analyse anvendes til at beregne fedtsyrernes samlede andel af råfedt.

Jodtal

Jodtallet er et mål for fedtets umættethed, dvs. mængden af dobbeltbindinger mellem kulstofatomerne (Jart, 1984). Hver dobbeltbinding kan binde et molekyle jod, og jodtallet udtrykkes som det antal gram jod, der kan bindes til 100 g fedt. Et tilnærmet jodtal kan beregnes ud fra fedtsyresammensætningen.

Fedtstoffers kvalitet med hensyn til oxidation (harskning) hører nøje sammen med dets indhold af umættede fedtsyrer, da det er disse, der oxideres. I tilskudsfedt til kvæg er indholdet af umættede fedtsyrer normalt lavt. Der findes mange analysemetoder til belysning af fedtets oxidation – men desværre giver ingen af disse analyser et sikkert og tilstrækkeligt billede af kvaliteten. For at sikre høj fedtkvalitet er det derfor vigtigt at sikre en god kvalitet i den oprindelige råvare og ikke mindst en korrekt opbevaring indtil anvendelsen. Nedenfor er kort beskrevet de klassiske fedtkvalitetsanalyser.

Frie fedtsyrer (FFA)

Frie fedtsyrer kan i triglycerider være indikation på begyndende oxidation og kan derfor i visse situationer anvendes som indikator på oxidation. Da der findes en del kommercielle fedtprodukter baseret på frie fedtsyrer af god kvalitet, er dette kvalitetsmål ikke særlig relevant til kontrol af kvaliteten af foderfedt til kvæg. Indholdet af frie fedtsyrer måles ved titrering med KOH og opgives som regel som procent FFA i råfedt (Blåberg & Larsen, 1980).

Peroxidtal (POV)

Peroxidtallet beskriver fedtets aktuelle oxidationstilstand. Under oxidationen af fedtstoffer vil indholdet af peroxider først stige, men disse nedbrydes igen, hvis oxidationen løber til ende. Derfor kan peroxidtallet give et misvisende billede af et fedtstofs kvalitet. I fodermidler, der indeholder klorofyl (eller andre farvede fedtopløselige forbindelser), måles POV som milli-ekvivalenter kaliumiodid pr. kg fedt, der oxideres til frit jod. I ikke-farvede produkter måles i stedet på oxidation af jern (II) til jern (III) med en efterfølgende farvereaktion, der måles spektrofotometrisk (Blåberg & Larsen, 1980).

Anisidintal

Anisidintallet er et mål for mængden af aldehyder i et fedtstof (Blåberg & Larsen, 1980). Aldehyderne dannes som én gruppe af slutprodukter fra peroxidnedbrydning. Anisidintallet giver derfor ikke et fuldstændigt billede af mængden af uønskede stoffer dannet ved en eventuel fedtoxidation. Ved metoden måles spektrofotometrisk på en gul farvereaktion dannet mellem aldehyder og stoffet p-anisidin.

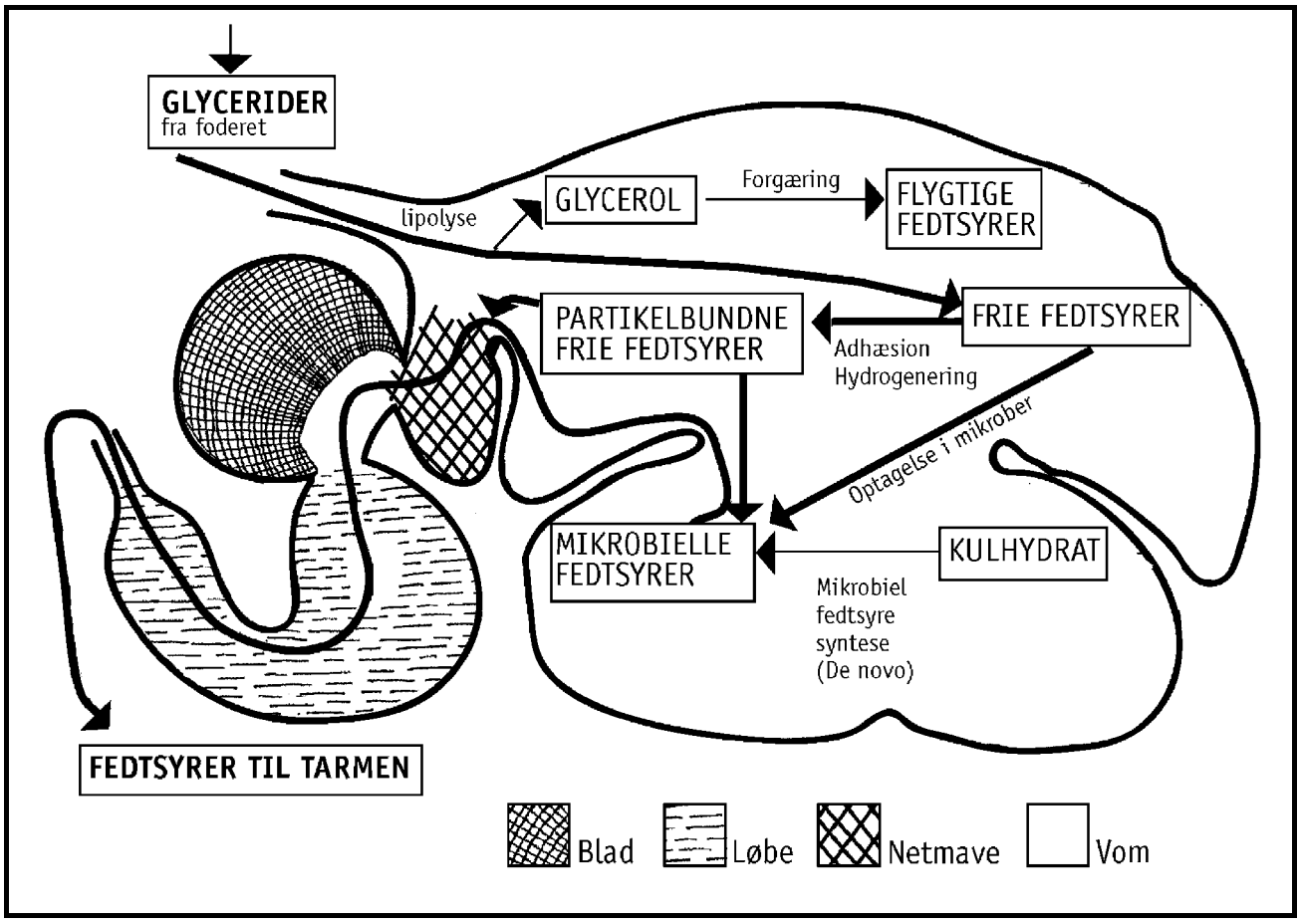
Uforsæbelig rest
Uforsæbelig rest udgøres af de uforsæbelige komponenter (kulbrinter, langkædede alkoholer, steroler og pigmenter m.v.), der kan ekstraheres fra en basisk opløsning af det forsæbede fedtstof (Jart, 1984).

Polymere og dimere fedtforbindelser
Polymere og dimere fedtforbindelser opstår typisk under oxidation af umættet fedt, når denne er sket under opvarmning.

11.4 Fedtomsætningen i formaverne

Lipolyse, hydrogenering og mikrobiel syntese
Fedtsyrer forgæres ikke i vommen, men alligevel er der en omfattende omsætning af fedt/fedtsyrer som skitseret i Figur 11.1. Størsteparten af fedtsyrerne fra naturlige kilder optages i form af triglycerider, glykolipider og fosfolipider. Figur 11.1 viser, at i vommen spaltes glycerriderne til glycerol og frie fedtsyrer ved lipolyse (hydrolyse). Glycerolen omsættes ved forgæring til kortkædede fedtsyrer. Mikroberne optager nogle af de frie fedtsyrer, der så indgår som mikrobielle fedtsyrer sammen med nydannede fedtsyrer. Under opholdet i vommen bliver en stor del af de umættede fedtsyrer mættet af mikroberne, således at fedtsyrerne er betydeligt mere mættede, når de når frem til tarmen, end de er i foderet.

Lipolysen i vommen sker ved hjælp af lipaser, galaktosidaser og fosfolipaser, der altovervejende er af mikrobiel oprindelse.



Figur 11.1 *Skematisk oversigt over omsætningen af fedt i vommen.*

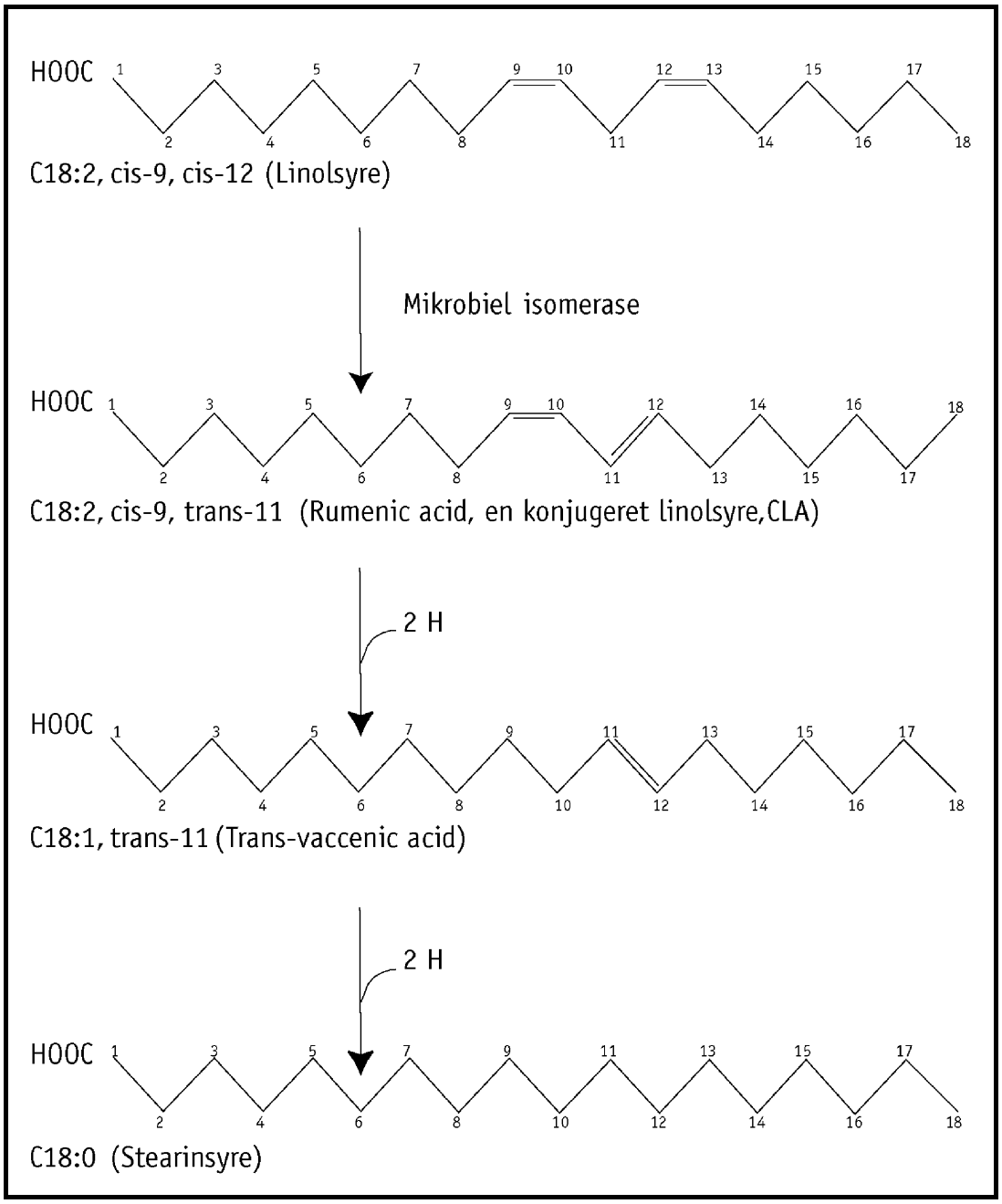
Lipolysen anses normalt for at være en meget hurtig proces (Demeyer & Van Nevel, 1995). Lav vom-pH synes dog at kunne reducere lipolysen, hvilket kan forklare, at store stivelsesmængder er vist at kunne hæmme lipolysen (Demeyer & Van Nevel, 1995). Der kan sandsynligvis også være en vis fysisk beskyttelse mod lipolyse, således fandt Møller & Børsting (1987) en større andel af esterificerede fedtsyrer i vommen, når der blev fodret med mættet fedt sammenlignet med forsæbet og traditionelt animalsk fedt.

Størstedelen af de frie fedtsyrer, der er resultatet af lipolysen, binder sig til overfladen af partiklerne i vommen, idet kun ca. 5 % af de frie langkædede fedtsyrer findes i selve vomvæsken (Leat & Harrison, 1975). Umættede fedtsyrer bliver i vid udstrækning hydrogeneret (mættet). Hydrogeneringen kræver frie fedtsyrer, dvs. at der er en fri carboxyl gruppe. Man kan således forvente, at dannelsen af kalciumsæber (forsæbet fedt) vil reducere hydrogeneringen. Imidlertid er sæber af umættede fedtsyrer ikke særligt stabile, idet en større andel af de umættede end af de mættede fedtsyrer vil være på dissocieret form. Ligevægten mellem dissocieret og udissocieret form afhænger af pH. Demeyer & Van Nevel (1995) fandt, at det kun var ved høje ph-værdier (pH 6,9), at kalciumsæber af sojaolie blev hydrogeneret mindre end frie fedtsyrer fra sojaolie, mens hydrogeneringen ved pH 6,2 var ens, og ved lavere pH blev sæberne hydrogeneret mest. Den bakterielle hydrogenering sker sandsynligvis ekstracellulært. Protozoerne har kun en ubetydelig rolle for hydrogeneringen (Harfoot & Hazlewood, 1988).

Hydrogeneringsvejene er vist i Figur 11.2 med linolsyre som eksempel. Det ses, at mellemprodukterne før fuldstændig hydrogenering til stearinsyre er trans fedtsyrer, blandt andet konjugeret linolsyre. Konjugeret linolsyre (CLA, conjugated linoleic acid) er en fælles betegnelse for en gruppe af isomere af linolsyre med konjugerede dobbeltbindinger, det vil sige, dobbeltbindinger på nabo C-atomer. I vommen dannes især isomeren C18:2 cis-9, trans 11. CLA har fået stor omtale de seneste år pga. dets biologiske effekt. Så vidt vides dannes CLA ikke som mellemprodukt ved hydrogenering af linolensyre (Bessa et al. 2000).

Som sidste mellemprodukt ved hydrogenering af både linol- og linolensyre til stearinsyre dannes trans fedtsyren C18:1 trans 11. Hydrogeneringen løber ikke altid til ende til stearinsyre, og derfor er indhold af trans fedtsyrer et kendetegn for drøvtyggerfedt. Effektiviteten af hydrogeneringen vil afhænge af sammensætningen af rationen, og synes at være højere ved strukturrige og proteinrige foderrationer. Dette skyldes sandsynligvis både, at fedtsyrerne så har en større overflade at fordele sig på, hvilket kan reducere deres hæmmende effekt på den mikrobielle aktivitet i vomvæsken, og det at rationssammensætningen påvirker sammensætningen af mikroberne mht. deres hydrogeneringsevne (Harfoot & Hazlewood, 1988). Hydrogeneringen målt som andelen af umættede C18 fedtsyrer, der forsvinder i vommen (mættet til stearinsyre), blev i et forsøg med animalsk fedt målt til 68 % og var uafhængig af såvel foderniveau som fedtniveau (Weisbjerg et al., 1992a). Baseret på litteraturværdier konkluderede Doreau & Chilliard (1997) ligeledes, at effektiviteten af hydrogeneringen er uafhængig af fedtniveau, og at som gennemsnit 80 % af linol- og 92 % af linolensyre mættes, men det dækker for begge fedtsyrer over en variation i effektiviteten af hydrogeneringen fra ca. 40 til knap 100 %.

Vommikroberne kan selv danne fedtsyrer, hvilket blandt andet er vist i forsøg, hvor får er fodret med en fedtsyrefri diæt (Demeyer & Van Nevel, 1995). Men omfanget er



Figur 11.2 *Hydrogenering af linolsyre i vommen (Mod. e. Bessa et al., 2000; Harfoot & Hazlewood, 1988).*

sandsynligvis begrænset, således fandt Weisbjerg et al. (1992a), at der hos malkekøer var en meget begrænset (som gennemsnit 2 g/dag) øgning i fedtsyremængden, der nåede tarmen, i forhold til fedtsyremængden i foderet. Betragtes fedtsyremængden, der i disse forsøg nåede tyndtarmen, som en lineær funktion af fedtsyreoptaget, fås en linje med skæring på 68 g/dag og en hældning på 0,87. Dette kan tolkes som en mikrobiel syntese på 68 g/dag samt en genfinding af de optagne fedtsyrer på 87 % ved duodenum, hvilket svarer til en forsvinding eller absorption på 13 % i formaverne og løben (Weisbjerg et al., 1992a). Ved brug af dette princip og litteraturværdier fandt Doreau & Fer-

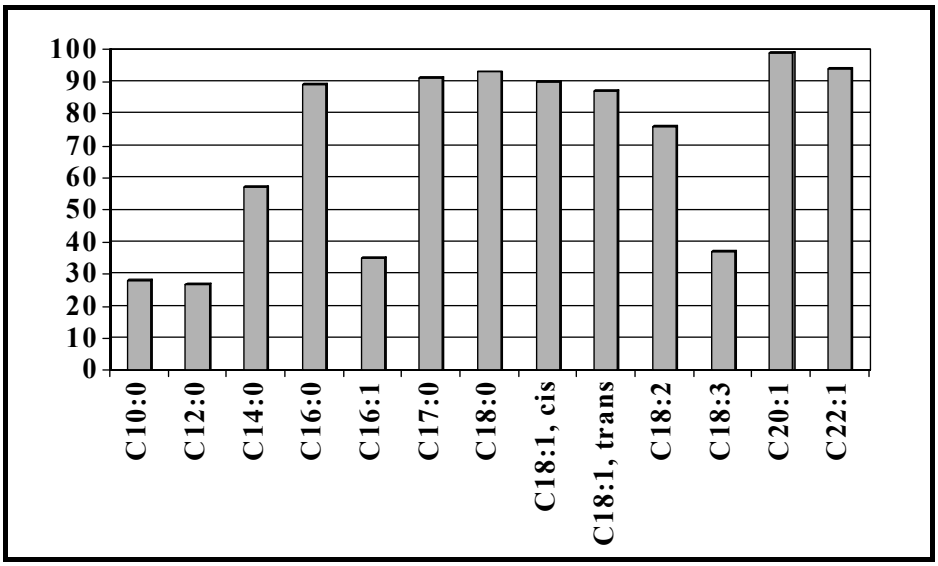
lay (1994) en mikrobiel syntese på 9 g/kg fodertørstof, og en genfinding på 80 %, hvilket er en lidt højere syntese og lidt lavere genfinding sammenlignet med resultaterne fundet af Weisbjerg et al. (1992a).

Et kendetegn for mikrobielle fedtsyrer er indholdet af forgrenede fedtsyrer. Således fandt Weisbjerg et al. (1992b), at blandede vombakterier havde et indhold på 5-8 % forgrenede fedtsyrer, mens Harfoot & Hazlewood (1988) refererer undersøgelser, der viste et indhold på op til 17 % forgrenede fedtsyrer ud af total-fedtsyrer i blandede vombakterier.

Foderfedts påvirkning af kulhydrat- og proteinomsætningen

Det er kendt, at foderfedt, og især umættet fedt, kan påvirke den mikrobielle omsætning af kulhydrat og protein i vommen. Således kan et større tilskud af stærkt umættet fedt, f.eks. hørfrøolie, have en meget betydelig effekt på omsætningen i vommen (Doreau & Chilliard, 1997). Umættede fedtsyrer virker især toksisk på protozoer og kan helt fjerne disse fra vommen, men virker også toksisk på cellulolytiske bakterier. Tilskud af især umættet fedt reducerer derfor fordøjeligheden af cellevægskulhydrater i vommen (Demeyer & Van Nevel, 1995). Toksiciteten af fedtsyrer er større for mellemlangkædede (C12 og C14) end for langkædede fedtsyrer (C16 og C18), og toksiciteten stiger med stigende umættethed som vist i Figur 11.3, hvor effekten er vist som reduktion i NDF-fordøjeligheden målt in vitro.

Effekten af de forskellige fedtsyrer afspejler sandsynligvis deres aktivitet (opløselighed) i vomvæsken. Det ses også af Figur 11.3, at palmitin-, stearin- og oliesyre har meget begrænset effekt på NDF-fordøjeligheden. Da fedt i foderrationer til højtydende køer ofte indgår som erstatning for de letomsættelige kulhydrater sukker og stivelse, der også påvirker fordøjeligheden af NDF negativt, kan isoenergetisk ombytning med foderfedt med lavt jodtal resultere i en øget fordøjelighed af cellevægskulhydrater, som vist i Tabel 11.3 (Børsting & Weisbjerg, 1989).



Figur 11.3 *Forskellige fedtsyrers hæmmende effekt på NDF-fordøjeligheden målt in vitro ved en tilsætning på 7 % fedtsyrer af fodertørstof. Effekten af de enkelte fedtsyrer er vist relativt i forhold til kontrol uden fedttilsætning, som er sat til 100 (Weisbjerg & Børsting, 1989).*

Tabel 11.3 *Effekt af fedt på fordøjeligheden af cellevægskulhydrater in vivo ved forskellige strategier for fedt-kulhydrat substitution. Baseret på litteraturgennemgang af Børsting & Weisbjerg (1989)*

Dyreart	Antal forsøg	Antal rationer	Fedt-kulhydrat substitution	Fordøjelighed[1] relativt til kontrol	
				Middel	Max-min
Malkekøer	4	11	Isoenergetisk[2]	105	125-87
	1	3	Topdressing[2]	94	104-89
Kødkvæg, stude	1	2	Isoenergetisk	94	95-92
	7	14	Vægt-vægt[2]	94	119-63
	1	1	Topdressing	80	80
Får	3	6	Vægt-vægt	101	124-88
	9	25	Topdressing	83	100-56
Geder	1	2	Vægt-vægt	88	91-84

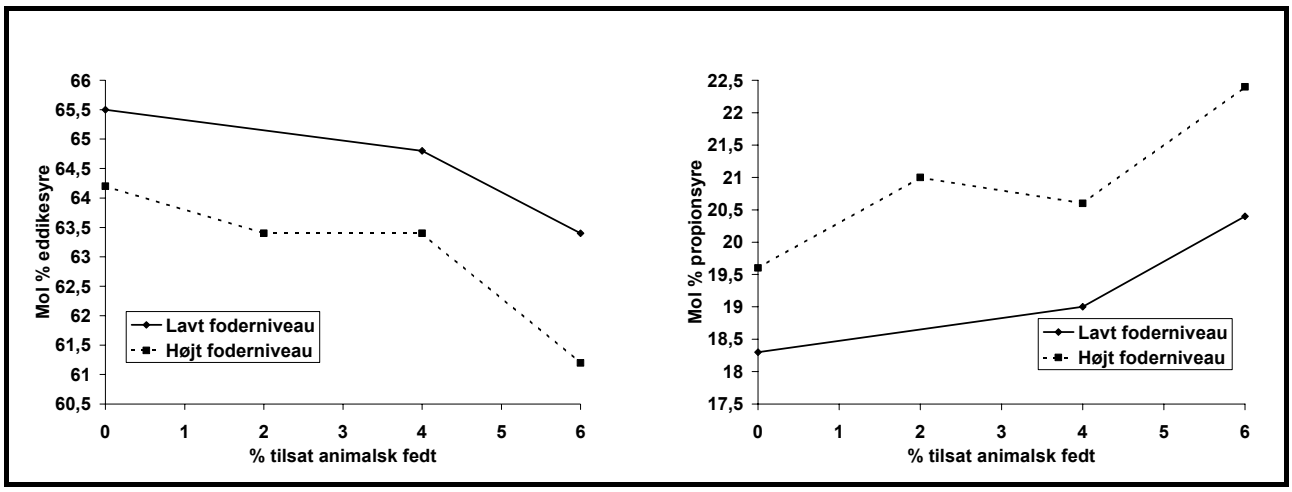
[1] Fordøjeligheden af træstof, NDF, ADF eller cellulose ved øget fedttildeling relativt til fordøjeligheden i en kontrolration

[2] Ved isoenergetisk substitution erstatter fedttilskuddet en tilsvarende energimængde i letfordøjelige kulhydrater. Ved vægt-vægtsubstitution erstatter fedttilskuddet en tilsvarende vægtmængde i letfordøjelige kulhydrater. Ved topdressing er fedtet givet oven på den øvrige ration, uden reduktion i andelen af letfordøjelige kulhydrater.

Tilskud af fedt vil også påvirke forgæringsmønstret i vommen, således at der ved øget fedttilskud og øget umættethed af fedtet vil ske en reduktion af metan- og eddikesyreproduktionen, mens propionsyreproduktionen øges (Demeyer & Van Nevel, 1995; Weisbjerg et al., 1992b), som vist i Figur 11.4. I nogle forsøg er også smørsyreproduktionen reduceret, hvilket forklares ud fra fedtets defaunerende effekt, idet protozoer er væsentlige for smørsyreproduktionen (Demeyer & Van Nevel, 1995). Tilskud af animalsk fedt ser ikke ud til at påvirke smørsyreandelen af total VFA (Weisbjerg et al., 1992b).

Foderfedtets påvirkning af mikroberne påvirker også proteinomsætningen i vommen. Således falder ammoniakkoncentrationen normalt i vommen ved øget fedtniveau (Doreau & Ferlay, 1995; Weisbjerg et al., 1992b), og effektiviteten af den mikrobielle proteinsyntese sommetider øges, sandsynligvis på grund af at protozoantallet i vommen falder (Doreau & Ferlay, 1995). Weisbjerg et al. (1992b) fandt, at et moderat fedttilskud øgede den mikrobielle proteinsyntese sammenlignet med ingen og højt fedttilskud, men normalt vil tilskud af foderfedt nok kun have en mindre effekt på proteinforsyningen til tarmen. Endelig kan tilskud af foderfedt reducere forekomsten af trommesyge, idet fedtet sænker overfladespændingen i vomvæsken.

For at kunne fodre med større mængder fedt uden negative effekter på vomomsætningen, er der udviklet forskellige typer af såkaldt beskyttet fedt, hvor fedtets aktivitet i vommen reduceres enten ved coatning med formalinbehandlet protein, forsæbning med kalcium eller brug af mættede fedtkilder.



Figur 11.4 *Effekten af tilskud af animalsk fedt på molprocenten af eddikesyre og propionsyre i vomvæsken ved 2 foderniveauer (lavt ~ 9 kg TS/dag, højt ~ 13 kg TS/dag) (Weisbjerg et al., 1992b).*

Tilskud af fedt i form af oliefrø vil ligeledes reducere fedtets negative effekt (Hermansen & Østergård, 1988), fordi fedtet så frigives langsomt til det øvrige vomindhold. Man kan også forvente, at fodring med fedt i form af oliefrø eller oliefrøprodukter via en fysisk beskyttelse giver en øget overførsel af umættede fedtsyrer til tarmen, idet der er fundet et øget indhold af umættede fedtsyrer i mælken ved fodring med oliefrø (Hermansen, 1995). At fodring med oliefrøproduktion medfører en beskyttelse mod hydrogenering understøttes dog ikke af forsøg udført af Murphy et al. (1987), der ved fodring med 1 eller 2 kg rapsfrø fandt en hydrogenering på 95 og 90 % af henholdsvis linolsyre og linolensyre, hvilket er fuldt på højde med, hvad der er fundet med tilsat foderfedt. De beskyttede fedtkilder, der anvendes i praksis, er forsæbet fedt samt mættet fedt. Forsæbet fedt er for det meste baseret på palmeolie, idet sæber af mere umættede fedtkilder er ustabile som omtalt ovenfor. De i praksis anvendte partier af mættet fedt består næsten udelukkende af palmitinsyre (C16:0) og stearinsyre (C18:0) i varierende forhold. Dog kan der også forekomme partier af mættet fedt med indhold af mellemlangkædede fedtsyrer, hvilket er uheldigt pga. disse syrers negative indflydelse på vomomsætningen.

11.5 Fedtsyrernes fordøjelse og absorption

Endogene lipaser

Til trods for at de fleste triglycerider hydrolyseres i vommen, har drøvtyggerne bevaret evnen til at udskille lipaser fra pankreas og er derfor i stand til at hydrolysere både triglycerider og fosfolipider i tyndtarmen. Det er derfor den generelle opfattelse, at mangel på lipaser til spaltning af triglycerider normalt ikke fører til nedsat fedtfordøjelse, selv ikke i situationer, hvor fedt tildeles i en form, så det er beskyttet mod hydrolyse i vommen (Noble, 1978; Scott & Cook, 1975) eller infunderes direkte i tarmen (Doreau & Ferley, 1994). Lipaserne fra pankreas har et pH-optimum omkring 6-7, dvs. at de har størst aktivitet i den midterste del af tyndtarmen (jejunum), hvor der er den største fedtabsorption (Noble, 1978).

Hos drøvtyggere har lipaserne en anden væsentlig funktion ud over hydrolyse af trigly-

cerider, idet de hydrolyserer lecitin fra galden til lysolecitin, hvilket er væsentligt både for miceldannelsen og for reabsorptionen af lecitin (Leat & Harrison, 1975).

Miceldannelse

De såkaldte miceller dannes i tarmlumen og indeholder frie fedtsyrer, galdesalte, fosfolipider, kolesterol og andre lipider. Fedtsyrerne findes i micellernes lipofile kerne. Yderst i micellerne findes fedtsyrernes hydrofile syreender, fosfolipidernes fosforgrupper samt galdesyrerne, der alle kan danne hydrogenbindinger med vandet i tarmindholdet. På denne måde bliver det ellers uopløselige fedt opløst i vandet. Der er dog forskel på de enkelte fedtsyrers vandopløselighed, idet opløseligheden afhænger af fedtsyrernes polaritet, kædelængde, mættethed og ionisering samt af tarmindholdets pH (Friedmann & Nylund, 1980). Kortkædede og umættede fedtsyrer er de mest polære og dermed de mest opløselige i vand.

Med galden udskilles dels fedtsyrer, fortrinsvis bundet i fosfolipider, dels galdesyrer. Da miceldannelsen kan være begrænsende for absorptionen af fedt, er udskillelsen af galde og dennes sammensætning væsentlig for fedtabsorptionen (Noble, 1978). Galdesaltene har en detergent effekt, idet de kan bryde de frie fedtsyrers tilhæftning til foderpartikler, hvorefter fedtsyrerne indgår i micellerne.

Hos malkekøer fandt Børsting et al. (1992) en daglig udskillelse af galdesyrer på 433-555 g ved fodring uden tilskudsfedt eller med tilskud af beskyttet vegetabilsk fedt eller mættet fedt, mens udskillelsen kun var 282-383 g ved fodring med beskyttet fiskeolie. Kvæg har ligesom de fleste andre dyrearter en galdeblære, hvor galden opsamles, efter at den produceres i levercellerne. Hos kvæg fører galdegangen direkte fra galdeblæren ind i den forreste del af tyndtarmen (duodenum) 0,5-1,0 m fra løbens udmunding i tarmen. På grund af aktiv transport gennem tarmvæggen i den nederste del af tyndtarmen og passiv diffusion i hele tarmen resorberes op til 97 % af galdesyrerne hos enmavede dyr (Hofman, 1984), hvorefter galdesyrerne transporteres retur til leveren med portåreblodet bundet til albumin (Coleman, 1987). Hos malkekøer fandt Børsting & Weisbjerg (1989) dog kun en resorption i tyndtarmen på 61-76 %.

Hos drøvtyggere er størstedelen af galdesyrerne konjugeret til taurin (Noble, 1978) i modsætning til enmavede dyr, hvor der normalt ses flest galdesyrer konjugeret til glycin. Det er de frie galdesyrer, der bidrager til miceldannelsen ved at tiltrække de frie fedtsyrer fra partikler og ind i micellerne (Noble, 1978). Af denne grund og af hensyn til galdesyrernes reabsorption er det vigtigt, at konjugeringen brydes i tarmindholdet. I den midterste del af tyndtarmen (jejunum), hvor den væsentligste del af fedtabsorptionen foregår, er der et lavere pH hos drøvtyggere end hos enmavede dyr.

Det lavere pH i tyndtarmen er en del af forklaringen på, at især mættede fedtsyrer absorberes bedre hos drøvtyggere end hos enmavede, grundet mindre risiko for dannelse af uopløselige sæber. Da konjugeringen med taurin kan brydes ved et lavere pH, end det er tilfældet for glycin, er det hensigtsmæssigt for drøvtyggerne, at størstedelen af galdesyrerne netop er bundet til taurin. Galdesyrerne er af afgørende betydning for fedtabsorptionen, og under normale forhold vil behovet til en effektiv fedtabsorption være dækket (Bauchart, 1993).

Hos funktionelle drøvtyggere er kapaciteten for miceldannelse stor (Bauchart, 1993), så der kan der ikke forventes en gavnlig effekt på miceldannelsen og dermed heller ikke på fordøjelsen af at tilsætte lecitin eller andre

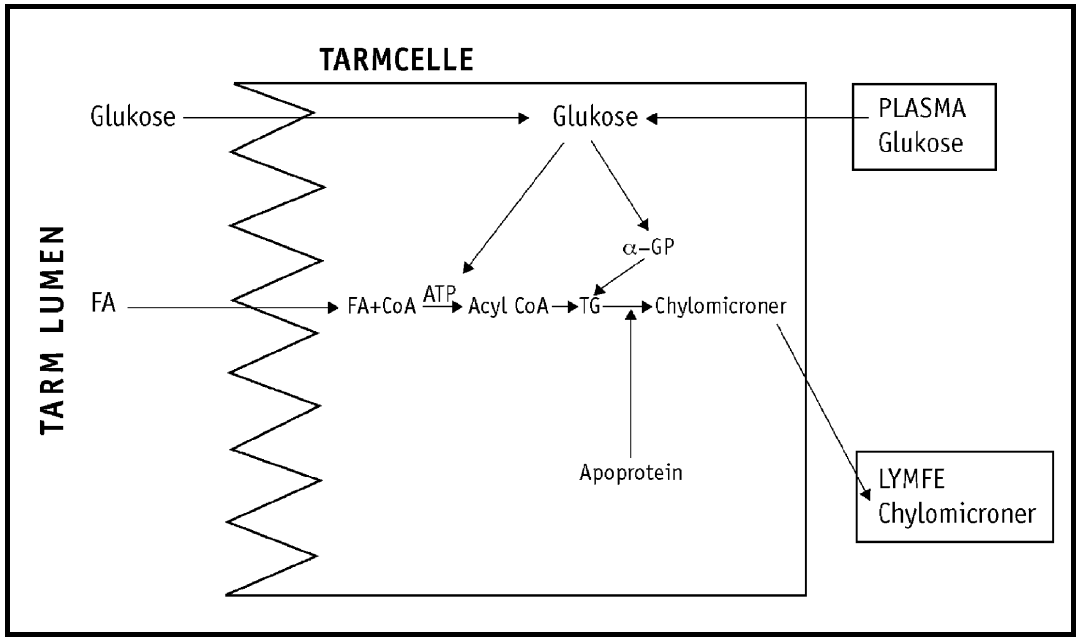
fosfolipider til foderet, selvom disse nåede til tarmen uden at blive hydrolyseret og hydrogeneret.

Absorption

Det begrænsende trin i selve absorptionen af fedtsyrer ind i tarmcellerne er fedtsyrernes passage gennem en film af vand (tykkelse ca. 200 μm) på overfladen af tarmcellernes vægge, der er opbygget af membraner hovedsageligt bestående af fosfolipider (Friedman & Nylund, 1980). Fedtsyrer og andre fedtopløselige stoffer kan kun passere denne film, når de indgår i micellerne, hvis funktion er at bryde igennem dette vandlag, hvorefter fedtsyrerne diffunderer passivt gennem cellemembranen og ind i selve tarmcellen (Friedman & Nylund, 1980). Diffusionshastigheden afhænger dog af koncentrationsforskellen af frie fedtsyrer over cellemembranen, der igen afhænger af hvor hurtigt fedtsyrerne re-esterificeres til triglycerider inde i cellerne. Re-estrificeringen kan altså være begrænsende for fedtabsorptionen. Re-estrificeringen går langsomst for mættede fedtsyrer (Ockner et al., 1972), hvilket kan være en årsag til disse fedtsyrers reducerede fordøjelighed sammenlignet med umættede fedtsyrer. Da glyceroldelen af triglyceriderne nedbrydes i vommen, må drøvtyggerne syntetisere glycerol i tarmcellerne ud fra glukose (Friedmann & Nylund, 1980).

Inden triglyceriderne forlader tarmcellerne, indlejres de i chylomicroner sammen med apo-proteiner, fosfolipider og kolesterolestre (Shiau, 1981), hvorefter de udskilles til lymfen som omtalt i kapitel 14.

Fedtsyrer med 12 eller færre C-atomer og en del af C14 fedtsyrerne kan pga. deres opløselighed i vand diffundere fra tarmcellerne over i portåreblodet som frie fedtsyrer, hvorefter de transporteres med portåren til leveren bundet til albumin (Green & Riley, 1981; Friedman & Nylund, 1980). Alle fedtsyrer større end C14 skal re-esterificeres til triglycerider, før de kan forlade tarmcellen, som vist i Figur 11.5. Denne forskel mellem de mellemlange og de langkædede fedtsyrer er diskuteret i kapitel 14.



Figur 11.5 *Esterificering af langkædede fedtsyrer (FA ≥C14) i tarmcellen, dannelse af lipoproteiner og udskillelse af disse til lymfen (Shiau, 1981).*

Betydning af kædelængde, mættethed og mængde af fedtsyrer for fordøjeligheden

Fordøjelighedsforsøg med stigende mængder fedt til malkekøer har vist, at de har en begrænset kapacitet for fordøjelse af fedt til trods for, at selve absorptionen er en passiv proces. Dette betyder, at andre begrænsninger i fedtomsætningen i maverne, tarmlumen og i selve tarmcellerne er af væsentlig betydning for fordøjelsens effektivitet. Weisbjerg et al. (1992c) har samlet data fra en række forsøg, hvori indgik 22 rationer uden fedttilskud eller med tilskud af animalsk fedt, blandinger af animalsk og vegetabilsk fedt eller yellow grease (friturefedt m.m.) for at belyse sammenhængen mellem den daglige fedttildeling og fedtets fordøjelighed. Den tilsyneladende fordøjede mængde havde en kurvelineær sammenhæng med den optagne mængde, som beskrevet i formel 11.1 og Figur 11.6. Den kurvelineære sammenhæng betyder, at den sande fordøjelighed falder med stigende optagelse, som det ses af formel 11.3 og i Figur 11.7 og ikke mindst, at den sande fordøjelighed af de marginalt tildelte fedtsyrer falder kraftigt med stigende optagelse (formel 11.4).

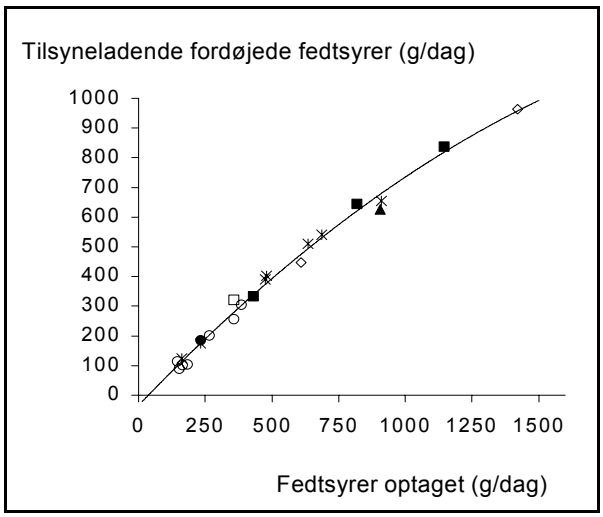
Formel 11.1:
Tils. ford. FS (g/dag) =
-34,0 + 0,938 * FS optaget – 0,000169 * (FS optaget)^2

Formel 11.2:
Tils. ford. af FS (%) =
-3400/FS optaget + 93,8 – 0,0169 * FS optaget

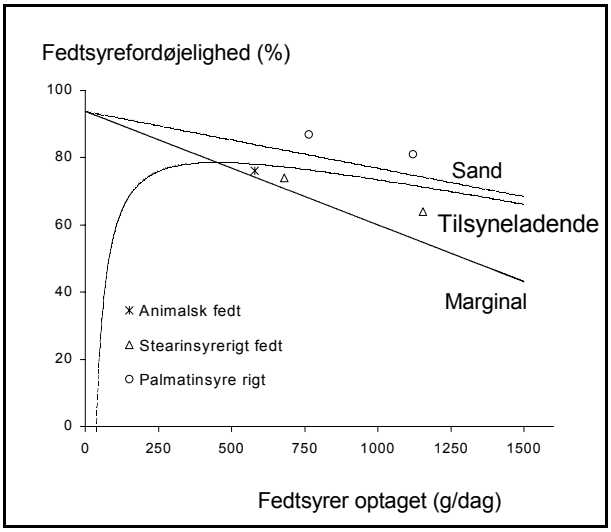
Formel 11.3:
Sand ford. af FS (%) =
93,8 – 0,0169 * FS optaget

Formel 11.4:
Marginal sand ford. af FS (%) =
93,8 – 0,0338 * FS optaget

idet FS er g fedtsyrer optaget pr. dag.



Figur 11.6 *Sammenhængen mellem mængden af fedtsyrer optaget (g/dag) og mængden af tilsyneladende fordøjede fedtsyrer (g/dag). Forskellige signaturer svarer til data fra forskellige forsøg. (Weisbjerg et al., 1992c).*



Figur 11.7 *Sammenhængen mellem mængden af fedtsyrer optaget (g/dag) og den tilsyneladende, den sande og den marginale fordøjelighed af fedtsyrer (Weisbjerg et al., 1992c).*

Medens den sande marginale fordøjelighed ved 200 g fedt pr. dag er 87 %, er den ved 1000 g nede på 60 %. Den tilsyneladende fordøjelighed har derimod et helt andet for-

løb, idet den stiger op til et indhold på ca. 500 g pr. dag som følge af, at tabet i gødningen af endogent fedt udgør en faldende andel i forhold til den optagne fedtmængde.

Doreau & Ferlay (1994) har samlet litteraturværdier for 64 rationer, hvori de ikke fandt et fald i fordøjeligheden ved stigende fedtindhold i foderet i modsætning til, hvad vi fandt i formel 1. Ved sammenstillingen af de mange forsøg var der i materialet af Doreau & Ferlay (1994) en meget stor variation i fedtsyrefordøjeligheden. Variationen formodes især at skyldes store forskelle i fedtsyresammensætningen ved duodenum. Materialet indeholdt bl.a. data fra forsøg med 6 rationer med beskyttet vegetabilsk olie og fiskeolie. Disse produkter havde en høj fedtsyrefordøjelighed i tarmen ved høj tildeling pga. den meget høje andel af umættede fedtsyrer i forhold til det normale for drøvtyggere (Børsting et al., 1992). Ved brug af fedtkilder med en traditionel fedtsyresammensætning må det derfor forventes, at en kurvelineær sammenhæng som i formel 1 giver det mest reelle billede af fedtsyrefordøjeligheden.

I forbindelse med energivurdering af råfedt regnes der med, at den tilsyneladende fordøjelighed af råfedt er lig [96-100/(% råfedt i tørstof)] (Weisbjerg et al. 1991b; Strudsholm et al., 1997), hvilket er baseret på forsøg med får, der fik maks. 8 % råfedt i tørstof.

Fedtfordøjeligheden afhænger ud over den tildelte mængde også af fedtsyresammensætningen ved duodenum, idet stigende kædelængde (Møller & Børsting, 1987; Weisbjerg et al., 1991a; Børsting et al., 1992) og stigende mættethed (Børsting et al., 1992) nedsætter fordøjeligheden. Fordøjeligheden af mættede fedtsyrer er særligt lav i rationer, hvor en meget høj andel af fedtet ved duodenum er mættet. Dette betyder, at der er en positiv effekt af umættede fedtsyrer på fordøjelsen af de mættede fedtsyrer, der formentligt skyldes de umættede fedtsyrers evne til at forbedre miceldannelsen, til gavn også for absorptionen af mættede fedtsyrer (Børsting & Weisbjerg, 1989; Børsting et al., 1992). Det er også vist, at fodring med Ca-sæber fører til, at fedtet i duodenum er mere umættet, hvilket giver en højere fordøjelighed af fedtet (Bauchart, 1993).

I animalsk fedt og i de fleste planteolier udgør C18 fedtsyrer mere end to tredjedele af fedtsyrerne (Tabel 11.1). Hydrogeneringen i vommen bevirker, at C18:0 typisk udgør omkring halvdelen af fedtsyrerne ved duodenum for typiske rationer (f.eks. Møller & Børsting, 1987). Dette gælder dog ikke palmeolie, der har et meget højt indhold af palmitinsyre (C16:0). De danske undersøgelser tyder på, at fordøjeligheden af mættet tilskudsfedt er højere i produkter med et højt indhold af palmitinsyre, idet fordøjeligheden er højere end beregnet ved formel 1 (Figur 11.7), medens fordøjelighen af produkter baseret på et højt indhold af stearinsyre har en lavere fordøjelighed (Weisbjerg et al., 1991a; Weisbjerg et al, 1992c). I de 64 rationer omtalt ovenfor fandt Doreau & Ferlay (1994) ingen forskel på tarmfordøjeligheden af stearin- og palmitinsyre. Forklaringen på denne afvigelse i forhold til resultater fra Weisbjerg et al. (1992c) er sandsynligvis, at de fleste af rationerne havde et lavere indhold af fedt og især en lavere andel af mættet fedt. Når palmitin- og stearinsyre-rige produkter blev anvendt som tilskudsfedt for at nå op på et højt fedtniveau (~1100 g/dag), var den tilsyneladende fedtsyrefordøjelighed væsentligt lavere (64 %) i produkter med en høj andel af stearinsyre (63 % af FS) end i produkter med høj andel af palmitinsyre (66 % af FS), hvor den samlede fordøjelighed af fedtsyrerne kom op på 81 % (Weisbjerg et al., 1992c). I samme forsøg blev det beregnet, at den marginale fordøjelighed af

fedtsyrer ved at øge fedttilskuddet fra 500 til 1000 g kun var ca. 50 og 70 % for produkterne med høj andel af henholdsvis stearinsyre og palmitinsyre. Der kan dog forventes højere marginale fordøjeligheder, hvis disse fedtkilder i praksis anvendes som tilskud til rationer, der allerede indeholder anden tilskudsfedt med flere umættede fedtsyrer.

11.6 Afslutning

Omsætningen af fedtet i vommen medfører, at fedtet, der kommer til tarmen, overvejende er mættede, frie fedtsyrer. Fedt påvirker vomomsætningen af det øvrige organiske stof på grund af fedtets hæmmende virkning på protozoer og cellulolytiske bakterier. Dette kan resultere i et ændret forgæringsmønster med reduceret eddikesyre/propionsyreforhold, reduceret metanproduktion, samt reduceret fordøjelighed af cellevægskulhydraterne. Disse effekter øges ved øget fedtandel i foderet, øget andel af mellemlangkædede C10-C14-fedtsyrer og ved øget grad af umættethed af foderfedtet. Fedtsyreabsorptionen er i princippet en passiv proces, som dog er reguleret af tilstedeværelsen af lipaser, fosfolipider og galdesalte samt af hastigheden af re-esterificeringen inde i selve tarmcellerne. Fedtfordøjeligheden falder ved stigende fedtsyretildeling og ved stigende mættethed og kædelængde af fedtsyrerne.

11.7 Referencer

Ackmann, R. 1990. Canola fatty acids – an ideal mixture for health, nutrition, and food use. In: Shahidi (ed.). Canola and rapeseed. Production, chemistry, nutrition and processing technology. Published by Van Nostrand Reinhold, New York. Kap. 6.

Andersen, J.O. Fedtekstraktion. Fedt- og fedtsyreindhold i enkeltfodermidler målt ved 4 forskellige fedtekstraktionsmetoder. Medd. nr. 786 fra Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Bauchart, D. 1993. Lipid absorption and transport in ruminants. J. Dairy Sci., 76, 3864-3881.

Bessa, R.B.J., Santos-Silva, J., Ribeiro, J.M.R. & Portugal, A.V. 2000. Reticulo-rumen biohydrogenation and the enrichment of ruminant edible products with linoleic acid conjugated isomers. Livest. Prod. Sci. 63, 201-211.

Blåberg, J. & Larsen, C.S 1980. Meddelelser fra Bioteknisk Institut. A.T.V. 2, 39-54.

Børsting, C.F. & Weisbjerg, M.R. 1989. Fatty acid metabolism in the digestive tract of ruminants. Ph.D. thesis, The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, 249 pp.

Børsting, C.F., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1992. Fatty acid digestibility in lactating cows fed increasing amounts of protected vegetable oil, fish oil or saturated fat. Acta Agr. Scand. 42, 148-156.

Coleman, R. 1987. Biochemistry of bile secretion. Biochem. J. 244, 249-261.

Demeyer, D.I. & Van Nevel, C.J. 1995. Transformation and effects of lipids in the rumen: Three decades of research at Gent University. Arch. Anim. Nutr. 48, 119-134.

Doreau, M & Chilliard, Y. 1997. Digestion and metabolism of dietary fat in farm animals. Brit. J. Nutr. 78, 13-35.

Doreau, M. & Ferlay, A. 1994. Digestion and utilisation of fatty acids by ruminants. Anim. Feed Sci. Technol. 45, 379-396.

Doreau, M. & Ferlay, A. 1995. Effect of dietary lipids on nitrogen metabolism in the rumen. A review. Livest. Prod. Sci. 43, 97-110.

Flye, J.C & Strudsholm, F. 1995. Stikprøver af handelsfodermidler til kvæg 1994. Landsudvalget for Kvæg, Rapport nr. 51, 33 pp.

Friedman, H.I. & Nylund, B. 1980. Intestinal fat digestion, absorption and transport. A review. Am. J. Clin. Nutr. 33, 1108-1139.

Givens, D.I., Cottrill, B.R., Davies, M., Lee, P.A., Mansbridge, R.J. & Moss, A.R. 2000. Sources of N-3 polyunsaturated fatty acids additional to fish oil for livestock diets – a review. Nutrition abstracts and reviews, series B: Livestock Feeds and Feeding 70, No. 1, 1-13.

Gjern, H. & Andersen, J.O. 1991. Forskellige kemiske analysemetoders værdi som kvalitetskriterier for foderfedt – belyst gennem forsøg med rotter. Statens Husdyrbrugsforsøg, Beretning 696, 32 pp.

Harfoot, C.G. & Hazlewood, G.P. 1988. Lipid metabolism in the rumen. In: Hobson, P.N. (ed.). The rumen microbial ecosystem. Elsevier Appl. Sciences, London, 285-322.

Hermansen, J.E. 1995. Prediction of milk fatty acid profile in dairy cows fed dietary fat differing in fatty acid composition. J. Dairy Sci. 78, 872-879.

Hermansen, J. & Østergård, V. 1988. Oliefrø som fedttilskud til malkekøer – rapsfrø, soyabønner, hørfrø. 636 Beretning, Statens Husdyrbrugsforsøg, 44 pp.

Hermansen, J.E., Østergaard, V., Jensen, F. & Lund, P. 1984. Foderfedt til malkekøer – mælkeydelse, sammensætning og kvalitet af mælk og smør. 3. Beretning fra Fællesudvalget for Statens Mejeri- og Husdyrbrugsforsøg, 107 pp.

Hofmann, A.F. 1984. Chemistry and enterohepatic circulation of bile acids. Hepathology 4, 4S-14S.

Håndbog for Kvæghold. 1999. Landskontoret for Kvæg, 191 pp.

Jart, Aa., 1984. Kompendium i fedtstofteknologi. I. Fedtkemi. 8 ed., 100 pp.

Jørgensen, H., Jensen, S.K. & Eggum, B.O. 1996. The influence of rapeseed oil on digestibility, energy metabolism and tissue fatty acid composition in pigs. Acta. Agr. Scand. Sect. A 46, 65-75.

Leat, W.M.F. & Harrison, F.A. 1975. Digestion, absorption and transport of lipids in sheep. In: Digestion and metabolism in the ruminant. Univ. New England, Publ. Unit Australia, 481-495.

Murphy, M., Udén, P., Palmquist, D.L. & Wiktorsson, H. 1987. Rumen and total tract digestibilities in lactating cows fed diets containing full-fat rapeseed. J. Dairy Sci. 70, 1572-1582.

Møller, J. 2001a. Fedtkvalitet i kvægfoderblandinger. LK-medd. Nr. 641, 4 pp.

Møller, J. 2001b. PFAD-fedt. LK-medd. Nr. 690, 1 pp.

Møller, P.D. & Børsting, C.F. 1987. Fedtsyreomsætningen hos malkekøer fodret med forsæbet, traditionelt eller mættet animalsk fedt. 2. Optagelse og fordøjelse af fedtsyrer. Medd. nr. 694 fra Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Møller, J., Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 2000. Fodermiddeltabel. Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Landsudvalget for Kvæg. Rap. Nr. 91, 52 pp.

Noble, R.C. 1978. Digestion, absorption and transport of lipids in ruminant animals. Progress in lipid Research 17, 55-91.

Ockner, R.K., Pitmann, J.P. & Yager, J.L. 1972. Differences in the intestinal absorption of saturated and unsaturated long chain fatty acids. Gastroenterology 62, 981-992.

Scott, T.W. & Cook, L.J. 1975. Effect of dietary fat on lipid metabolism in ruminants. In: Digestion and metabolism in the ruminant. Univ. New England, Publ. Unit., Australia.

Shiau, Y. 1981. Mechanisms of intestinal fat absorption. Am. J. Physiol. 240, 61-69.

Strudsholm, F., Nielsen, E.S., Flye, J.C., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.W., Søgaard, K., Kristensen, V.F., Hvelplund, T & Hermansen, J.E. 1997. Fodermiddeltabel. Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Landsudvalget for Kvæg. Rap. Nr. 69, 53 pp.

Weisbjerg, M.R. & Børsting, C.F. 1989. Influence of fat and feed level on fibre digestibility in vitro and in sacco and on volatile fatty acid proportions in the rumen. Acta Vet. Scand., suppl. 86, 137-139.

Weisbjerg, M.R., Børsting, C.F. & Hvelplund, T. 1992a. Fatty acid metabolism in the digestive tract of cows when tallow is fed in increasing amounts at two feed levels. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 106-114.

Weisbjerg, M.R., Børsting, C.F. & Hvelplund, T. 1992b. The influence of tallow on rumen metabolism, microbial biomass synthesis and fatty acid composition of bacteria and protozoa. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 138-147.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 1991a. Fedtsyrers fordøjelighed. Fordøjelighed af stearinsyrerigt og palmitinsyrerigt mættet fedt hos malkekøer. Medd. nr. 787 fra Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 1992c. Digestibility of fatty acids in the gastrointestinal tract of dairy cows fed with tallow or saturated fats rich in stearic acid or palmitic acid. Acta Agr. Scand. 42. 115-120.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T., Frandsen, J., Frederiksen, J.H. & Aaes, O. 1991b. Estimering af råfedts fordøjelighed hos drøvtyggere baseret på fodermidlers indhold af råfedt. Medd. nr. 804 fra Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

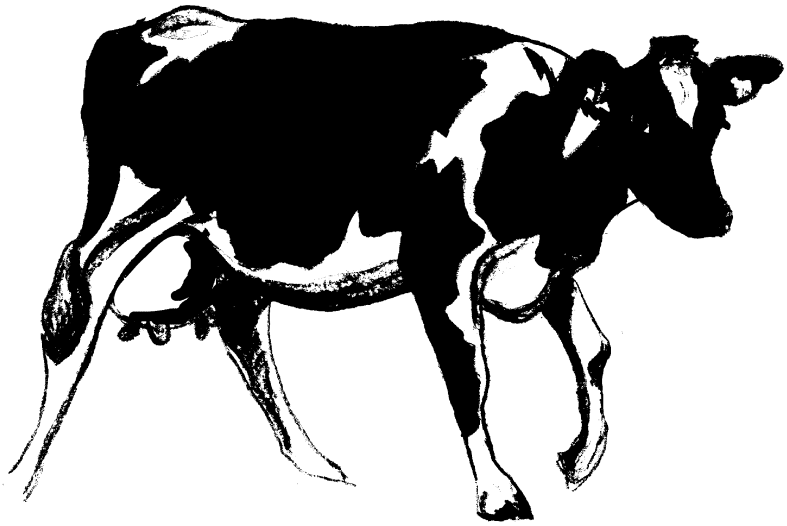
Østergaard, V., Danfær, A. Daugaard, J., Hindhede, J. & Thysen, I. 1981. Foderfedtets indflydelse på malkekøernes produktion. Beretning 508 fra Statens Husdyrbrugsforsøg, 140 pp.

Absorption og omsætning af mineraler

12

af Torben Larsen [1] og Jakob Sehested [2]

[1] Afd. for Husdyrsundhed og Velfærd og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

12.1 Indledning

Alle levende organismer, herunder planter og dyr, indeholder uorganiske eller mineralske elementer i forskellig koncentration og forhold. Disse uorganiske elementer vil udgøre hovedbestanddelen af aske efter en forbrænding. Selvom mineralernes tilstedeværelse har været kendt i århundreder, er det først i det 20. århundrede, at den nærmere betydning af de mineralske elementer er blevet kendt og kædet sammen med husdyrenes ernæring, vækst og produktion samt sundhed generelt.

12.2 Livsnødvendige mineraler (elementer)

Cirka 20 ud af samtlige ca. 100 stabile grundstoffer (elementer) kan med sikkerhed siges at være livsnødvendige (essentielle) for dyr. Det drejer sig om kvælstof (N), kulstof (C), ilt (O), brint (H), kalcium (Ca), fosfor (P), magnesium (Mg), natrium (Na), kalium (K), klorid (Cl), svovl (S), jern (Fe), iod (I), zink (Zn), kobber (Cu), mangan (Mn), kobolt (Co), molybdæn (Mo), selen (Se) og krom (Cr). 16 af disse elementer henregnes til mineralerne, mens de øvrige 4 henregnes til protein- og energistofskiftet. En lidt grov og ikke helt konsekvent opdeling kan foretages og fremgår af Tabel 12.1. Systemet er på ingen måde fuldstændigt konsekvent. Som det fremgår, er f.eks. svovl placeret i tre kategorier, fordi det indgår i "væsensforskellige" funktioner. Dels indgår svovl som bestanddel i to aminosyrer, der er del af proteinomsætningen, dels indgår S i andre funktioner, der kan henføres som "mineral-elektrolyt-karakterer". Kalium og selen er elementer, der også med nogen ret kunne rubriceres i mere end én gruppe. Kalium har en udpræget elektrolytfunktion i vævsvæskerne og er samtidig co-faktor for mange enzymer; selen kan indgå direkte i aminosyrer (som substitut for S) og indgår desuden funktionelt i enzymer.

12.3 Makro/mikroelementer

Sondringen mellem makro- og mikromineraler er på ingen måde naturlig. Grænserne er draget ud fra rent mængdemæssige betragtninger, idet Ca, Mg, P og S indgår i organismer i størst mængde (vægtbasis). Natrium, kalium og klorid indgår også i kvantitativt store mængder og henregnes ofte til makromineralerne. De såkaldte mikromineraler indgår i kvantitativt mindre mængde.

Tabel 12.1 *Oversigt over de essentielle elementers overordnede funktion og rubricering i organismen*

protein- og energistofskiftet	elektrolytter	makromineraler	mikromineraler (sporstoffer/-elementer)
N, O, C, H, S, P	Na, K, Cl, S	Ca, Mg, P, S	Fe, Zn, Cu, Mn, I, Se, Co, Cr, Mo

Opdelingen mellem makro- og mikromineraler har baggrund i historiske forhold nemlig de analysemæssige muligheder gældende i begyndelsen og midten af forrige århundrede: Makroelementerne var relativt lette at måle ved analytiske metoder, mens mikroelementerne var vanskeligere at kvantificere. Undertiden var det kun muligt at bestemme selve tilstedeværelsen af stoffet (spor-), men ikke mængden af stoffet.

Mængdeforholdene mellem elementerne (i dyrene) i både makro- og mikromineralgrupperne og mellem grupperne kan til en vis grad variere afhængigt af dyrets status, fysiologiske stadium, omgivelserne etc. Der er således ikke noget fastlagt (naturskabt) forhold mellem kroppens indhold af mineralske grundstoffer, indholdet kan variere inden for visse grænser.

12.4 Nye livsnødvendige elementer (?)

Ud over de elementer, der klart er dokumenteret som værende livsnødvendige, indeholder den dyriske organisme altid 20-30 andre elementer i målelige mængder. En del af disse grundstoffer undersøges for tiden for deres eventuelle betydning (”essentialitet”). Det gælder f.eks. elementerne tin (Sn), vanadium (V), fluor (F), silicium (Si), nikkel (Ni), arsen (As), bor (B), aluminium (Al), bly (Pb) og rubidium (Rb). Bevisførelsen for, at elementerne er essentielle, vanskeliggøres af, at stofferne naturligt forefindes i langt større mængder end det tilsyneladende behov, dvs. det er meget vanskeligt at påvise mangelsymptomer for de pågældende stoffer. Eventuelle forsøg, der skal påvise, at elementerne er livsnødvendige, må benytte meget kunstige diæter i meget lang tid for at holde elementets naturlige forekomst ”i ave”. Omvendt kan det endelige bevis på livsnødvendighed være, at elementet viser sig at være uundværlig i en kendt (livsnødvendig, ikke erstattelig) proces i organismen (f.eks. i et enzym). Dette er altså p.t. ikke lykkedes for de nævnte kandidater.

Selve forekomsten af et element i kroppen kan altså ikke ses som en bekræftelse på, at elementet *er* livsnødvendigt og har en eksakt funktion. En del elementer optages i tarmsystemet, selvom de ikke har påviselig funktion, fænomenet må ses som et resultat af dyrets kontakt med omgivelserne, herunder foderet.

12.5 Mineraler/mineralstoffer/elementer

Den traditionelle betegnelse mineraler eller mineralstoffer er ret beset en smule misvisende, når emnet er optagelse i tarmsystemet og omsætning i organismen. Mineraler er forbindelser af elementer (grundstoffer), der forefindes i naturen, og som eventuelt tilføres dyrenes foder for at forsyne dyrene med de pågældende elementer. Således tilføres f.eks. mineralerne kalciumkarbonat, kalciumfosfat og zinkoxid for at tilføre henholdsvis kalcium, fosfor og zink. Det, dyrene har brug for, er ikke mineralerne *som sådan*, men netop elementerne kalcium, fosfor og zink. Elementerne optages i organismen som ioner og indgår herefter eventuelt i andre forbindelser i organismen.

Det væsentligste bidrag til dyrenes forsyning med elementer (”mineraler”) kommer fra foderemnerne, dvs. korn, græs, ensilage osv. I disse emner forefindes grundstofferne hovedsagelig i de forbindelser, hvori de fungerede i planten, dvs. bundet til protein, til cellemembraner, som salte af organiske syrer osv. Foderets naturlige indhold af elementer forefindes altså på en anden form end de mineraler, der evt. tilføres foderet. Men både ”naturligt forekommende elementer” og elementer tilført som mineraler kan i de fleste tilfælde udnyttes af dyrene, eventuelt i

forskelligt omfang, afhængigt af den kemiske form, partikelstørrelse, øvrige foderkomponenter osv.

Brugen af ordet mineral (eller mineralstof) inden for kvægbrug er dog så grundfæstet, at betegnelsen vil blive brugt synonymt med element (grundstof) i den videre beskrivelse.

12.6 Mineralernes funktion

Fire hovedtyper af funktioner kan tilskrives mineralerne: Strukturel, fysiologisk, katalytisk og regulatorisk. Enkelte elementer er meget begrænset i deres tilstedeværelse og har meget specifikke funktioner, andre elementer har talrige funktioner inden for alle eller flere af de nævnte grupper.

1. Strukturel funktion. Elementerne indgår direkte i strukturelle organer og væv i organismen. F.eks. kalcium, fosfor og magnesium indgår i knoglestrukturen, sammen med fluor indgår elementerne i tændernes emalje. Fosfor og svovl indgår i strukturproteiner, f.eks. pels og bindevæv (knoglernes matriks, ligamenter, sener osv.). Elementerne zink og fosfor indgår i cellemembranernes struktur. Fosfor indgår i kromosomernes struktur.

2. Fysiologisk funktion. Elementerne forefindes i celle- og vævsvæsker som elektrolytter, der medvirker ved opretholdelsen af cellernes eller vævenes osmotiske tryk, syre-basebalance, elektriske potentiale samt membrangennemtrængelighed (permeabilitet). F.eks. natrium, kalium og klorid er væsentlige elektrolytter i opretholdelsen af osmotisk tryk i blodets ekstracellulære væske såvel som det intracellulære miljø i blodlegemerne og andre celler. Kalium og fosfor er betydelige faktorer i blodets syre-baseregulering.

3. Katalytisk funktion i enzymsystemer og hormonale receptorer. De fleste elementer, nævnt som værende essentielle, er beskrevet som hjælpestoffer i biokemiske processer, f.eks. som co-faktorer i enzymprocesser, som dele af metalloenzymer osv. F.eks. indgår Cu i enzymet caeruloplasmin (Fe-oxidase), Zn i enzymet alkalisk fosfatase (fosfohydrolase), og Fe indgår i hæmoglobin (ilttransport i blod).

4. Regulatorisk funktion. Diverse elementer indgår i cellernes deling (replikation) og videre udvikling (differentiering). F.eks. kalcium er del af signalsystemet i cellerne og mellem cellerne. Zink indgår regulatorisk på kromosomniveau ved at medvirke i styringen af aflæsningen af generne (transskriptionen).

12.7 Tab af mineral ved omsætning

Mineralerne adskiller sig principielt fra andre foderkomponenter derved, at de ikke nedbrydes i stofskiftet, men i udstrakt grad kan genanvendes i organismen.

Organiske forbindelser som proteiner, kulhydrater, fedtstoffer og til en vis grad vitaminer omdannes og nedbrydes under metabolismen til andre forbindelser, dvs. forbindelserne ændrer identitet til andre stoffer, der eventuelt oplagres, udskilles i tarmkanal, via urinen, via sved eller med respirationsluften.

Mineralerne er grundstoffer, der i sagens natur ikke kan nedbrydes til andre forbindelser, derfor bevarer de identiteten og kan efter funktion ét sted frigøres og eventuelt anvendes et andet sted i organismens omsætning.

Recirkulering af elementerne er dog ikke komplet. Der sker til stadighed et uundgåeligt tab forskellige steder i organismen, Tabel 12.2 giver nogle eksempler på processer, der er forbundet med tab af elementer.

Tabel 12.2 *Eksempler på de væsentligste ekskretionsveje for organismens mineraler*

Tab af mineraler ved…	element
sekretion fra spytkirtler	Na, K, Cl, P
sekretion fra bugspytkirtel	Zn
sekretion fra galde	Cu, Mn, Fe
afstødning af celler i tarmvæg	Fe
sekretion fra tyndtarm	Na, Cl
urinudskillelse	P, K, Na, Ca, Mg, Zn, Cl, S
svedudskillelse	Na, K, Cl

En del af elementerne, der er secerneret fra spytkirtler, bugspytkirtel, galde og tyndtarm eller indholdet i de tarmceller, der afstødes, kan evt. reabsorberes senere i tarmsystemet, men reabsorptionen er ikke komplet, nettoresultatet er et tab af mineral. I øvrigt udskilles de fleste elementer med fæces, dels i form af ikke-absorberet materiale, dels endogent materiale udskilt over tarmvæggen.

12.8 Dyrenes behov for mineraler

Dyrets *basale* behov med hensyn til mineraler er den mængde af de pågældende elementer, dyret forbruger for at opretholde *status quo*, dvs. den mængde, der uundgåeligt tabes i omsætningen under vedligeholdelse af væv og organer (opretholdelse af liv). Ud over det basale behov vil en række faktorer påvirke størrelsen af behovet for mineraler:

1) Mængden af foder, der passerer tarmsystemet, vil påvirke sekretionen af bugspyt og galde, og større mængder foder vil øge slitagen generelt på tarmvævet. Tabet af mineraler vil derfor stige med foderindtaget.

2) Arbejde, energiudfoldelse, der producerer sved, vil forårsage tab af elektrolytterne natrium, kalium og klorid. Et generelt større forbrug af andre elementer er ikke rapporteret i denne forbindelse.

3) Tilvækst af kropsmasse vil selvsagt øge behovet for mineraler, fordi det fysiologisk funktionelle væv indeholder funktionelle elementer. Tilvækst af fedtvæv derimod fordrer kun ringe mineraldeponering.

4) Graviditet, dvs. opbygning af foster, livmodervægge, moderkage samt fostervæske, vil tilsvarende en kropstilvækst kræve ekstra deponering af alle essentielle elementer.

5) Mælkeproduktion repræsenterer et betydeligt tab af mineraler fra organismen. Specielt er kalcium- og fosforindholdet stort i mælk, men indholdet af magnesium og zink er også betydeligt. For de her nævnte elementer gælder desuden, at indholdet i kolostrum er ca. 50 % større end i senere mælk.

Dyrets behov for de enkelte elementer er en lidt ideel størrelse, idet det drejer sig om nettomineral i dyrets omsætning. Behovet er identisk med summen af tabet fra organismen og den mængde, der bindes i fysiologisk aktivt væv ved vækst samt en eventuel mælkeproduktion. For kategorier af dyr er det eventuelt muligt med tilnærmelse at beregne behovet, under hensyntagen til kropsmasse, fysiologiske stadium, produktion, energiforbrug etc.

Det basale behov er *ikke* identisk med den anbefalede norm, der er angivet i tabelværker. Den anbefalede norm er en bruttoangivelse, der dels forsøger at tage højde for en ufuldstændig absorption af mineraler fra tarmen dels inkluderer en betydelig sikkerhedsmargin for at beskytte det svagest tænkelige dyr inden for kategorien. Den anbefalede norm kan derfor være mange gange højere end dyrets basale behov.

12.9 Hvor meget mineral…

Hvor meget af de forskellige mineraler er da tilrådeligt at tildele dyrene? Figur 12.1 giver en skematisk fremstilling af konsekvenserne af tiltagende mineralindtag. Betydningen af tilgængeligheden af elementerne er også anskueliggjort i diagrammet.

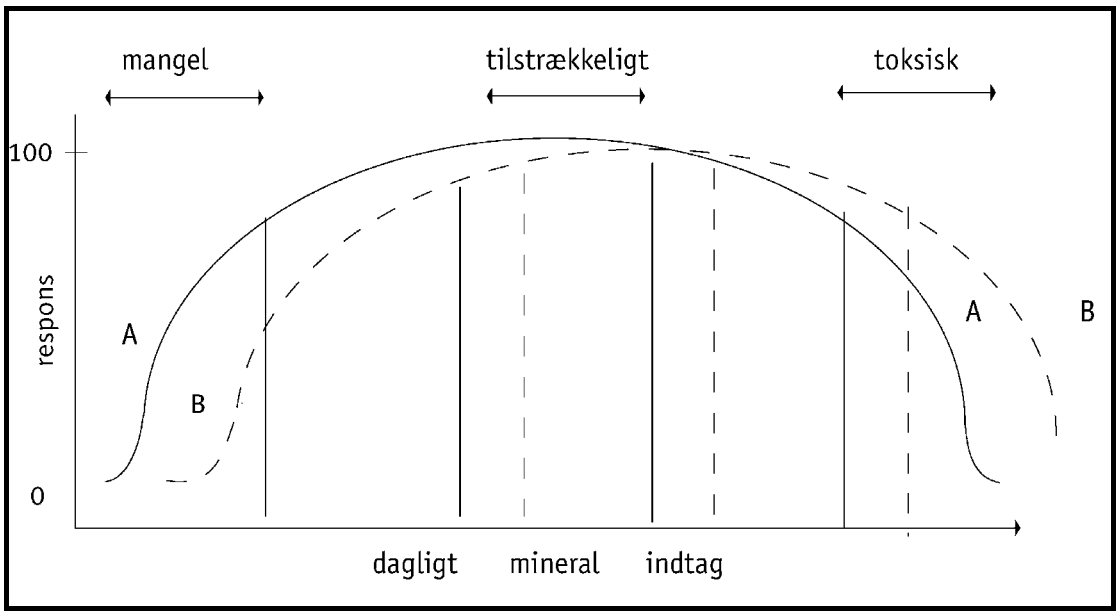
1) Mangel. Et indtag af mineral, der er for lille til at varetage kroppens funktioner, vil fremkalde mangelsymptomer. Styrken, hvormed disse mangelsymptomer fremkommer, vil være afhængig af, a) hvilket mineral der er tale om, b) hvor udpræget manglen er (indtagets størrelse) og tilgængeligheden af det indtagne mineral, c) hvor lang tid det mangelfulde indtag har fundet sted, d) dyrets generelle status med hensyn til det pågældende element – findes der depoter for elementet i kroppen eller ej (?).

2) Tilstrækkeligt indtag. En mineralabsorption, der balancerer med dyrets daglige tab af mineral og den forhåndenværende produktion, vil kunne betegnes passende eller tilstrækkeligt.

3) Toksisk indtag. En mineralabsorption, der overstiger udskillelse og produktion i dyret, vil resultere i oplagring i depoter eller uhensigtsmæssig ophobning i organismen med fare for påfølgende negative effekter og toksikologiske virkninger.

Som det fremgår af Figur 12.1, er der ikke klare grænser mellem de tre nævnte tilstande. Situationen forværres delvist af, at det i mange tilfælde kan være vanskeligt at erkende marginale eller egentlige mangler på visse mineraler. Det er for adskillige elementer kompliceret og ikke entydigt at definere egentlige kriterier eller parametre for, hvornår dyrene befinder sig i en mangelsituation. Ofte er de første symptomer på mangel meget uspecifikke á la appetitløshed eller "dårlig trivsel", – tilstande, der kunne skyldes andet end mangel på et bestemt mineral. Det er faktisk kun i de færreste tilfælde, det er muligt at stille en klar klinisk diagnose eller udtage en simpel prøve fra dyret og afgøre (måle) det simple spørgsmål: Er dyret i en mangelsituation eller ej ? Ofte vil den endelige (praktiske) konstatering af, om dyret har været i en mangelsituation være (den lidt omvendte håndtering) en registrering af, om dyret får det bedre efter en lettere dosering af det relevante element.

En tilsyneladende simpel sag som at afgøre, om dyr er tilstrækkeligt forsynet med et bestemt element, kan også være vanskeligt eller ligefremt kontroversielt. Der kan i realiteten sættes mange kriterier for, hvornår et dyr har optimale betingelser: Optimal vækst, optimal produktion, knoglemasse, -styrke, osv. eller optimale niveauer af kendte *indikator-parametre*, f.eks. hæmoglobin i blodet (Fe), caeruloplasmin i blodplasma (Cu), eller lignende. Det er i denne anledning relevant at fokusere på begreberne *meget* eller *god* ("optimalt"). En stor optagelse af et element er ikke altid et positivt kriterium – selvom, der er tale om essentielle elementer. En stor tilbageholdelse af N anses oftest for at være en positiv hændelse, idet dette repræsenterer proteintilvækst i dyret. En stor retention af Ca tyder tilsvarende på stærkere knogler, dette lyder også tilforladeligt.



Figur 12.1 *Skematisk fremstilling af dosis-responsforholdet mellem mineralindtag og sundhed og produktion i dyret. Ud over de veldefinerede tilfælde af mangel (1), tilstrækkeligt (2) og toksisk (3) niveau ses overgangsfaserne, hvor forsyningen er let utilstrækkelig (marginal mangel) og let overforsyning (marginal toksisk). Den stiplede kurve symboliserer den forskydning, der indtræffer ved lavere tilgængelighed af elementet. Kurve A repræsenterer en høj tilgængelighed af elementet, kurve B en ringere tilgængelighed. Mineralanbefalinger vil oftest ligge i den "sikre halvdel" (højre) af tilstrækkeligt kvantum (efter Underwood & Suttle, 1999).*

En stor deponering af kobber i leveren lyder også positivt - *indtil et vist niveau* (!), det samme gælder f.eks. zinkdeponering i knoglerne. Det er væsentligt at vurdere, om der er tale om en *funktionel* deponering af essentielle elementer, der senere i mangelsituationer kan mobiliseres. Eller om der fra organismens side er tale om et forsøg på at bortskaffe et ikke-funktionelt overskud (?). Nogle elementer *deponeres* i organismen. Disse depoter kan herefter udnyttes i mangelsituationer. Eksempler på dette er kalciumdeponering i knoglerne og jerndeponering i leveren: Elementerne kan mobiliseres, når niveauet i organismen falder under en vis værdi. Andre elementer *ophobes* i specielle væv: Bly ophobes i knoglevævet og cadmium ophobes i nyrevævet, men det er ikke en deponering, der senere kan mobiliseres i mangelsituationer, det er en bortskaffelse af unødvendige elementer. Bly og cadmium (f.eks.) kan eventuelt senere frigives, men det er ikke kroppens mangelsituation på de pågældende elementer, der udløser frigivelsen, det er andre faktorer.

12.10 Anbefalinger og normer

Fra interesseorganisationer og fra officiel national side udsendes anbefalinger og normer for hvilke mængder, det er tilrådeligt at forsyne dyrene med. Normerne angiver "bruttomængder", der både inkluderer det i foderet naturligt forekommende mineral ("intrinsisk") plus den mængde, der eventuelt suppleres fra uorganiske kilder. De ovenstående forskellige indfaldsvinkler til begrebet *tilstrækkeligt* afspejles i de ofte meget varierende anbefalinger for mineraler, der angives i disse normer på verdensplan. Specielle regionale forhold kan selvfølgelig også være med til at præge anbefalede normer, herunder jordbund og dominerende foder-

planter: Hvis dyrene altid er tilstrækkeligt forsynet med et element ved almindelig praksis, vil opmærksomheden på det pågældende være mindre, end hvis elementet ofte er i underskud og skaber problemer i ernæringen.

Fælles for de fleste anbefalinger gælder det, at niveauet er i den øvre ende af "tilstrækkelig forsyning". Den rigelige forsyning er dels baseret på sikkerhedshensynet til de svagest tænkelige individer i de kategorier, normerne er tiltænkt (golde, drægtige, lakterende). Desuden har en mineraltildeling ikke hidtil haft afgørende negative økonomiske konsekvenser i husdyrproduktionen. Ofte vælger man at være på den sikre side i tvivlssituationer.

12.11 Optagelse og absorption i mave-tarmkanal

Mineraler og sporelementer optages i organismen sammen med det øvrige foder, dvs. via fordøjelsessystemet. Mineralerne forefindes sædvanligvis på en form, der ikke umiddelbart er tilgængelig for optagelse i tarmsystemet, uanset om oprindelsen er fra naturligt foder eller fra en mineraltilsætning (sædvanligvis uorganisk). De almindelige fordøjelsesprocesser åbner imidlertid foderets struktur og frigiver herunder en del af de bundne mineraler, der således er potentielt tilgængeligt for dyret.

Tygning og spytsekretion i mundhulen påvirker hovedsageligt foderet fysisk ved at findele partiklerne. I vommen starter den egentlige kemiske nedbrydning af foderets matriks, dvs. de processer, der fører til frigivelse af de bundne mineraler. Vomprocesserne og vommiljøet som helhed er meget betydningsfuldt for optagelsen af mineralerne i drøvtyggernes tarmsystem:

a) Store organiske forbindelser nedbrydes ved hydrolyse og fermentering til mindre bestanddele, herunder et spektrum af organiske syrer. Herved frigøres mineraler fra komplekse strukturer.

b) surhedsgraden i vommen (pH) er bufret inden for det neutrale til det svagt sure område (pH ca. 6,8-5,8) bl.a. på grund af de meget store spytmængder, der cirkulerer (fosfat- og karbonatbuffer). Surhedsgraden har betydning for mineralernes opløselighed.

c) vommens processer opbruger hurtigt de tilgængelige oxidationskilder, dvs. vommiljøet er anaerobt (iltfattigt). Dette influerer på de kemiske forbindelsers reduktions-oxidationsforhold (redox-), således at de fraspaltede (mineral-) ioner ofte vil optræde på reduceret form.

d) vommen er hjemsted for en overvældende population af forskellige bakteriearter samt svampe og encellede dyr (protozoer), der også ernærer sig direkte eller indirekte af det foder, der tilføres vommen. Mikroorganismerne vil binde en del af vommens mineraler på ny.

En del af nedbrydningsprodukterne optages allerede i formaverne, dvs. gennem vomepitelet til blodbanen. Dette gælder også i en vis udstrækning mineralerne magnesium, kalium, natrium, klorid og svovl. Desuden vil en del af de frigivne elementer sekundært blive indbygget i mikroorganismernes celler. Betydelige mængder svovl kan således blive inkorporeret i mikrobielt protein, der er relativt rigt på S (aminosyrerne metionin og cystein), ligesom en del fosfor inkorporeres i mikroorganismernes membraner, kromosomer etc. Elementerne frigives eventuelt senere i tarmsystemet, hvor det mikrobielle materiale atter nedbrydes.

Enkelte rapporter har meldt om (spec. kobber- og zink-) absorption i maveregionen (ikke-drøvtyggere), men det er specielt tynd-

tarmen, der anses for at være absorptionsstedet for mineralerne. Forskellige undersøgelser har prøvet at kvantificere optagelsen af elementerne i de forskellige afsnit af tyndtarmen, dvs. tolvfingertarmen (duodenum), mellemste tarmstykke (jejunum) eller sidste stykke (ileum).

Duodenum synes at have et meget stort potentiale for optagelse af elementer. For en stor optagelse taler det faktum, at tarmindholdet (chymus) på dette sted – umiddelbart efter løben – stadig er surt, hvilket vil holde elementerne på en opløselig form. Mod en meget stor optagelse af elementerne i duodenum (kvantitativt) taler den tid (transittid), chymus er om at passere tarmafsnittet, inden det føres over i jejunum: Chymus "pulser" ud fra løben i meget våd form, duodenum er meget vid og kort (ca. 1 m), dvs. indholdet forsvinder hurtigt over i de følgende tarmafsnit. Gennem jejunum og ileum afvandes chymus, passagehastigheden nedsættes, og en stor del af elementerne optages over de resterende ca. 40 m tyndtarm. Tyktarmen (ca. 10 m) kan i visse situationer være betydningsfuld for Mg-optagelsen i drøvtyggere (Grace & McRae, 1972; Dalley & Sykes, 1989).

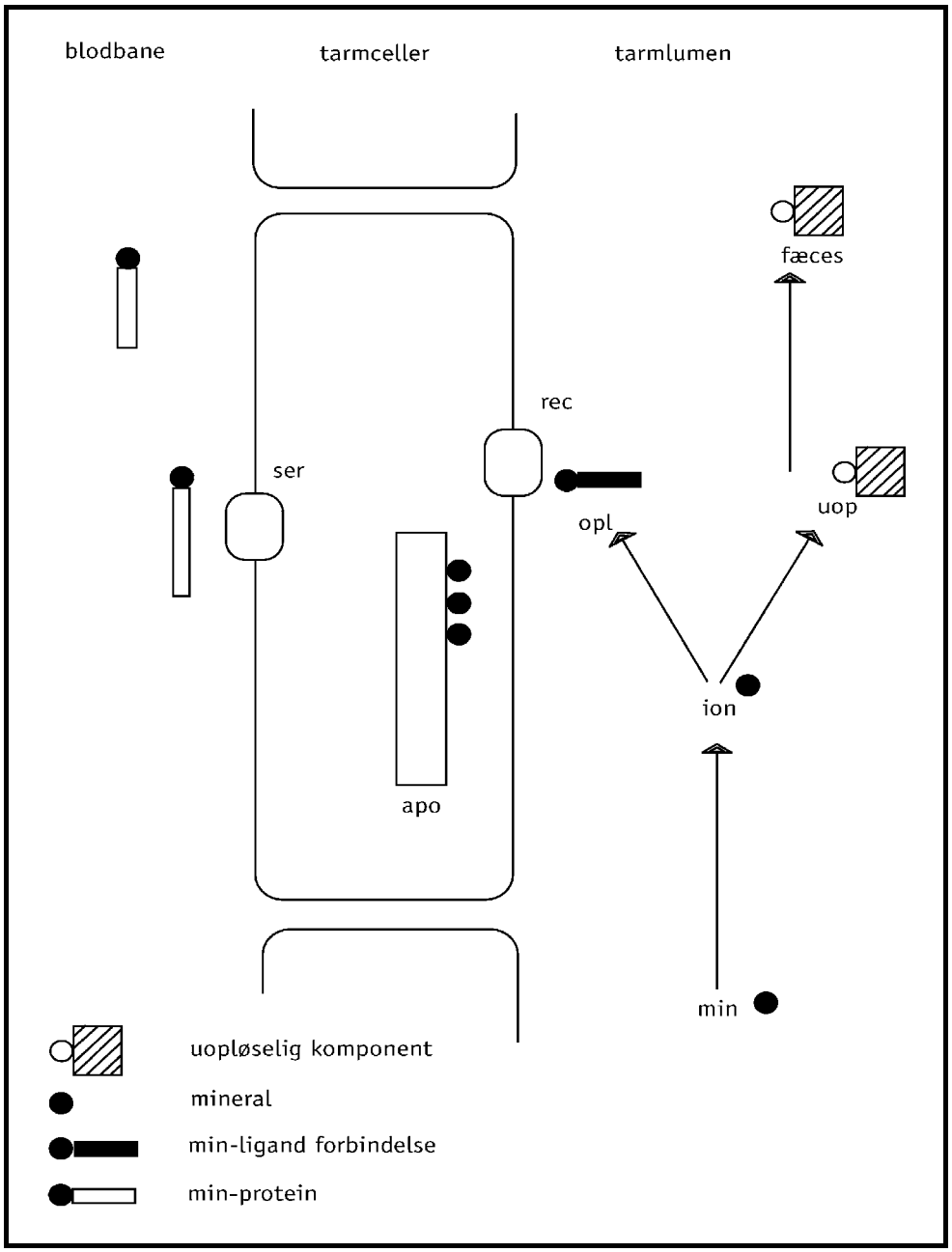
12.12 Forhold der påvirker optagelsen af mineraler

Optagelse og absorption af elementer er processer, der foregår over membraner i de celler, der udgør væggen i fordøjelseskanalen. *Optagelse* i tarmsystemet betegner den proces, hvor ionen har passeret yderste membran (mucosa-membranen) og altså befinder sig *inden i* tarmcellen. *Absorption* i organismen betegner den situation, hvor elementet tillige har passeret den indre membran i tarmcellen (serosa-membranen) og er overgivet til blodcirkulationen, dvs. elementet er *inden i organismen*. Transporten over disse membraner foregår i ioniseret form, eventuelt knyttet til en "transportør" (en ligand). Formentlig sker denne transport gennem specifikke proteiner i membranen ("receptorer", integralproteiner). Derfor er det en forudsætning for optagelse i organismen, at elementet har været på opløselig, ioniseret form, dvs. frigjort fra mineraldelen og frigjort fra foderets matriks af protein, kulhydrat, fedt etc.

Flere forhold kan imidlertid påvirke optagelsen af ioner i tarmcellerne, herunder binding til organiske forbindelser (A), eller såkaldte mineral-mineral interaktioner (B), se Figur 12.2.

(A) Ionerne er ladede partikler, der let forbinder sig med andre (ladede) forbindelser. Derfor kan ionerne – efter frigivelse – bindes til andre grupper, der eventuelt kan fremskynde eller hæmme optagelsen i tarmcellerne. Det vil sige, at et element, der én gang er frigivet på ioniseret form, umiddelbart efter kan kompleksbindes til andre komponenter, således at optagelse i organismen er forhindret. Forbindelsen mellem elementet og den organiske del passerer herefter ud med gødningen. Sådanne bindinger mellem ioner og andre forbindelser vil være afhængige af mængdeforholdene og bindingsenergien (affiniteten) mellem komponenterne, pH-forhold, redox-potentialet, etc.

De mest kendte blandt de hæmmende forbindelser (inhibitorer) er fytinsyre, oxalsyre, visse garvestoffer (tanniner) samt andre kondenserede fenoler (f.eks. ligniner) (se kapitel 5). Fytinsyre har dog næppe betydning i udvoksede drøvtyggere, da mikrobielle enzymer allerede nedbryder forbindelsen i vommen.



Figur 12.2 *Skematisk model for optagelse/absorption af elementer i tarmsystemet. Mineralet (min) passerer gennem systemet i forbindelse med foderet. Fordøjelsesprocesser og mikrobiel fermentering frigiver en del af mineralerne på ioniseret form (ion). Det ioniserede mineral kan herefter bindes til komponenter, der danner uopløselige mineralforbindelser (uop), der så passerer ud med fæces. – Eller ionerne kan bindes til organiske ligander (opl), der eventuelt medvirker ved transporten over mucosa-membranen. Transporten over membranen foregår ved specifikke receptorer (rec). Inde i tarmcellerne kan mineralerne bindes til specifikke, regulerende proteiner (apoproteiner, tioneiner) (apo) for eventuelt på et senere tidspunkt at blive transporteret over den basale membran (serosa-membranen) (ser) til blodbanen.*

Blandt positive ligander, dvs. forbindelser der fremmer optagelsen af mineraler i tarmsystemet, har været nævnt visse organiske syrer, herunder aminosyrer (picolinsyre, cystein, histidin, metionin o.a.). En egentlig dokumentation for effekt er dog ikke opnået.

(B) Mineral-mineral interaktioner kan tænkes at foregå i forskellige trin af absorptionsprocessen:

a) i chymus (intraluminal interaktion, i vom eller tarmlumen):

i) Direkte kemisk forbindelse mellem to eller flere elementer, der resulterer i tungtopløselig eller uopløselig forbindelse (fældning), således at elementerne ikke kan optages og følgelig passerer ud med gødningen. F.eks.: Større mængder kalcium danner med fosfater tungtopløselige forbindelser, der ikke kan optages i cellerne. Kobber, svovl og molybdæn danner komplekser i vommen, der ikke er optagelige (Suttle, 1983).

ii) Konkurrence om fælles ligand ("transportør") over cellemembranen. Hvis forskellige elementer benytter samme transportører i absorptionsprocessen, vil der opstå et konkurrenceforhold i optagelsesmekanismen.

iii) Konkurrence om fælles optagelsesmekanisme i tarmcellerne. Hvis to eller flere elementer har fælles optagelsesmekanisme (integralprotein i membranen), vil mængdeforholdet mellem elementerne påvirke hastigheden af optagelsesprocessen. F.eks.: Ammoniumionen og kaliumionen påvirker optagelse af magnesium i vommen negativt ("græstetani") (se kapitel 12, bind 2). Jern og zink har muligvis samme optagelseskanal i mucosa-membranen (Solomon, 1983), hvorfor meget ubalancerede forhold mellem Fe og Zn i chymus kan påvirke optagelsen af elementerne.

b) Intracellulær interaktion (i tarmceller):

i) Fælles bindingsprotein i tarmcellerne mellem to eller flere elementer vil skabe konkurrence om deponering i cellen og dermed om eventuel videre transport over serosamembranen. F.eks.: Zink, kobber og kadmium har alle affinitet for det samme metalloprotein (metallotionein) i mucosacellerne. Ubalancerede doseringer af enten zink eller kobber kan således påvirke absorptionen af det andet element (Cousins, 1985).

ii) Konkurrence om fælles transportør eller integralprotein ved serosa-membranen.

Den transport, der sker gennem mucosacellernes receptorer, anses hovedsagelig for at være aktiv og dermed energikrævende. En passiv, ikke energikrævende optagelse af elementer foregår sideløbende, denne absorption foregår mellem tarmcellerne, de intercellulære rum.

Når ionerne har forceret den basale membran (serosa), må mineralet siges at være absorberet i – og tilgængeligt for organismen. Transporten i blodet fra tarmvæv til lever og andre organer foregår ofte bundet til proteiner (Cu, Zn til albumin, Fe til transferrin, Zn til α_2-macroglobulin, etc.).

12.13 Mucosablokering

Som det fremgår, bindes en del elementer til proteiner *inde i* mucosacellerne. For en del elementers vedkommende er disse specifikke proteiner kendte (Fe apoferritin; Cu og Zn metallotionein). Bindingen kan være af en meget fast karakter og meget vedholdende, således at mineralet faktisk ikke kommer selve organismens funktioner til gode. For jern er forholdet så udpræget, at man decideret taler om en mucosablokering ("mucosal block"). Tarmcellerne har desuden en ret begrænset levetid, hvilket bevirker, at relativt store mængder mineral-protein kompleks afstødes med de udtjente tarmceller.

12.14 Regulering af organismens beholdning af mineral - homeostase

For visse mineralers vedkommende er niveauet i organismen underlagt en vis regulering, kaldet *homeostasen*. Homeostasen er

det sæt mekanismer, der tilstræber at opretholde et optimalt, funktionelt niveau af de pågældende elementer. Et markant punkt, hvorved mineralernes fysiologi afviger fra de fleste andre næringsstoffers, er, at absorptionen i fordøjelsessystemet indgår i denne regulering af den indre beholdning.

Homeostasereguleringen har for de forskellige mineraler forskellige virkefelter. I visse tilfælde opererer reguleringen både på optagelses/absorptionsniveau såvel som på ekskretionsniveau. Operationsfelterne kan være tarmoptagelsen, den endogene udskillelse via galdeblære, sekretion fra tarmvæv, deponering og mobilisering fra depoter samt reabsorption fra nyrerne. Reguleringen overvåges af receptorer, og signalerne mellem receptorer og målorganer udføres bl.a. af hormoner (D-vitamin, PTH, calcitonin etc.).

Nedenstående er eksempler på organer, der deltager i den homeostatiske regulering af mineraler:

Tarmvævet er særdeles aktivt i den homeostatiske regulering af flere metaller, idet netop tarmcellernes apoproteiner regulerer den videre absorption i organismen (mucosablokering). Kalcium, jern, zink og kobber er eksempler på metaller, der helt eller delvist er reguleret på tarmniveau.

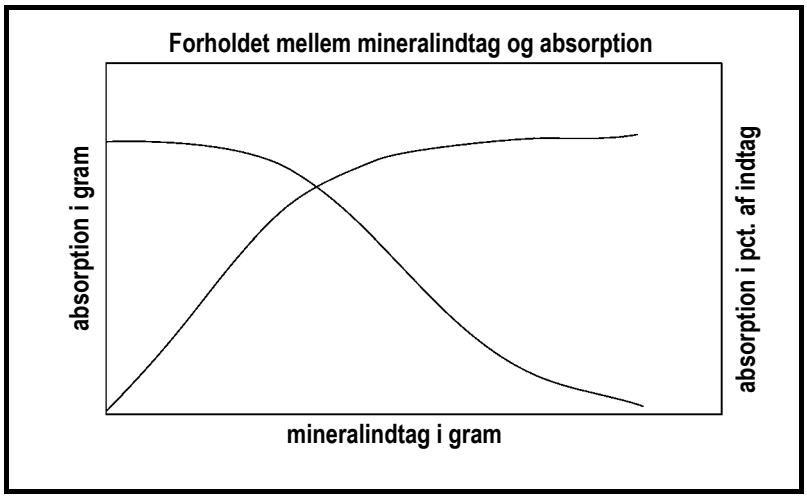
Galdesekretionen fungerer sekundært som en væsentlig regulator af organismens kobber- og manganniveau, da væsentlige mængder kan udskilles ad denne vej.

Knoglerne fungerer som reservoir for Ca-homeostasen, idet kalcium kan deponeres i knoglerne ved overskud af kalcium i organismen og senere resorberes, når mangelsituation opstår i blodbane og muskelvæv.

Leveren fungerer tilsvarende som aktivt intermediært depot for bl.a. Cu, Mn og Zn.

Reabsorption af kalcium fra den primære urin er et led i Ca-homeostasen, ligesom ekskretion af de fleste elementer via urinen er del af den indre regulering.

En skematisk fremstilling af tarmreguleringens mekanisme er angivet i Figur 12.3.



Figur 12.3 *Skematisk fremstilling af et element, hvis absorption er reguleret på tarmniveau. Den absolutte absorption (venstre akse) er stigende med stigende dagligt indtag af elementet, fordi den passive optagelse til stadighed fungerer, selvom den aktive absorption gennem mucosacellerne er koblet fra. Den fraktionelle (procentuelle) absorption (højre akse), dvs. optagelsen i forhold til indtaget, falder imidlertid med øget indtag.*

Optagelsen af elementer fra tarmen kan således variere fra få procent af den indtagne mængde (ved høj indre status af det pågældende element) til 60-80 procent af den indtagne mængde ved deciderede mangelsituationer.

Ikke alle mineraler er dog reguleret på tarmniveau. Optagelsen af elementer som fosfor, kalium, natrium, klorid og molybdæn synes ikke at være reguleret. En "luksusoptagelse" af disse elementer korrigeres ved senere ekskretion over tarmvæv, spytkirtler eller nyrer.

12.15 Kropsreserver og deponering

Som angivet, kan der for visse essentielle elementer være reservebeholdninger eller depoter i organismen. For at opfylde kriterierne for et depot må det være en forudsætning, at det pågældende element kan mobiliseres, når en mangelsituation i organismen indtræder. Knoglernes beholdning af kalcium opfylder fuldt ud dette kriterium, idet netop blodets indhold af ioniseret kalcium styrer og udløser indbygning af kalcium i knoglemassen og mobilisering af kalcium fra knoglemassen (Capen & Rosol, 1989). Jern- og kobberdepoter i leveren fungerer på lignende vis som regulerbare depoter (Smith, 1997; Keen & Graham, 1989; Cousins, 1985).

Der er meget store mængder fosfat og magnesium indlejret i knoglemassen, men der er til dato ikke beskrevet separate mekanismer, der regulerer en mobilisering af hverken fosfor eller magnesium fra knoglerne. Knogleomsætningen styres af *kalcium*homeostasen, fosfat og magnesium frigøres fra knoglematriksen, når *kalcium*stofskiftet dikterer dette – ikke når fosfor eller magnesium er i underskud i organismen. Dette betyder, at fosfor- og magnesium- "depoterne" ikke er under direkte kontrol af fosfor eller magnesium, og de har følgelig ikke funktion som anvendelige depoter. Lignende forhold er gældende for de betydelige aflejringer af zink i knoglerne.

Elektrolytterne natrium, kalium og klorid indgår i væskefasen alle steder i organismen, kvantitativt i meget betydelige mængder. Der er imidlertid ikke depoter for disse elektrolytter i kroppen – ressourcer der kan mobiliseres i mangelsituationer. En konsekvens af dette er, at akut stop eller drastisk fald i tilførslen af elektrolytterne ret hurtigt vil få følger for dyret, fordi der ikke kan mobiliseres reserver. For natriums vedkommende vil dyret reabsorbere fra vomindholdet (der ret beset er uden for dyrets organisme), hvilket resulterer i dårligere vommiljø (osmotisk balance etc.) med nedsat fordøjelse af foderet til følge.

Om dyret kan modstå kortere eller længere perioder uden forsyning med specifikke elementer i foderet er afhængigt af, om tabet (ekskretionen) af det pågældende element kan reduceres (kontrolleres), samt om det pågældende element findes i kropsdepoter, der kan mobiliseres. Mangelsymptomer vil følgelig indtræde hurtigt, hvis elementerne ikke er deponeret, eller først efter længere perioders afsavn, hvis dyret kan klare sig ved at tære på reserverne. Symptomer på underforsyning af elementer kan være meget uspecifikke, se under de respektive elementer.

12.16 De essentielle elementer

Kalcium (Ca)

Funktion i organismen

Kalcium er livsnødvendigt for organismen og indgår i meget store mængder, idet ca. 1 % af kropsvægten udgøres af kalcium. 99 % af kroppens kalcium er indlejret i skelettet, overvejende som mineralet hydroxyapatit [$Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$]. Skelettet har en struktu-

rel funktion i kroppen som fæste for muskler og organer, men har tillige en meget betydningsfuld rolle som depot for kalcium.

Ud over den meget synlige funktion i skelettet indgår kalcium i talrige andre funktioner: kalciumioner overfører impulser mellem nervecellernes synapser; kalciumioner udløser muskelkontraktioner og afspændinger, herunder hjertets funktion; kalcium er en essentiel bestanddel af blodets koaguleringsmekanisme. Kalciumioner medvirker i cellernes interne signalering (Carofoli, 1991), og anses i visse tilfælde for at mediere immunresponset (Nonnecke et al., 1993). Herudover har kalciumioner betydning som aktivator og stabilisator af talrige enzymer.

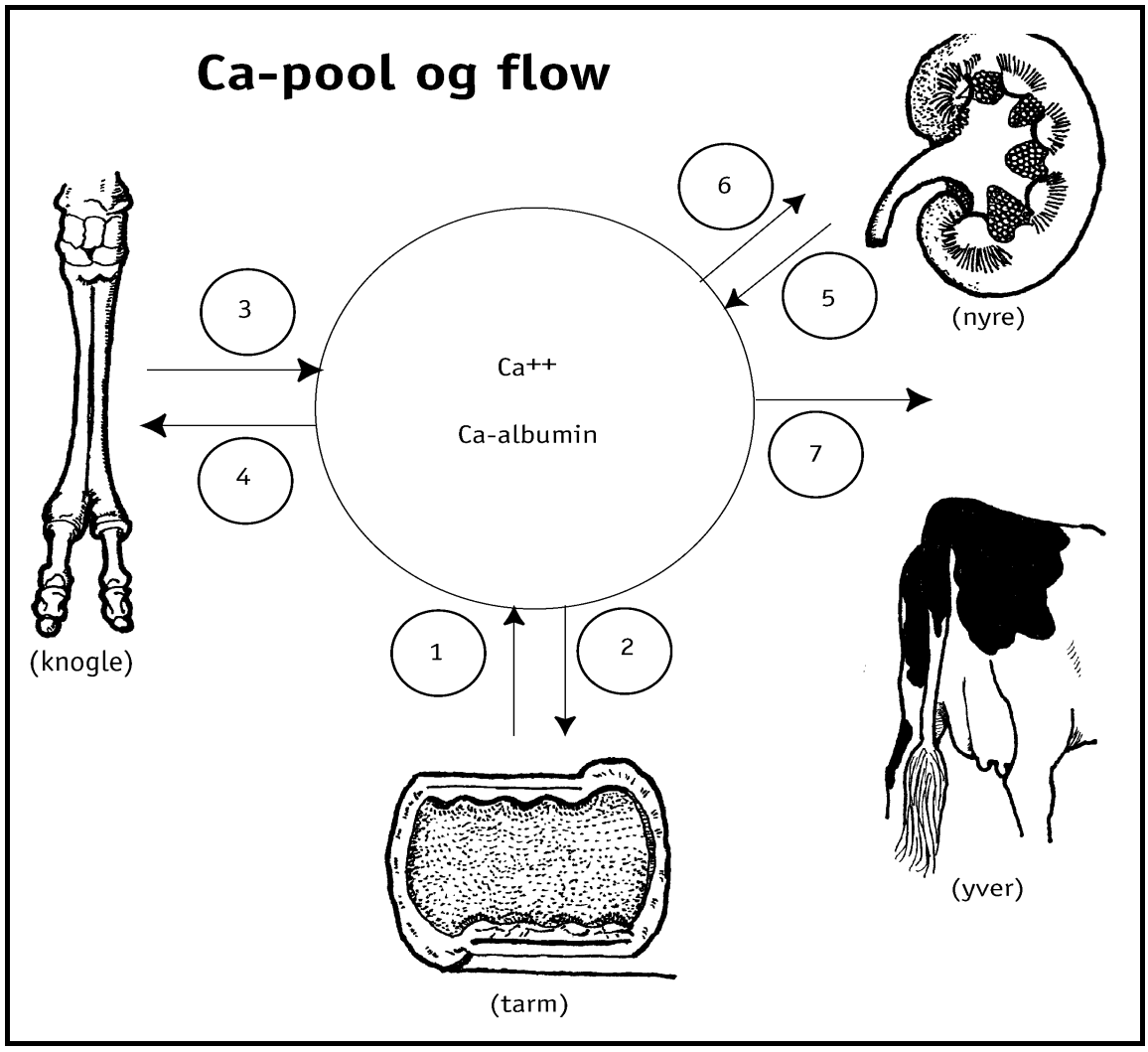
Omsætning og regulering

Kalciums store betydning for kroppens funktion er understreget ved det faktum, at elementet hører til de mineraler, der er underlagt regulering, dvs. mekanismer der skal sikre et permanent funktionsniveau. Regulering af den aktive kalciumabsorption i tarmen er den altafgørende faktor i kalciumbalancen. Andre faktorer som f.eks. endogen sekretion af kalcium i tarmsystemet er relativt ubetydelig (16 mg Ca/kg levendevægt; ARC, 1980), ligesom udskillelsen i urin er ret lav i forhold til den totale omsætning (0,2-1,0 g/d; Reinhardt et al., 1988) og relativt konstant.

Blodets kalciumniveau er reguleret inden for et meget snævert interval omkring 2,50 mmol/liter (plasma, svarer til 100 mg pr. liter). Afvigelser herfra udløser reguleringsmekanismerne. Cirka halvdelen af blodplasmaets kalciumindhold forefindes som frit ioniseret kalcium, mens resten er fastere bundet til proteiner, fosfat etc. Totalt indeholder det cirkulerende blodplasma i størrelsesordenen 4-5 g kalcium (600 kg's ko).

Følgende tre hormoner er de primært involverede i kalciumreguleringen:

Paratyroideahormon (PTH) secerneret fra biskjoldbruskkirtlen; calcitonin secerneret fra C-cellerne i skjoldbruskkirtlen samt steroidhormonet 1,25-dihydroxyvitamin D ($1,25\text{-}(OH)_2D$) produceret i nyrerne. PTH har en generelt mobiliserende funktion med hensyn til tilgængeligt kalcium i blodbanen. Et fald i blodkalcium medfører en øget udskillelse af PTH, hvilket inden for få minutter vil øge nyrernes reabsorption af kalcium fra nyrefiltratet (Horst et al., 1997). PTH vil ydermere stimulere dannelsen af aktivt vitamin D ($1,25(OH)_2D$) i nyrerne ud fra forstadier. Dette øgede niveau af $1,25(OH)_2D$ bevirker en stimulation af den aktive transport af kalcium over tarmepitelet via et specifikt bindingsprotein (CaBP). Desuden øges kalciumfrigørelsen fra knoglerne, dels via frigivelse af let mobiliserbart kalcium i knoglernes porevolumen, dels via en øget resorption fra det mineraliserede knoglevæv (Capen & Rosol, 1989). Calcitoninhormonet har en bevarende funktion i organismen, dvs. forestår indbygning af Ca i knogler samt nedsætter absorption fra tarmvævet (antagonistisk effekt til PTH).



Figur 12.4 *Niveauet af det cirkulerende kalcium i organismen er reguleret inden for meget snævre grænser. Mange mekanismer er virksomme i denne regulering, dels mobiliserende processer (1, 3 og 5) dels mekanismer, der nedsætter koncentrationen i blod- og vævsvæske (2, 4, 6 og 7). 1) absorption af Ca fra tarmsystemet 2) endogen sekretion til tarmindholdet 3) mobilisering fra knoglestrukturen 4) deponering af Ca i knoglevævet 5) re-absorption fra den primære urin i nyrerne 6) ekskretion af Ca via urinen 7) sekretion af kalcium i mælken. Størrelsen af kalciumbevægelserne afhænger af dyrets fysiologiske status og foderets tilgængelige mængde kalcium.*

Kalciumomsætningen omkring kælvning

I goldperioden er koens kalciumbehov til vedligehold og fostervækst relativt lavt, dvs. i størrelsesordenen 30-40 g/dag (brutto) (Håndbog i Kvæghold, 1999). De hyppigst anvendte goldkorationer indeholder dog ofte betydeligt mere, hvorfor en stor del af koens kalciumbehov dækkes ved passiv absorption af kalcium fra tarmkanalen (Horst et al., 1994). Dette bevirker, at de førnævnte mobiliserende reguleringsmekanismer styret af PTH er relativt inaktive i disse situationer (Ramberg, 1984).

Den begyndende mælkeproduktion udfordrer kroppens Ca-omsætning markant. Ved kælvning vil en kolostrumproduktion på 10 liter bevirke et kalciumtab på ca. 23 g Ca i løbet af en enkelt malkning (Horst et al., 1997), idet råmælken er specielt rig på kal-

cium. Dette relativt pludselige og store træk af kalcium fra blodet søges erstattet via øget kalciumabsorption fra tarmen samt øget knogleresorption. Processerne kræver således en hurtig opskalering af kalciumhomeostase-mekanismerne. En sådan forøget mobilisering er imidlertid tidskrævende. En signifikant stigning i kalcium absorptionskapaciteten fra tarmkanalen skønnes at kræve 24 timers forudgående $1,25(OH)_2D$ stimulation, mens en signifikant øget knogleresorption kræver ca. 48 timers PTH-stimulation.

Generelt er mælkeproduktionen den største enkeltfaktor i kalciumstofskiftet, idet 1 liter mælk ca. indeholder 1,0-1,2 g kalcium, dvs. den daglige mælkeproduktion kan unddrage koen op til 50 g Ca. (netto).

Knogleomsætningen
Alt tyder på, at det er netop Ca-homeostasen, der styrer knoglemineraliseringen og -omsætningen. Knogleopbygning og -nedbrydning er cykliske, fortløbende processer gennem hele koens liv. Specielt hastigheden af den cykliske omsætning og forholdet mellem aflejring og resorption af knoglemateriale er væsentlige faktorer i kalciumhomeostasen og i størrelsen af knoglemassen. Det antages, at 10-20 % af knoglemassen kan mobiliseres ved kælvning og tidlig laktation, hvis knoglerne har været fuldt mineraliserede umiddelbart før kælvning. Fuld (gen-)mineralisering af knogler til næste kælvningsperiode skal tilsvarende finde sted i senlaktation, hvor mælkeproduktionen er aftagende og kalciumbalancen atter positiv.

Mangelsymptomer
Symptomer på akut kalciummangel, som indtræder ved mælkefeber (hypokalcæmi), er nedsat appetit, nedstemthed, nedsat overfladetemperatur (reduceret blodcirkulation i de perifere væv), muskelsitringer, nedsat vommotorik, nedsat "hjertelyd" (systolisk tryk) koen "går ned", overgår til koma og dør slutteligt, hvis behandling ikke er sat ind (se kapitel 12, bind 2).

Mælkefebersyndromet omkring kælvning er dybest set ikke en decideret kalciummangel pga. svigtende Ca-beholdninger eller Ca-absorption fra tarm. Mælkefeber er en akut tilstand, der skyldes manglende acceleration af den interne kalciummobilisering fra knoglevæv samt svigtende opskalering af Ca-absorption fra tarm under en presset situation (mælkedannelse).

Vedvarende negativ kalciumbalance vil medføre nedsat knoglemasse pga. øget knogleresorption samt en reduceret mineralisering af knoglerne. Forholdet mellem kalcium og fosfor i knoglerne forandres ikke væsentligt, da begge elementerne indgår i knoglemineralet i et relativt fast indbyrdes forhold. Ikke alle knogler angribes ensartet ved Ca-manglen: Porøse knogler som ribben, ryghvirvler osv. resorberes kraftigst, mens rørknoglerne synes mere resistente over for resorptionen. Fremskredet, langvarig kalciummangel kan manifestere sig ved nedgang i mælkeydelsen (Becker et al., 1953).

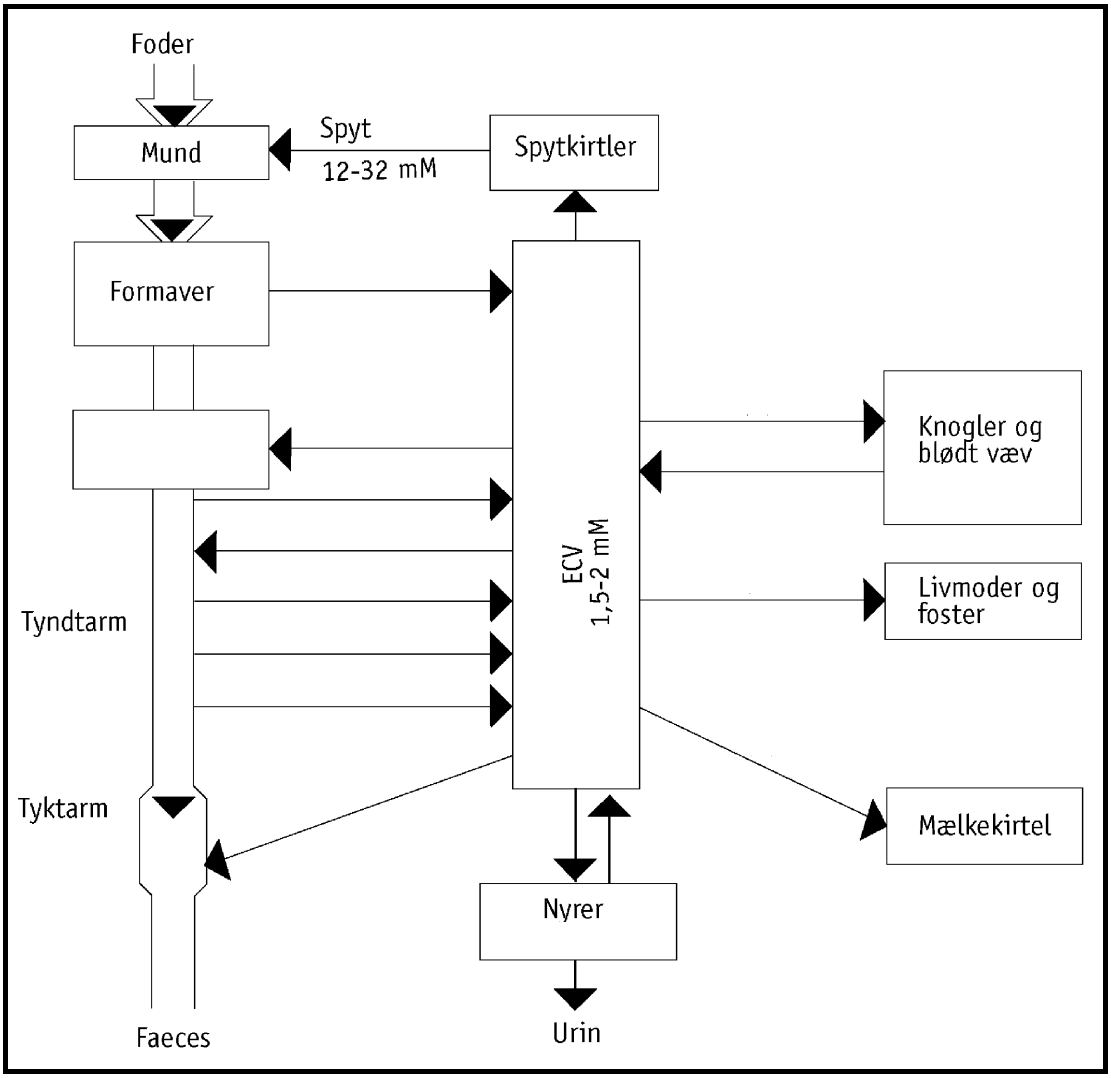
Diagnostik af kalciumstatus
Akut kalciummangel diagnosticeres ved de ovennævnte symptomer. Da kalcium i organismen er underlagt regulering, hvor blodniveauet er prioriteret meget højt, er blodkalcium en uovertruffen indikator på status. Total kalcium i plasma er i "raske dyr" 2,20-2,80 mmol/l, mens niveauer mellem ca. 2,0-1,5 mmol/l må siges at være marginale og niveauer under 1,5 mmol/l kritiske hypokalcemiske. Ioniseret kalcium i blodet kan også benyttes som statusparameter, den ioniserede fraktion udgør ca. 45-50 % af blodets totalkalcium og er i ligevægt med denne (Larsen et al., 2001).

Fosfor (P)

Funktion i organismen

Fosfor har en lang række funktioner i dyr. En primær rolle er som byggesten i skelet og tænder, hvor 80-85 % af kvægets P-pulje findes. Men P er også involveret i cellernes energiomsætning via ATP, cellernes membransystemer (fosfolipider), i kroppens buffersystemer (fosfat) og som byggesten i DNA og RNA.

Fordøjelsen og omsætningen af P hos drøvtyggere afviger betydeligt fra fordøjelsen og omsætningen af P hos svin og andre enmavede dyr. Nogle af de væsentligste faktorer er: a) fytinsyrebundet P kan i stort omfang hydrolyseres og frigives i formaverne; b) den mikrobielle omsætning af foderet i formaverne medfører, at en væsentligt del af den fosfor, der er tilført formaverne, vil være indbygget i mikrobielt fosfolipid, RNA og DNA, inden det når tyndtarmen; c) der er hos kvæg en betydelig recirkulering af fosfat til fordøjelseskanalen via spytsekretionen, hvilket bl.a. medfører, at kvæg på en normal grovfoderrig ration hovedsageligt udskiller overskydende P via fæces (Bravo et al., 1998), samt at den fraktion af fosforen, der absorberes fra tyndtarmen, er relativt højere end hos enmavede (Breves et al., 1995).



Figur 12.5 *Skematisk oversigt over fosforfordeling og -strømme i en drøvtygger.*

En betydelig del af forskningen vedrørende P-fordøjelse og -omsætning hos drøvtyggere er udført på får eller geder. Derfor anvendes betegnelsen "drøvtyggere" ofte i teksten frem for betegnelsen "kvæg".

Omsætning og absorption i mave-tarmkanalen

Hos drøvtyggere står spytkirtlerne for den væsentligste del af den endogene sekretion af fosfat, som hos kvæg andrager mellem 30 og 90 g P pr. dag. Fosfor findes i spyt hovedsageligt som opløst fosfat, der er umiddelbart tilgængeligt. P-koncentrationen i spyt fra kvæg er imellem 370 og 1000 mg/liter (12-32 mM), hvilket er betydeligt højere end fosforniveauet i blodplasma. Fosforsekretionen med spyttet påvirkes af mængden af spyt og dermed specielt af tygning og drøvtygning, af blodgennemstrømningen i spytkirtlerne og hermed af blodets fosforindhold og formentlig af hormonelle faktorer. Spytkirtlernes fosfatsekretion spiller en betydelig rolle for drøvtyggernes samlede P-omsætning og -balance, men den hormonelle regulering af denne sekretion samt sekretionsmekanismen er endnu ikke klarlagt (Breves & Schröder, 1991).

Formaverne tilføres dagligt betydelige mængder fosfor fra såvel foder som spyt. Tilførslen af fosfor fra foderet kan antages at udgøre ca. 50 % af den samlede tilførsel af fosfor til formaverne under normale fodringsforhold. Under fodringsforhold, hvor der er en stor andel af strukturfoder i rationen eller ved en lav foderoptagelse, vil spyttet ofte udgøre langt den væsentligste P-kilde for formaverne. Fosfat er vigtig for ernæring og vækst af formavernes mikrobielle population (Yano et al., 1991), som kræver en fosfatkoncentration i vomvæsken på mellem 0,7 og 2,6 mM (Breves & Schröder, 1991) eller minimum 5 g pr. kg fordøjeligt organisk stof (Komisarczuk-Bony & Durand, 1991). Underforsyning af mikroorganismerne nedsætter omsætningen af foder i formaverne og dermed fordøjeligheden af organisk stof og foderoptagelsen.

Tilgængeligheden af fosfor er den andel af foderets fosfor, som bringes i opløsning under fordøjelsesprocessen. Tilgængeligheden af P i formaverne afhænger af en række faktorer og varierer betydeligt mellem fodermidlerne. I frø og korn oplagres P i form af fytat (inositolfosfat), som ofte vil udgøre hovedparten af den fosfor, der tilføres med foderet. Tilgængeligheden af P i foder af vegetabilsk oprindelse vil således afhænge af fordøjeligheden af den organiske matrix, som P-forbindelserne indgår i samt af tilstedeværelsen af enzymet fytase. Mikroorganismerne i formaverne producerer enzymet fytase, og forsøg med malkekøer indikerer, at mere end 90 % af den fytinsyrebundne P kan frigøres i mave-tarmkanalen (Clark et al., 1986; Morse et al., 1992). Beskyttelse af kraftfodermidler mod nedbrydning i vommen ved hjælp af f.eks. varme- eller formaldehydbehandling beskytter dog også foderets fytatindhold mod hydrolyse (Bravo et al., 2000; Park et al., 2000; Sehested & Weisbjerg, 2001).

Der er enighed om, at drøvtyggere ligesom enmavede dyr absorberer den største mængde fosfor i tyndtarmen; imidlertid kan fosfor også absorberes i formaverne. Omfanget, mekanismen og regulering af P-absorptionen i formaverne er dog endnu ikke klarlagt, men resultater fra forsøg med kalve indikerer, at bladmaven er i stand til at absorbere 10-40 % af den P, som passerer organet (Edrise & Smith, 1986; Breves & Schröder, 1991; Khorasani & Armstrong, 1992; Breves et al., 1995).

Fordøjeligheden afhænger af en række faktorer som tilgængeligheden af P fra foderkilderne, opløseligheden af P i tarmlumen samt af absorptionseffektiviteten. Opløse-

ligheden af P i tarmlumen påvirkes f.eks. af faktorer som ionstyrke, pH og kalciumkoncentration. Det lave pH-niveau i løben vil øge opløseligheden af de mineralske P-forbindelser, og det er vist, at P kan passere løbens epitel, men den kvantitative betydning heraf er uklar (Breves et al., 1995).

Absorptionen af P hos drøvtyggere er tilsyneladende en aktiv proces i hele tyndtarmen og den proximale del af colon (Breves et al., 1995). Der indgår formentlig to transportmekanismer i absorptionen, dels en Na^+-afhængig og dels en H^+-afhængig. Som hos enmavede dyr sker der en fodringsinduceret adaptation af P-absorptionen hos drøvtyggere, således at absorptionseffektiviteten øges, når dyret underforsynes med P, og reduceres når P-forsyningen øges (Scott et al., 1985). Signalmekanismen involverer tilsyneladende ikke vitamin D ($1,25(OH)_2D_3$) som hos enmavede, og det er endnu ikke klarlagt, hvordan absorptionseffektiviteten reguleres hos drøvtyggere (Breves et al., 1995).

Intermediær omsætning

P-puljen i skelettet er hovedsageligt bundet i hydroxyapatit, der sammen med kollagen danner strukturen i knoglerne. Kroppens øvrige fosfor findes i tænder og andre væv samt opløst i kropsvæskerne. P-behovet til vedligehold, vækst, foster- og mælkeproduktion hos kvæg kan findes i AFRC (1991), NRC (2001) og Danske fodernormer til kvæg (1999). På baggrund af det ret faste forhold mellem Ca og P i hydroxyapatit har det i en årrække været antaget, at forholdet mellem Ca og P i foderet er af stor betydning for en god udnyttelse af begge stoffer. Nyere forsøgsresultater har imidlertid foranlediget AFRC (1991) og NCR (2001) til at konkludere, at det er unødvendigt og misvisende at anføre grænser for foderets Ca:P-forhold, i stedet bør de separate behov for Ca og P opfyldes.

Udskillelsen af P i mælk er ca. 0,9 g/liter, hvoraf ca. 20 % er organisk bundet i kasein, ca. 40 % findes som uorganisk P i kaseinmicellerne, og ca. 40 % findes som opløst uorganisk P (Edelsten, 1988).

Fosforniveauet i blodet reguleres hovedsageligt via P-sekretionen i spytkirtlerne (Bravo et al., 1998), og niveauet kan variere som følge af fodrings-, produktions- og stofskiftemæssige ændringer. Niveauet i plasma hos kvæg er normalt i intervallet 1,5-2 mM, og niveauer under 1,2 mM kan være tegn på fosformangel (Kincaid, 1988; NRC, 2001). Hos enmavede dyr er nyrerne det vigtigste sted for regulering af blodets P-niveau og P-homeostasen, mens denne funktion hos drøvtyggere i vid udstrækning varetages af spytkirtlerne (Scott et al., 1985; Breves & Schröder, 1991; Bravo et al., 1998). Nyrerne hos drøvtyggere udskiller kun betydelige mængder P, når P-niveauet i plasma bliver relativt højt, hvilket typisk sker ved reduceret spytsekretion, f.eks. når foderrationen er fattig på struktur (Yano et al., 1991; Bravo et al., 1998). Når spytsekretionen ikke er hæmmet, sker udskillelsen af overskydende fosfor hos drøvtyggere således hovedsageligt via fæces. (Scott et al., 1985; Breves & Schröder, 1991; Bravo et al., 1998). AFRC (1991) anfører, at den obligatoriske P-udskillelse i urinen er kvantitativt ubetydelig.

Mangelsymptomer

Fosformangel medfører uspecifikke symptomer, som ofte er konfunderede med symptomer, der opstår ved for lav energioptagelse (Kincaid 1988). I et hollandsk forsøg med højtydende malkekøer over 2 laktationer (Valk & Sebek, 1999) medførte en 33 %'s reduktion af P i foderet i forhold til normen en reduceret tørstofoptagelse, -fald i mælkeydelse og vægttab, hvorimod reproduktionen ikke blev påvirket. Det reducerede P-ni-

veau svarede i dette forsøg til 2,4 g P pr. kg fodertørstof. I mere ekstreme tilfælde påvirkes yderligere knogler og tænder, reproduktion og anormal ædeadfærd kan observeres (Kincaid, 1988).

Magnesium (Mg)

Funktion i organismen

Magnesium indgår i skelettet i betydelige mængder, idet magnesium er knyttet til apatitkrystallernes (mineraldelens) overflader. Magnesium er det, kvantitativt set, næsthyppigste element inden i organismens celler (næst efter kalium), og magnesium er en essentiel del af ekstracellulærvæskerne i kroppen (blodplasma og interstitiel væske).

Magnesiums funktioner i organismen er tilsvarende talrige. Magnesium er essentiel for proteinsyntesen, idet Mg virker på aggregering af ribosomerne, på transskriptionen af *messenger* RNA på 70 S ribosomer samt syntese, struktur og omdannelse af DNA (Shils, 1984). Magnesium er co-faktor for et meget stort antal enzymer, hvorfor elementet indgår på forskellige niveauer i omsætningen af kulhydrater, fedtstoffer og proteiner. Specielt er magnesium aktivt ved overførsel af fosforgrupper mellem organiske forbindelser (fosfokinaser), dvs. organismens energiforsyning (ATP etc.). Magnesium spiller desuden en væsentlig rolle i neuromuskulær transmission, dvs. forbindelsen mellem nerveimpuls og muskler. I disse processer virker Mg undertiden synergistisk med kalcium i andre processer antagonistisk med kalcium.

Optagelse og udskillelse

Magnesium kan hos drøvtyggere tilsyneladende optages i både vom, bladmave og tynd- og tyktarm. Specielt bladmave synes at have kvantitativt stor betydning for den totale Mg-optagelse i kvæg (i modsætning til får)(cf Aaes, 1986) på grund af dette afsnits relativt store fraktionelle overflade. Optagelsen i vommen foregår ved to aktive transportprocesser mod en elektrokemisk gradient (Dua & Care, 1995; Martens, 1983). Absorptionen i vomafsnittene kan hæmmes betydeligt af kalium, der bl.a. ændrer potentialeforskellene over epitelet (Martens & Blume, 1986). Vom-pH påvirker ligeledes Mg-optagelsen i formaverne, blandt andet fordi Mg er klart mere opløselig ved lave pH-værdier (f.eks. 6) end ved svagt alkaliske tilstande (f.eks. 7,2). pH-forholdene kan influere på mange forhold i vommen (udfældning etc.) således, at pH ikke kan betragtes isoleret (Aaes, 1986). Ammoniumionen har også en effekt på magnesiumoptagelsen i vomafsnittene, dels alene, dels i kombination med kaliumkoncentrationen og pH-forholdene, idet ammoniumionen og kaliumionen konkurrerer med magnesiumionen ved optagelsen over vomepitelet. I praksis vil et hurtigt foderskift fra halm og kraftfoder til græs- eller græsprodukter nærmest uundgåeligt hæve vom-pH samt ammoniumkoncentrationen i vommiljøet, begge effekter er stærkt knyttet til tilfælde af hypomagnesi og græstetani (Underwood & Suttle, 1999) (se kapitel 12, bind 2). En vis absorption af magnesium kan også finde sted fra tyndtarm og eventuelt fra tyktarmen, men processerne anses for at være relativt ineffektive hos drøvtyggere i sammenligning med enmavede dyr (Underwood & Suttle, 1999). Omvendt er en sekretion af magnesium fra tarmen konstateret i ileum-fistulerede får (Ben-Ghedalia et al., 1975), således at en vis regulering af det indre magnesiumniveau eventuelt kan finde sted ad denne kanal.

En decideret homeostatisk regulering af magnesiumoptagelse er ikke beskrevet. Tilsyneladende er den cirkulerende mængde i blodet i en vis ligevægt med optagelse fra tarmsystem, muskelvæv etc. samt en markant ekskretion via urin og eventuelt en vis ekskretion via fæces. Spyttet, der er relativt

rigt på magnesium, recirkulerer en del magnesium til vom og tarmafsnit. En vis deponering i knoglerne indgår formentlig også i reguleringen af kroppens tilgængelige magnesium.

En del magnesium udskilles via mælk, idet mælk indeholder ca. 0,12 g Mg pr. liter (0,05-0,24 g/l; Renner, 1974).

Mangelsituationer
Nettomagnesiumbehovet i dyrene er relativt ubetydeligt, og de fleste foderkomponenter (plantemateriale) indeholder tilstrækkeligt af elementet til at forsyne behovet i alle situationer. Når mangelsituationer alligevel opstår, er det pga. svigtende optagelse i vom- og bladmave forårsaget af vekselvirkninger fra andre foderkomponenter samt miljøet (ammoniumion, K^+, pH). Mangel kan opstå i mælkeproducerende kvæg, men kødkvæg, der hovedsageligt ernæres på grovfoder, kan også være udsat. Ældre dyr synes mere disponeret for mangel, muligvis pga. en noget reduceret knogleomsætning (saml. mælkefeber).

Langvarig magnesiumunderskud (hypomagnesemia) viser sig ved lidt diffuse symptomer som nedsat produktion, appetitløshed og eventuelt reduceret cellulosenedbrydning i vommen (McDowell, 1992). Mere akutte, kraftige tilfælde fremtræder ved appetitløshed, nedstemthed, stiv gangart, vaklende gang, muskelsitringer og kramper (græstetani). Dyret går herefter eventuelt i koma, hvis behandling ikke indledes. Hele forløbet af synlige symptomer spænder over et tidsrum på f.eks. 8-10 timer, og lidelsen er dødelig, hvis ikke en behandling sættes ind.

Forgiftninger
Egentlige forgiftninger eller *toxicosis* er kun sparsomt beskrevet for kvæg og ville i givet fald være en konsekvens af fejldosering af mineraltilskud. Diarre kan optræde ved indtag over ca. 0,5 % af rationens vægt, ligesom nyresten er rapporteret i overforsynede kalve (Petersson et al., 1988).

Måling af magnesiumstatus
Selvom magnesium er essentiel i et meget stort antal enzymer, benyttes dette ikke som indikator på en magnesiumstatus. Måling af (total) magnesium i blod er p.t. den eneste anvendte målestok for dyrets status. Niveauer under ca. 0,5 mmol/l anses for at være stærkt kritisk (udløsende tetani), mens niveauer mellem 0,5 og 0,7 anses for subkliniske niveauer. Som diagnostisk redskab benyttes i øvrigt de symptomer, der er nævnt under afsnittet om mangelsituationer bistået af supplement med magnesium og undersøgelse af effekt heraf.

Natrium (Na), kalium (K) og klor (Cl)

Funktion i organismen
Natrium, kalium og klor forefindes i relativt store mængder i organismen. Natrium udgør således ca. 0,12 % mens kalium udgør ca. 0,3 % af kropsvægten. En del natrium er bundet i knoglerne, men langt hovedparten findes opløst i kropsvæskerne, dels intracellulært, men hovedsageligt uden for cellerne, dvs. ekstracellulært. Blodplasma indeholder således omkring 140 mmol Na og 100 mmol Cl pr. liter, hvilket samlet er ca. 7 g natriumklorid (NaCl) pr. liter. Kalium er relativt sparsomt repræsenteret i plasmaet (4,3 mmol/l), men kalium er kvantitativt dominerende inden i cellerne (100-160 mmol/l).

Natrium, kalium og klor forefindes hovedsagelig som opløste ioner, og funktionen i organismen har mest karakter af elektrolytter, der varetager opretholdelse af organismens væskebalance i cellerne og i kropsvæskerne mellem cellerne, dvs. organismens osmotiske balance. Cirka én tredjedel af kropsvæsken er ekstracellulær, mens ca. to tredjedele befinder sig inden i cellerne. Det

osmotiske tryk er ens inden i cellerne og i de omgivende væsker, men forskellen i opløsningernes sammensætning af ioner forårsager en konstant diffusion af ioner over cellemembranerne. Aktiv udpumpning af natrium fra cellerne og "indpumpning" af kalium fra ekstracellulærvæsken varetages af "Na-K-pumper" i cellemembranerne, transporten er aktiv, dvs. koster energi i form af ATP.

Kalium, natrium og klorid er alle involveret i organismens syre-basebalance, idet Na- og K-ionerne let substituerer for syreækvivalenter (protoner, H^+), og klorid er afbalanceret med bl.a. hydrogenkarbonationen (HCO_3^-).

Na/K-pumpens forskydninger af natrium og kalium opretholder det elektriske potentiale, der er basis i nerveimpulser og muskelkontraktioner, herunder funktionen af hjertet. Klorid indgår i løbens saltsyreproduktion.

Kaliumioner er også essentielle som aktivatorer i et stort antal enzymer (co-faktor) i bl.a. kulhydratomsætningen, i proteinsyntesen og i processer, der overfører energi.

Optagelse i tarmsystemet
Natrium, kalium og klorid optages let over vomepitelet og i det øvrige tarmsystem. Optagelsen i tarmen er for natriums vedkommende delvist koblet til glukose og aminosyrer. For kaliums vedkommende er flere aktive transportmekanismer i tarmepitel beskrevet. Desuden foregår en stor del af optagelsen over tarmvævet som udveksling mellem henholdsvis H^+ på den ene side og Na^+ og K^+ på den anden og tilsvarende for hydrogenkarbonat, HCO_3^- og Cl^-, hvorfor optagelsen af elektrolytterne også kan få konsekvenser for dyrets syre-basebalance. En meget betydelig del af elektrolytterne, der passerer vom og tarmvæv, er recirkuleret fra spyt, mave- og tarmsekreter.

Udskillelse
Organismen indeholder ikke egentlige depoter for natrium, kalium og klor, hvorfor overskud i indtagelse af elementerne udskilles inden for kort tid.

Natrium, kalium og klorid udskilles hovedsageligt via urinen som salte. Elementerne filtreres fra blodet i nyrerne til primærurinen, og reabsorptionen af stofferne til blodet reguleres. En mindre del kan udskilles med gødningen efter sekretion i tyktarmen. Sved indeholder betydelige mængder af de pågældende elektrolytter. Hos drøvtyggere er den dominerende kation i sved kalium pga. det forholdsmæssige større indtag (Bell, 1995).

Mælk indeholder ca. 0,2-0,9 g Na, 1,0-2,0 g K og 0,6-1,8 g klorid pr. liter (Renner, 1974). Mælk er derfor en kvantitativ betydelig kilde til tab af disse elementer.

Mangelsituationer
Kalium-, natrium- og kloridmangel kan forekomme i kølvandet på voldsomme og langvarige diarreanfald eller ekstremt stor svedproduktion i perioder med stort forbrug af elektrolytterne (mælkeproduktion). Dyr, der mangler salte (elektrolytter), vil ofte virke opsøgende, slikke pelsen på andre dyr, jord, træværk, bygninger etc. (pica).

Deciderede mangelsymptomer er ret uspecifikke og omfatter bl.a. appetitløshed, dårlig trivsel, nedsat vækst eller vægttab.

Måling af elektrolytstatus
Der findes ikke lette, pålidelige metoder til fastsættelse af dyrenes status vedrørende natrium, kalium og klorid. Som i andre tilsvarende tvivlstilfælde kan en supplering af de nævnte elementer med en påfølgende obser-

vation af dyrenes adfærd og fremtoning være den mest hensigtsmæssige praksis.

Blodplasmaniveauet af elementerne har været anvendt som indikator på status, men metoden synes ikke entydig; blodets indhold prioriteres tilsyneladende højt i forhold til dyrets generelle status. Forholdet mellem natrium og kalium i spyttet har været foreslået som parameter, men der hersker nogen usikkerhed om grænserne for og tolkningen af dette. Lav udskillelse i urin (i forhold til kreatinin) kan indicere lav status af elektrolytter (Karn & Clanton, 1977).

Svovl (S)

Funktion i organismen
Svovl indgår i organismen i meget store mængder og er nærværende "alle steder". Svovl indgår dels som bestanddel af strukturelle væv som muskler, bindevæv, brusk og knogler, desuden indgår svovl i strukturen af alle enzymer. Herudover har svovl en funktion, der mere har karakter af elektrolyt, dvs. indgår i organismens væskebalance og -regulering.

Svovl er en essentiel bestanddel af aminosyrerne metionin og cystein, derfor indgår S alle steder, hvor proteiner er repræsenteret. S indgår i aminosyrernes –SH grupper, der i proteinstrukturer danner svovlbindinger mellem proteinkæder, desuden er –SH grupper i enzymer meget ofte netop de aktive områder, hvor de katalytiske reaktioner sker. En gruppe proteiner (tioneiner), der besidder mange –SH grupper, har beskyttende funktion i organismen over for en række tungmetaller og virker som selen-transportør. S indgår i forbindelsen chondroitin sulfat, der er en bestanddel af brusk, desuden indgår S i kulhydratet heparin, der har antikoagulerende virkning i blod og væv. B-vitaminerne tiamin og biotin er S-holdige.

Optagelse i tarmsystemet
Aminosyren metionin (der indeholder S) kan kun syntetiseres af visse bakterier og planter, optagelse af denne aminosyre er derfor en livsnødvendighed for pattedyr. Metioninen, der absorberes i tyndtarmen, kan enten hidrøre fra selve foderets sammensætning eller være syntetiseret i vommen af de tilstedeværende mikroorganismer, idet metionin også indgår i det mikrobielle protein. De forskellige populationer af mikroorganismer kan udnytte organisk bundet S, men uorganisk S som sulfat (SO_4^{--}) eller sulfid (S^{--}) kan også inkorporeres i cellemassen.

Optagelse af metionin er en væsentlig kilde til organismens S-forsyning idet –SH gruppen i metionin kan overføres til andre forbindelser eller oxideres til sulfat (SO_4^{--}), der eventuelt herefter kan inkorporeres i andre forbindelser. Uorganiske svovlforbindelser kan dog også optages og udnyttes af dyr. Optagelsen af sulfat i tarmsystemet angives delvist at være aktiv (Underwood & Suttle, 1999). Det redox-potentiale, der er fremherskende i vommen, favoriserer dog dannelsen af sulfid (SO_4^{--} reduceres til S^{--}).

Meget betydelige interaktioner kan finde sted i vommen mellem svovl, molybdæn og kobber. Optagelsen af elementerne kan herved reduceres betydeligt. Fænomenet er omtalt under kobber.

Udskillelse
Der er ikke deciderede depoter for svovl i organismen, hvilket formentligt hænger sammen med, at hovedfunktionen for svovl er forbundet med metionin, der er essentiel og ikke kan produceres i dyret. En vis redistribution af metionin menes dog at finde sted ved lokale mangelsituationer. Overskud af S udskilles let via urinen som sulfat og medvirker i denne henseende i organismens

syre-basebalance, se afsnittet vedrørende CAB-forhold.

Relativt store mængder svovl udskilles med mælken som protein, der indeholder aminosyrerne metionin og cystein (ca. 284 mg S pr. liter, Paul & Southgate, 1978) og i mindre omfang taurine og som sulfat. Gennemsnitligt indeholder mælken 0,3 g S pr. liter, kolostrum lidt mere (Flynn & Paul, 1985).

Mangelsituationer
Decideret S-mangel i organismen kan næppe erkendes, mens en utilstrækkelig forsyning af den essentielle aminosyre metionin og cystein vil have alvorlige følger for alle livsytringer og produktionsforhold.

Væksten af mikroorganismerne i vommen og hermed den proteinsyntese, der foregår, vil imidlertid være afhængig af et vist niveau af svovl i vomindholdet. Både N og S kan være begrænsende faktorer for væksten af mikroorganismerne, derfor er et "optimalt" forhold i foderet mellem disse elementer defineret ud fra det faktiske indhold i mikroorganismer (S:N = 1:15 (vægtbasis), ARC, 1980). Rationer, der er uharmoniske, hvad angår N og S, kan i praksis være rationer lave i renprotein, suppleret med urea (lavt S-indhold, højt N-indhold).

Forgiftninger
Svovlindtaget kan i ekstreme situationer medføre forgiftningstilfælde. Symptomerne hidrører formentlig fra dannelsen af sulfid i vommen i et omfang, der overstiger proteinsyntesen, og den efterfølgende optagelse af dette i tarmsystemet. Sulfid angives at have ødelæggende effekt på centralnervesystemet (Cummings et al., 1995) samt nedsættende virkning på vommotorik.

Zink (Zn)

Funktion i organismen
Zinkionen er essentiel talrige steder i organismen. Funktionen af mere end 200 enzymer er direkte afhængige af tilstedeværelsen af zink dels ved, at zinkionen stabiliserer enzymet i en rumlig (aktiv) konfiguration, dels ved at ionen direkte aktiverer de aktive grupper i enzymet. Blandt de enzymer, der er zinkafhængige, kan nævnes: kulsyreanhydrase (i erytrocytter, CO_2-transport), alkalisk fosfatase (fraspalter fosfatgrupper fra organiske P- forbindelser), alkohol dehydrogenase (omdannelse af alkoholer, herunder vitamin A), carboxypeptidase A og B (fordøjelsesenzymer fra bugspytkirtel) og ZnCu-superoxid dismutase. (beskytter mod oxidative frie radikaler).

Zinkionen forbindes med reproduktive forhold, herunder spermatogenese, og udvikling af primære og sekundære kønskarakterer. Bugspytkirtlens produktion og sekretion af hormonet insulin er zinkafhængig.

Zink har effekt på dyrets immunkompetence i relation til hormonproduktion i skjoldbruskkirtel (thymus); desuden til lymfocyt funktion; antistof relateret, cellemedieret cytotoksicitet; immunologisk udvikling; neutrofil funktion og lymfokin produktion (Hambidge et al., 1986).

Zinkioner stabiliserer proteiner associeret til DNA-strengene ("zinc-fingers") og påvirker således transskription af proteiner og replikation af cellens kromosommateriale (Chesters, 1992).

Optagelse og transport
Absorptionen af zink er reguleret på tarmniveau. Optagelsen i tarmcellerne foregår for-

mentlig både passivt og aktivt. Et protein inden i tarmcellerne (metallotionein) regulerer, om elementet transporteres videre ind i organismen eller bindes i tarmcellen for eventuelt senere at udstødes med fæces.

Zink transporteres i portåreblodet bundet til proteinerne albumin og α_2-makroglobulin, senere indgår metallotioneiner i den videre distribution af ionerne i et samspil med glukokortikoider og cytokiner (Cousins, 1996). I blodet er zink overvejende bundet i de røde blodlegemer (kulsyreanhydrase og superoxide dismutase).

Udskillelse og deponering
Zink udskilles hovedsageligt via tarmsystemet dvs. med fæces. Sekreter fra mave, bugspytkirtel, galde samt tarmvæsker bidrager alle; bugspyt er kvantitativt væsentligst. En lille mængde zink udskilles med urinen, denne fraktion reflekterer delvist det totale Zn-indtag.

Mælkeproduktionen bortfører relativt store mængder zink fra organismen, i gennemsnit ca. 3,5 mg/kg mælk. Variationen kan være stor, og indholdet er stærkt faldende fra start af laktationen (kolostrum) til senere i laktationsperioden.

Zink er fordelt ud over hele organismen, men decideret lagring i væv er ikke åbenbar. Funktionelle, fysiologisk aktive væv indeholder elementet, mens fedtvæv kun i meget begrænset omfang indeholder zink. Muskler indeholder et ret konstant niveau af zink, der ikke kan påvirkes til yderligere deponering. Lever og knogler kan i en vis udstrækning påvirkes til at oplagre en begrænset mængde zink; knoglernes depot kan dog næppe mobiliseres i mangelsituationer. En del af leverens zinkindhold kan mobiliseres i mangelsituationer.

Mangelsituationer
Zinkmangel er karakteriseret ved nedsat appetit, stor spytsekretion, nedsat vækst, "dårlig trivsel", hudlæsioner, lokalt tab af pels og nedsat fertilitet (specielt hos hanner). En del af symptomerne kan givetvis betragtes som følger af nedsat foderindtag.

Fortykket og hærdet hud med revnedannelser er en del af symptomerne, der optræder ved Zn-mangel (parakeratose), hos kalve ofte på ører, hals, testikler og bagben; hos køer oftest på bagben og patter. Huden heler dårligt i zinkdeficiente dyr.

Indikationer og diagnose på zinkstatus
Situationer med alvorlig zinkmangel kan diagnosticeres ved hjælp af ovenstående kliniske og patologiske observationer. Metoder til bestemmelse af tidlige, subkliniske situationer er mere mangelfulde. Indholdet i blodplasma er den mest anvendte parameter; niveauer mellem 6-9 μmol/l rapporteres at være forbundet med alvorlige kliniske mangelsymptomer (Spais & Papasteriadis, 1974), mens niveauer mellem 9-12 μmol/l må rubriceres som subkliniske til kritiske; normalniveauet er ca. 12-18 μmol/l plasma. Aktiviteten af enzymet alkalisk fosfatase (et zinkafhængigt enzym) anvendes undertiden som indikator, men den diagnostiske værdi er sikrest ved udpræget zinkmangel. Andre blodparametre har været forsøgt, ligesom analyser af knogler, lever og hår har været anvendt, sidstnævnte giver dog for upålidelige resultater.

Forgiftninger
Forgiftninger kendes kun i forbindelse med ufornuftig omgang med koncentrerede zinkkilder (mineraler) eller lokale miljøforureninger, f.eks. via emissioner fra nærliggende galvaniseringsanstalter. De fleste dyr tåler relativt store doser, således påvirkede 1000

mg Zn pr. kg foder ikke køer gennem en laktation, mens 2000 mg/kg reducerede foderoptagelse og mælkeydelse (Miller et al., 1989), disse niveauer er ca. 30-100 gange indholdet i almindeligt foder. Symptomer på forgiftning er diarre, "dysenteri-lignende" anfald, subkutane ødemer, gulsot, lammelser i bagkrop og endelig døden (Radostis et al., 1997).

Kobber (Cu)

Funktion i organismen

Kobber indgår som co-faktor for enzymer bl.a. i cellernes energiproduktion, knogledannelse, hjerteudviklingen, dannelse af bindevæv, dannelse af myelinskeder i nervevæv, dannelse af keratin (horn og hår) og dannelse af pigmenter i pelsen. Kobberioner indgår i et meget stort antal enzymer, herunder cytokromoxidase, lysyl oxidase, superoxid dismutase, dopamine-β-hydroxylase og tyrosinase, der fungerer på alle niveauer i organismen. Antallet af beskrevne enzymer, hvori kobber indgår, overgås kun af antallet af enzymer, hvori elementet zink indgår.

Kobber indgår i proteinet caeruloplasmin, der ud over at være transportør i kroppen er nødvendig for jernomsætningen (ferroxidase), idet enzymet hjælper med til inkorporering af jernionen i hæmoglobin i de røde blodlegemer.

Kobber har i de senere år fået en del opmærksomhed i forbindelse med produktionsdyrenes reproduktionsegenskaber, immunsystem samt fedtstofskiftet, uden at det dog direkte kan relateres til dyrenes daglige indtag af kobber.

Optagelse og transport

Absorption af kobber i tarmsystemet angives at foregå dels ved aktive processer gennem mucosacellerne, dels ved passiv diffusion mellem tarmcellerne (Bronner & Yost, 1985). Det er formentlig de øvre regioner af tyndtarmsystemet, der er det aktive område i optagelsen, som det er for enmavede dyr. Før fravænning er den relative optagelse af fødens kobberindhold stor, i mange tilfælde over 50 %. Efter at drøvtyggerfunktionen sætter ind, falder den fraktionelle optagelse af kobber drastisk (< 10 %). Årsagen er formentlig det meget reducerede miljø i vommen. De fra foderet fraspaltede kobberioner bindes til sulfid, og tungtopløseligt CuS dannes.

Der kan opstå et komplekst forhold mellem kobber, molybdæn (Mo) og svovl (S) i vommen og i tarmsystemet som helhed. I fordøjelsessystemet drejer det sig formentlig om kobbermolybdænsulfid ($CuMoS_4$), idet molybdæn let bindes til sulfid, hvorefter forbindelsen fælder ud med kobberioner. MoS_4^{2-}-ionen er desuden meget let optagelig i tarmsystemet. Ionen kan således også påvirke udnyttelsen af kobber *inden i* organismen ved at binde kobber til ikke-funktionelle komplekser, der efterfølgende udskilles. Problemstillingen er behandlet af Underwood & Suttle (1999).

Jernioner kan også udøve en vis hæmning af kobberoptagelsen, muligvis også i kompleksforbindelse med sulfid (Bremner, 1987).

Cu bindes i tarmcellerne midlertidigt til et apoprotein, metallotionein, der delvist regulerer den videre transport over den basale membran til portåreblodet. Denne mekanisme er en af de væsentligste i den homeostatiske regulering af kobber. I portåreblodet transporteres Cu hovedsageligt bundet til albumin og eventuelt enkelte, specifikke aminosyrer. I levervævet bindes kobberionen til proteinet caeruloplasmin, der herefter transporterer kobber ud i organismen.

Udskillelse og deponering
Et eventuelt overskud i kobberabsorptionen deponeres i leveren bundet i proteinerne cuprein (i mitokondrierne) og metallotionein i cytoplasmaet. Kobber mobiliseres fra leveren i form af caeruloplasmin, der cirkulerer i blodet (udgør ca. 90 % af blodets totale mængde af kobber). En egentlig ekskretion af kobber sker via galdegangen, der udtømmes i tyndtarmen. Mindre (relativt konstante) mængder Cu udskilles med urinen (obligatorisk tab). En mindre mængde kobber secerneres med mælken, idet indholdet i denne er 0,1-0,6 mg pr. liter.

Mangelsituationer
Alvorlig, langvarig kobbermangel kan resultere i anæmi, dvs. for lav produktion af røde blodlegemer samt læsioner i hjertet (degeneration af myokardiet) med døden til følge ("the falling disease"). Mindre udprægede mangelsituationer kan give deformationer i knoglevæv og i dannelsen af bindevæv med en abnorm gangart til følge. En af de symptomer, der viser sig tidligst i kvæg, er affarvning af hårlaget (acromotrichia). Specielt omkring øjnene ("briller"). Pelsen kan ved kobbermangel virke tynd, strid og "vokset" (utriveligt udseende). Kobbermangel kan desuden forårsage diarre.

Indikationer og diagnose på kobberstatus
Fastsættelse af kobberstatus kan typisk være opbygget af 3 trin: Diagnostisk vurdering, biokemiske undersøgelser (klinisk kemi) samt undersøgelse af effekten af supplement med kobber. Serum- eller plasmaindholdet af kobber bestemt ved total analyse er en hyppigt anvendt parameter, ligesom indholdet i fuldblod har været brugt (Suttle, 1993). Mængden eller aktiviteten af caeruloplasmin anses generelt for en god og anvendelig indikator på status. Superoxiddismutase i erytrocytterne (ESOD) viser et mere moderat, lineært fald ved Cu-mangel (i modsætning til et eksponentielt fald for plasma-Cu, Suttle & McMurray, 1983). ESOD er ligefrem korreleret til erytrocytternes indhold af kobber (Artingthon et al., 1996), hvorfor dette indhold lige så godt kan anvendes.

Forgiftninger
Kobberforgiftninger er ikke almindelige i kvæg efter fravænning, og tilfælde kan oftest forbindes med deciderede forureninger fra kemisk industri etc. Før fravænning er kalve noget følsomme, specielt overfor visse kobberberigede mælkeerstatninger (Shand & Lewis, 1957).

Jern (Fe)

Forekomst og funktion i organismen
Jern er det "mikromineral", der indgår i størst mængde i organismen, idet kroppen som helhed ca. indeholder 60-70 ppm Fe, dvs. en ko indeholder i størrelsesordenen 20-30 g Fe. Elementet hører til "overgangsmetallerne", der kan skifte mellem flere, mere eller mindre stabile oxidationstrin (Fe^{2+}, Fe^{3+} osv.). Disse egenskaber gør, at Fe er involveret i elektronoverførsler overalt i organismen, herunder dannelsen af de allestedsnærværende energirige ATP-molekyler ud fra reducerede energiækvivalenter (NADH etc.). Processerne foregår i "respirationskæden" i cellernes mitokondrier, de involverede elektron"carriere" er bl.a. de såkaldte cytokromer; processen reducerer ultimativt det frie oxygen, der er optaget i lungerne og omdanner det til vand.

Jern indgår i de røde blodlegemers hæmoglobin, ca. 60 % af organismens Fe er bundet på denne måde, tilsvarende er en mindre mængde bundet i musklernes myoglobin. Hæmoglobin transporterer atmosfærisk oxygen (oxyhæmoglobin) fra lunger til musklerne (vævene), hvor ilten afgives til myoglobin pga. dette stofs større affinitet for ilt. Hæmoglobinet transporterer kuldioxid (carboxyhæmoglobin) fra vævene til lunger-

ne, hvor det frigøres pga. et lavere partieltryk.

Et stort antal enzymer behøver Fe i deres omsætning: katalase og peroxidase, der beskytter mod peroxid dannelser (oxidative radikaler), enzymerne der indgår i tri-carboxylsyre cyklus (Krebs' cyklus) er alle Fe-enzymer etc.

Optagelse og transport
Jern optages primært i tyndtarmen. Optagelsen er underlagt meget streng regulering; organismens Fe-homeostase er altovervejende baseret på denne tarmregulering. Den kontrollerede optagelse af jern skal formentlig ses som organismens beskyttelse mod et "oxidativt-reaktivt" element, der kan forårsage problemer i vævene i for store doser. I situationer, hvor kroppen er i underskud for jern, kan den fraktionelle absorption af foderets Fe være 60-70 %, mens absorptionen i perioder med tilpas forsyning kan være minimal, f.eks. 2-5 % af indholdet.

Fe^{2+} er opløselig ved den surhedsgrad, der hersker i duodenum og øvre del af tyndtarmen, mens Fe^{3+} ved pH > 2 fælder ud som komplekse, uopløselige hydroxider (Umbreit et al., 1998).

Fe optages hovedsageligt i mucosacellerne på reduceret form (Fe^{2+}), dvs. tarmindholdets oxidations-reduktionsforhold er væsentlige for absorptionen. Visse antioxidanter vides da også at fremme optagelsen af jern i enmavede dyr. Imidlertid tyder nyere undersøgelser på, at Fe^{3+} ved lav pH (løben) kan bindes til mucin, der gelerer jernet og medierer optagelsen over mucosamembranens transportører (integriner) (Uchida, 1995). Proteinet mobilferrin fungerer efter optagelsen i mucosacellerne som transportør for jern i tarmcellerne (Smit, 1997; Umbreit et al., 1998). I mucosacellerne bindes Fe^{2+} til et protein (apoferritin) under dannelsen af ferritin. Fe^{2+} videreleveres eventuelt til blodbanen efter passage af serosa-membranen (oxidation til Fe^{3+}), eller ferritinet deponeres i celleindholdet, hvorefter det eventuelt afstødes til tarmlumen med hele cellen (mucosablokering!). I blodet transporteres Fe^{3+} bundet til transferrin. Transferrin er den forbindelse, der regulerer og forsyner vævene med Fe. Hovedparten af elementet anvendes til syntese af nyt hæmoglobin i knoglemarven (erythropoesis). De jernioner, der frigives under stofomsætningen, samles op af transferrin og genanvendes i vid udstrækning (Liebold & Guo, 1992).

Et surt miljø samt visse aminosyrer og andre organiske syrer har været nævnt som "fremmere" af jernoptagelse i tarmsystemet. Større mængder kobber, mangan eller zink kan eventuelt hæmme optagelsen af jern pga. en fælles optagelsesmekanisme i tarmepitelet. Store mængder fosfor i foderet kan eventuelt forårsage en udfældelse af jernfosfater i tarmindholdet (tungtopløselige) og dermed hæmme Fe-optagelsen.

Deponering og udskillelse
Jern oplagres primært som ferritin og hæmosiderin i vævene, hovedsageligt i leveren. Ferritin er et globulin-protein, der indeholder op mod 20 % Fe. Hæmosiderin er et granulært protein-jern kompleks, der indeholder ca. 35 % Fe. Depoternes indhold af jern står i forbindelse med blodets indhold. Mobiliseringen af jern fra depoterne er bl.a. afhængig af det kobberholdige protein caeruloplasmin (ferroxidase I).

En decideret ekskretionsrute eksisterer ikke for jern, og dyrenes muligheder for ekskretion er begrænset (Kreutzer & Kirchgessner, 1991). En vis mængde jern mistes i den generelle omsætning trods en udpræget genanvendelse af stoffet. En del mistes med afstødte celler (hud etc.), en del tabes ved eventuelle blødninger. Tabet af jern via urin

er minimalt. Ekskretion af jern foregår via galden til tarmsystemet, hvorfra en vis fraktion eventuelt genabsorberes.

Mælk er relativt fattig på jern og indeholder ca. 0,3-0,6 mg Fe pr. liter.

Mangelsituationer
Decideret jernmangel i voksne drøvtyggere hører absolut til sjældenhederne. Foderet indeholder oftest tilstrækkeligt med jern, redox-forholdene i tarmsystemet favoriserer optagelsen af jern, og selv en meget betydelig mælkeproduktion tapper ikke organismen væsentligt for jern pga. det lave Fe-indhold i mælken. Enkelte tilfælde af jernmangel er dog konstateret i forbindelse med kraftige angreb af parasitter (McDowell, 1992) og dermed blodtab.

Afkommets jerndepoter efter fødslen er begrænsede. Præ-ruminante kalve kan derfor udvikle anæmi, hvis de (kunstigt) holdes på meget jernfattige foderemner såsom mælk i længere perioder.

Indikationer og diagnose på jernstatus
Blodets hæmoglobinindhold er en indikator på fremskredet jernmangel: Størrelsen af de røde blodlegemer aftager, indholdet af hæmoglobin i cellerne falder og den totale hæmoglobinmængde i blodet falder, når jernlagrene er udtømte. Koncentrationen af totalt jern i plasma eller serum, mængden af transferrin eller den procentdel af transferrinmolekylet, der er mættet med Fe (mætningsgraden), er mere følsomme indikatorer for begyndende mangel. Bedste indikator på jernstatus må siges at være direkte måling af jernlagrene (leverens indhold), men dette kræver invasive indgreb.

Forgiftninger
Frie jernioner er stærkt giftige for cellerne (cytotoksiske), fordi redox-potentialet er så højt, og frie oxidative radikaler følgelig kan dannes. Processerne vil forårsage peroxidative skader på lipider bl.a. i membraner. Overskud af jern i cellerne vil virke stærkt toksisk. Jern er imidlertid altid "beskyttet" under transport og deponering ved at være bundet til protein. Den homeostatiske regulering af jernoptagelsen hindrer desuden selve tilstedeværelsen af store mængder jern i cellerne. De fleste dyr tolererer således meget høje niveauer i foderet uden problemer med overdosering eller deciderede forgiftninger. Kvæg angives således at kunne tolerere 1000 mg Fe pr. kg foder tørstof uden symptomer på overdosering (NRC 1980). Fejldoseringer med kurative injektioner i unge tyre med organiske Fe-forbindelser har i visse tilfælde givet akut leversvigt med døden til følge (Holter et al., 1990).

Molybdæn (Mo)

Forekomst og funktion i organismen
Molybdæn er et essentielt element, der indgår i dyrenes stofomsætning i ekstremt små mængder; en ko indeholder skønsmæssigt i alt 50 mg Mo. Elementet vides at være nødvendigt for mindst tre forskellige enzymer, således xanthin dehydrogenase, aldehyd oxidase og sulfit oxidase. Xanthin dehydrogenase medierer nedbrydningen af purinerne adenin og guanin (fra DNA) til urinsyre; aldehyd oxidase omsætter aldehyder, og sulfit oxidase oxiderer sulfit til sulfat under nedbrydningen af de svovlholdige aminosyrer før ekskretion i urinen (Johnson, 1980).

Optagelse og transport
Optagelsen af molybdænionen er nøje knyttet sammen med tilstedeværelsen af sulfid og kobber (se afsnittet om kobber). I præruminante kalve menes optagelsen at foregå i abomasum (Miller et al., 1972), men optagelsen i det udviklede, drøvtyggende dyr foregår i tyndtarmen, formentlig ved en aktiv, medieret proces, der eventuelt er fælles

med sulfatoptagelsen (Mason & Cardin, 1977).

Absorberet Mo transporteres i blodplasmaet som fri ion.

Deponering og udskillelse
En vis deponering af molybdæn finder sted i form af molybdopterin eller bundet i enzymerne xanthin dehydrogenase, aldehyd oxidase og sulfit oxidase (Underwood & Suttle, 1999). Udskillelse menes hovedsageligt at foregå via urinen, men en betydelig del kan også udskilles i mælken, der indeholder 5-150 µg pr. liter (Renner, 1974).

Mangel og Mo-statusparametre
Der er ikke med sikkerhed konstateret molybdænmangel i græssende kvæg. Enkelte rapporter nævner dog positiv effekt af Mo på mikrofloraens omsætning af cellulose (Ellis et al., 1958; Shariff et al., 1990) eller evne til at omdanne nitrit til nitrat i vommen (Geurink et al., 1982). Egentlige, værdifulde måleparametre for dyrenes Mo-status findes ikke.

Forgiftninger
Egentlige forgiftningssymptomer ved overindtag af molybdæn kan være diarre (Radostis et al., 1997), men et stort indtag af molybdæn vil vise sig som *sekundær hypocupræmi* (kobbermangel), fordi molybdæn effektivt hæmmer Cu-optagelsen i tarmsystemet.

Kobolt (Co)

Funktion i organismen
Totalt indeholder en ko skønsmæssigt 10-15 mg elementært kobolt.

Kobolt vides kun med sikkerhed at være essentielt i B_{12}-vitaminet, cyanocobalamin. Forbindelsen syntetiseres kun af visse alger og bakterier, hvorfor dyr nødvendigvis må forsynes udefra med denne forbindelse (et vitamin!). Enmavede dyr er afhængige af forsyning med føden – udviklede drøvtyggere kan klare sig med uorganisk kobolt, der herefter inkorporeres i cobalaminmolekylet af vommens mikroorganismer.

Vitamin B_{12} er en essentiel del af adskillige enzymsystemer, der udfører meget basale funktioner i stofomsætningen. Cobalamin optræder i to former, der er aktive som cofaktorer: adenosylcobalamin og metylcobalamin. Cyanocobalamin omdannes i de enkelte celler til enten metylcobalamin, et coenzym, der assisterer ved overførsler af metylgrupper mellem metabolitter (metyltransferase), eller adenosylcobalamin, et coenzym der assisterer enzymer, der omdanner metabolitter (mutaser).

Vitamin-B_{12} er involveret i dannelsen af røde blodlegemer (erythropoiesis) samt i dannelsen og opretholdelsen af nerveskeder (myelinceller, fosfatidyletanolamine). Cobalamin indgår desuden i omsætningen af folinsyre, vitamin B_9 (Grusse & Watier, 1993).

I drøvtyggere er B_{12} (adenosylcobalamin) desuden ekstremt betydningsfuldt i kulhydratomsætningen og -homeostasen, idet forbindelsen assisterer ved glukoseproduktionen fra propionat, nærmere betegnet dannelse af succinat fra propionat (Keen & Graham, 1989).

Optagelse, transport og deponering
B_{12} optages formentlig i tolvfingertarm og øvre tyndtarm. En del faktorer (hjælpestoffer) er nødvendige for optagelsen, heraf er nogle ”endogene”, mens andre forsynes via foderet. En del forudsætninger er nødvendige i optagelsen: Før optagelse skal vitaminet frigøres enzymatisk fra tarmindholdets proteiner. Et glykoprotein skal frigøres fra mavevæggen (”intrinsisk faktor”) – dette protein medvirker i absorptionsprocessen. Trypsin og bikarbonat fra bugspyttet fremmer

desuden optagelsen. Galde medvirker muligvis også i absorptionen af B_{12}-molekylet ("releasing factor", Kanazawa et al., 1982).

Den relative mængde kobolt, der anvendes i vitaminsyntese og senere bliver optaget i dyret, er lav, men afhængig af dyrets status med hensyn til B_{12}-vitamin. Smit & Marston (1970) vurderer, at ca. 3-10 % af foderets kobolt inkorporeres i B_{12}-molekylet i vommen, heraf absorberes desuden kun en minimal fraktion. Den ringe udnyttelse af kobolt kædes sammen med vitaminets fastknyttede forbindelse til foderproteiner samt det faktum, at en stor del kobolt fastlåses i andre forbindelser end netop vitaminet (McDowell, 1992).

Transport og fordeling af cobalamin i blodet sker ved hjælp af plasmaproteiner, de såkaldte transcobalaminer (TC). B_{12} lagres formentligt ikke i væsentligt omfang, hvilket er på linie med andre vandopløselige vitaminer. Kobolt i leveren over et vist niveau kan også skyldes andre forbindelser end B_{12}, idet frie koboltioner eller andre koboltforbindelser må formodes at blive optaget i tarmsystemet.

En del B_{12} synes at recirkulere i den øvre tyndtarm; den væsentligste ekskretionsrute for kobolt synes at være via urin (Walker & Elliot, 1972). Mælk indeholder også betydelige mængder kobolt, 0,5-1,3 µg pr. liter (Underwood, 1971).

Mangelsymptomer og Co-statusparametre
Symptomer på koboltmangel hos drøvtyggere er udpræget appetitløshed, stagnerende vækst og vægttab. Mere fremskredne tegn er ekstrem mangel på appetit, blege slimhinder, henfald af muskulatur (marasmus), pica (opsøgning af ekstreme foderemner) og eventuelt alvorlig anæmi.

Milde former for Co-mangel er ikke mulige at skelne fra andre lignende mangelsituationer, der udløser "dårlig trivsel". En relativt ukompliceret metode til diagnosticering er at supplere med kobolt i foderet eller injicere B_{12}-vitamin præparater og herefter studere dyrets adfærd, appetit og vækst/produktion.

Bestemmelse af elementært kobolt i leveren eller endnu bedre leverens indhold af B_{12} er pålidelige metoder til bestemmelse af status (Suttle, 1995). Bestemmelser af cobalamin i blodplasma er tilsyneladende underlagt metodologiske problemer, delvist affødt af den stærke binding af vitaminet til transportproteiner (diskuteret af Underwood & Suttle, 1999). Analyse af B_{12} i mælk volder tilsyneladende færre problemer (Judson et al., 1997).

Metyl-malonylsyre (MMA) er et af de mellemprodukter i udnyttelsen af propionat, der ophobes i organismen ved mangel på cobalamin. MMA i urin har været anvendt som indikator for Co-status, men dette er ikke specifikt nok til formålet (Elliot et al., 1979), derimod synes MMA i plasma eller serum at være en tidlig og pålidelig indikator på Co-status i drøvtyggere (Price, 1991).

Kalve
Typisk udvikler vomfunktionen sig inden for de første 6-8 uger i kalvens liv, således at drøvtyggeren herefter kan forsyne sig med mikrofloraens B_{12}-produktion. Før den udviklede vomfunktion er kalven afhængig af B_{12}-vitamin tilført foderet. Det estimerede vitamin B_{12}-behov er i denne periode ca. 0,34-0,68 µg pr. kg kropsvægt (NCR, 1989). Mælk indeholder ca. 4,5 µg B_{12}-vitamin pr. liter (Cremin & Power, 1985) og vil i "normale situationer" kunne forsyne kalven, inden syntesen i vommen træder i kraft.

Forgiftninger
Egentlige toksiske effekter af overdosering med kobolt er sjældne, idet de fleste husdyr tolererer doser, der er mindst 100 gange større end "normalt niveau". Negative effekter af større, længerevarende overdoseringer af kobolt kan skyldes en antagonistisk effekt på jernabsorptionen (McDowell, 1992).

Mangan (Mn)

Funktion i organismen
Manganioner har funktioner som aktivatorer for enzymer mange steder i omsætningen af metabolitter samt opbygning af væv. Mangan indgår desuden i et antal deciderede metalloproteiner. Enzymer som arginase, pyruvat carboxylase og Mn-superoxide dismutase aktiveres primært af mangan, men ofte kan enzymerne aktiveres af andre metaller, typisk magnesium. Der eksisterer således meget få *specifikke* Mn-enzymer.

Mangan spiller en væsentlig rolle i dannelsen af den organiske matriks af knoglevæv, herunder er Mn aktivator for en gruppe enzymer, der danner de involverede muccopolysakkarider og glykoproteiner i bruskdannelsen. Mangan er involveret i blodkoageleringsmekanismen i forbindelse med vitamin K. Effekten beror sandsynligvis på en aktiverende virkning på enzymgruppen glykosyltransferaser, men den nøjagtige indplacering af mangan er ikke kendt (Underwood & Suttle, 1999).

Mangan sættes i forbindelse med almindelig reproduktionscyklus, idet manganmangel synes at inducere misfunktion i "de gule legemer" (corpus luteum) i ovarierne (Hidiroglou, 1975).

Mangan indgår i organismens forsvar mod let oxiderbare forbindelser. Superoxid dismutaser (SOD) er en gruppe enzymer, der beskytter cellerne mod "oxidativt stress", idet enzymerne omdanner det frie oxygen radikal O_2^-. Mangan indgår i mitokondriernes MnSOD, kobber-zink analoger, CuZn-SOD, synes dog i nogen grad at kunne erstatte MnSOD.

Optagelse og transport
Absorption af mangan foregår tilsyneladende i hele tyndtarmens længde (Keen & Zidenberg-Cherr, 1990). Optagelsen synes ikke at være underlagt en regulering. Den fraktionelle del af foderets mangan, der optages, har i en del undersøgelser vist sig at være meget beskeden. Abrams et al. (1977) fandt således en optagelse på ca. 1 procent af rationens Mn i kvæg. Den meget lave udnyttelse skal dog ses i lyset af, at indtaget af Mn i en normal ration oftest er mange gange større en "behovet" for mangan. Hos kalve rapporteres den tilsyneladende optagelse af mangan at være betydeligt større (Howes & Dyer, 1971; Carter et al., 1974).

Kalcium, fosfor og specielt større mængder jern i foderet har vist sig at hæmme manganoptagelsen; mekanismen bag denne hæmning kendes ikke (Gruden, 1987), men for jerns vedkommende er en fælles optagelsesmekanisme nærliggende at tænke sig pga. den store lighed mellem metallerne Fe og Mn.

Efter absorption transporteres manganioner enten frit i portåreblodet eller bundet til α_2-makroglobulin. I leveren "afkobles" mangan fra portåreblodet kvantitativt. Videre transport til væv uden for leveren foregår delvist bundet til transferrin-proteinet (Scheuhammer & Cherian, 1985).

Deponering og udskillelse
Mangan er fordelt over hele organismen, men i meget lave koncentrationer. Leveren, knoglerne og nyrerne er organer, der indeholder større koncentrationer af elementet. De nævnte organer deponerer således mangan, hvis optagelsen er meget stor. Om der

er tale om en reel, funktionel deponering eller rettere et svigt i reguleringen af mangan er uklart. Manganniveauet i organismen reguleres delvist ved udskillelse fra galde til tarmlumen. Minimale mængder mangan udskilles med urinen. Mælk indeholder ca. 50 µg Mn pr. liter (variationsbredde 5-370 µg; Renner, 1974), hvilket vil sige at en daglig mælkeproduktion indeholder ca. 1 % af koens totale pulje.

Mangelsymptomer og Mn-statusparametre
På verdensplan er der kun rapporteret om meget få deciderede fodringsbetingede manganmangler i kvæg. De fleste tilfælde, der er rapporteret, hidrører formentlig fra andre mangeltilstande, idet kvægfoder indeholder rigelige mængder mangan i forhold til optagelseskapaciteten og behovet i dyret. Symptomer på manganmangel er overvejende opnået under eksperimentelle forhold: Deforme knogledannelser, nedsat knoglestyrke, ophobning af kropsfedt og ataksi (dårlig koordinering af bevægelser). Spredte undersøgelser melder tillige om nedsat reproduktionsevne ved Mn-mangel. Kalve af Mn-deficitte mødre kan have opsvulmede knogleled, stivhed i leddene og "akavet bestilling", herunder forkortede humerusknogler (Rojas et al., 1965).

Egentlige, værdifulde parametre til fastsættelse af manganstatus mangler. Totalanalyser af mangan i fuldblod eller blodplasma anvendes undertiden og må anses for at være de p.t. bedste indikatorer. Analyse af leverens Mn-indhold er i nogen grad retningsgivende for status, men kræver udtagninger af repræsentative prøver fra levervæv. Undersøgelser af Mn-indholdet i pels er underlagt for mange fejlkilder i form af kontaminering fra omgivelserne samt varierende vækstha-stighed.

Forgiftninger
Mangan anses ikke for at være særligt toksisk. Afstanden mellem "naturligt" forekommende Mn-niveauer, rekommanderede niveauer og mængder, der kan fremkalde negative effekter, er desuden "milevid". Analyse af naturligt foder vil ofte vise niveauer, der er betydeligt under 100 mg pr. kg, heraf hidrører en væsentlig mængde ofte fra jordpartikler, der indeholder mangan på en ikke-tilgængelig form. Undersøgelser viser, at kreaturer uden appetitproblemer kan indtage foder med et indhold over 1000 mg Mn pr. kg. Deciderede negative effekter er nedsat jernstatus, formentlig på grund af en hæmning af jernoptagelsen i tarmen (Ho et al., 1984).

Jod (I)

Funktion i organismen
Jod er et grundstof, der er beslægtet med fluor, klor og brom. Den eneste essentielle funktion, der er beskrevet for jod i organismen, er dets rolle i dannelsen af hormonerne tyroxin (T_4) og trijodotyronine (T_3) i skjoldbruskkirtlen (tymus). Til gengæld har disse hormoner en "allestedsnærværende" effekt på udvikling og funktion af den dyriske organisme. Tyroidhormonerne påvirker det basale energistofskifte i cellernes mitokondrier, nemlig dannelsen af ATP og varmeproduktionen. Tyroidhormonerne regulerer Na-K-pumperne (Na^+-K^+-ATPase) i cellernes membraner og styrer hermed sammenlagt hele organismens energiomsætning.

T_3 stimulerer proteinsyntesen i cellerne (transskriptionen af mRNA) (Kaneko, 1989). Tyroidhormonerne influerer på udvikling af andre endokrine kirtler, herunder hypofyse og kønskirtler. Trijodotyronine stimulerer celledifferentiering, vækst og ud-

vikling af fosteret, herunder også udviklingen af hjernen. Hormonet påvirker dannelsen af overhud og hårlag. Mange andre processer og regulerende funktioner tillægges tyroidhormonerne.

Optagelse og transport
Jod forefindes oftest som uorganisk jodid (IO_3^-) i foderkomponenterne. Denne forbindelse optages effektivt i hele tarmsystemets længde. Undersøgelser tyder på, at 70-80 % af foderets I-indhold kan optages direkte fra vommen, mens yderligere ca. 10 % kan optages fra løben (abomasum; Barua et al., 1964; Miller et al., 1975). Jodid og jod og organiske I-forbindelser optages også villigt via overhud og specielt lungevæv. En vis recykling af jod synes at finde sted i tarmsystemet, specielt via secernering til abomasum.

Absorberet jod transporteres løst bundet til proteiner i plasmaet.

Deponering og udskillelse
Hovedparten af det cirkulerende jod opfanges af skjoldbruskkirtlen (thyroidea), hvor det inkorporeres i organiske forbindelser med aminosyren tyrosin (bl.a. T_3 og T_4). En betydelig del indbygges i tyroglobulin, et glykoprotein, der fungerer som det primære joddepot i skjoldbruskkirtlen. Betydelige mængder jod kan desuden findes i mælkekirtler, ovarier samt livmoderen (reproduktionshensyn) samt i hypofyse og spytkirtler (McDowell, 1992).

Den primære ekskretionsrute er urinen. Jodid passerer tilsyneladende frit over nyreepitelet, selv i situationer, hvor jodmangel er et faktum. Sved og mælkeproduktion bidrager også til et uundgåeligt tab af jod; mælk indeholder omkring 260 µg jod pr. liter (Dodd et al., 1975), men synes at være direkte afhængig af jodindtaget med foderet. Koncentrationen i kolostrum kan være mange gange højere (Lewis & Ralston, 1953) end senere mælk. Temperaturen kan påvirke jodoverførslen til mælken, Lengemann (1979) fandt meget højere niveauer i varme omgivelser kontra koldere. Hemken (1978) påviste en koncentrationsstigning gennem laktationsperioden og en vis ligefrem sammenhæng mellem mælkens jodindhold og koens laktationsnummer.

Goitrogene forbindelser
Forekomsten af goitrogene forbindelser i foderet er lige så væsentlige for dyrets forsyning med jod som selve foderets indhold af grundstoffet. Goitrogene forbindelser er forbindelser, der hæmmer dannelsen af de funktionelle tyroidhormoner T_3 og T_4. Hæmningen kan være placeret forskellige steder i forbindelsernes synteseveje, dvs. lige fra oxidationen af jodid til I_2 og til den endelige dannelse af det funktionelle hormon. Goitrogene forbindelser findes i foderkomponenter som kassava, kålplanter, sojabønner, bomuldsfrø, ærter, jordnødder etc. og omfatter kemisk set forskellige "aktive" stoffer, herunder cyanogene glykosider, tiocyanater eller disulfidforbindelser (se kapitel 5). Dyrets forsyning med elementet jod er således en balance mellem indtaget af jod og foderets indhold af goitrogene forbindelser.

Mangelsymptomer og jod-statusparametre
Jodmangel kan resultere i blinde, nøgne, svækkede eller endog døde kalve ved fødslen. Jodmangel kan hæmme udviklingen af hjernevævet i (lamme-) fostre (Potter et al., 1981). Jodmangel påvirker reproduktionscyklen i udvoksede dyr. Forstyrrelserne resulterer i bl.a. nedsat fertilitet, men også stop i fosterets vækst med efterfølgende resorption eller abort af fosteret. Mangel på jod nedsætter den hanlige *libido* foruden kvaliteten af sædceller.

Det alvorlige, fremskredne kliniske tegn på jodmangel er *goiter* – en stærkt forstørret

skjoldbruskkirtel. Kirtlen kan vokse uhæmmet ved alvorlig jodmangel, det absolutte og relative indhold af jod er dog reduceret stærkt i kirtlen.

Forskellige fraktioner af jodforbindelser i blodplasma har været benyttet som indikatorer på status, men anvendelige parametre er ikke opnået endnu.

T_4-hormonet i blodet kan analyseres relativt let, men niveauer af T_4 varierer med årstid, laktationsstadie, alder, parasittryk og andet (Underwood & Suttle, 1999), hvilket gør tolkninger vanskelige. Tolkning af T_3-niveauet i blodet lider af lignende svagheder.

Urinens indhold af jod afspejler indtaget med foderet. Metoden benyttes i human diagnosticering, men er ikke systematiseret for husdyr (McDowell, 1992). Mælkens indhold af jod har været anvendt som mål for dyrets status (Alderman & Stranks, 1967). Forfatterne foreslog, at niveauer under 25 µg pr. liter mælk er suboptimale.

Forgiftninger
Kvæg er ikke særligt udsat for toksiske virkninger af jod. Den tolerable grænse for jodindtag er ca. 50 mg I pr. kg foder tørstof (NCR, 1980), hvilket er ca. 100-500 gange højere end indholdet i almindeligt anvendt foder og ca. 50 gange højere end anvendte normer. Forgiftninger optræder derfor kun ved uforsigtig omgang med kemikalier (mineraltilskud) eller ved kraftig fodring med havtang, der er ekstremt I-holdigt.

Symptomerne på forgiftninger er forøget flåd fra næse og øjne, nedsat appetit, skældannelse og afstødning af død hud, "hakkende hoste " etc. En forgiftning rettes hurtigt op ved at sætte dyret på jodfattigt foder, idet overskuddet af jod udskilles relativt hurtigt via urinen.

Selen (Se)

Funktion i organismen
Selen er et metalloid, der i meget små mængder indgår som essentiel bestanddel i stofskiftets vedligeholdelse og omsætning af metabolitter. De kendte forbindelser af selen indgår alle i seleno-proteiner, der i store træk kan inddeles i to funktioner, nemlig enzymer med antioxidativ virkning og enzymer, der regulerer den indbyrdes omsætning af tyroidhormonerne.

Den antioxidative effekt varetages af en gruppe peroxidaser, der benytter glutatione som reducerende substrat, nemlig glutationperoxidaser. De selenafhængige glutationperoxidaser, der er verificeret, kan inddeles i fire typer nemlig GPX1-GPX4 (Arthur & Beckett, 1994; Sunde, 1994), der har forskellig opbygning og forekomst, henholdsvis i 1) vævscytosol og røde blodlegemer 2) plasma, nyrer og lunger 3) intracellulære membraner og 4) tarmmucosaen. Glutationperoxidaserne virker ved at kontrollere peroxiddannelsen (niveauet) i vævene på lige fod med andre antioxidanter som superoxiddismutaser, katalase samt non-enzymer som E-vitamin. De selenafhængige glutationperoxidaser virker ofte synergistisk med E-vitamin (Arthur & Beckett, 1994).

ID1, ID2 og ID3 er "iodotyronine 5'-deiodinase" type 1 til 3, - selenoproteiner, der forskellige steder i organismen forestår omdannelsen af skjoldbruskkirtelhormonet T_4 til T_3.

Mange andre selenoproteiner er blevet isoleret fra forskellige væv. En specifik aktivitet af disse proteiner er imidlertid ikke påvist. Selen ligner kemisk set svovl og kan derfor indbygges i aminosyrerne metionin og cystin i stedet for svovl, derfor kan selenholdige proteiner optræde, uden at de hermed behøver at være essentielle.

Optagelse og transport
Selen forekommer hovedsageligt i foderet som proteinbundet selenometionin, selenocystein eller eventuelt selenit (SeO_4^{--}). Absorption af selen hos drøvtyggere er generelt lavere end hos enmavede dyr, formentlig fordi selenforbindelserne reduceres kemisk i vommen og fælder ud som utilgængelige forbindelser. Absorptionen foregår ikke fra vom eller formaver, men hovedsageligt fra duodenum og tyndtarm. En egentlig regulering af selenoptagelsen er ikke konstateret, men en fælles optagelsesmekanisme med molybdæn og sulfat har været foreslået (Cardin & Mason, 1975).

Absorberet Se transporteres i blodplasmaet associeret til plasmaproteiner. Et specifikt seleno-cysteinholdigt protein, Selenoprotein P, angives at varetage dels transport af Se dels antioxidative funktioner i plasmaet (Arthur & Beckett, 1994).

Deponering og udskillelse
Fordelingen af selen i væv og organer følger distributionen af de Se-afhængige glutationperoxidaser, dvs. at røde blodlegemer, lever, nyrer, milt og bugspytkirtel har relativt høje niveauer af Se.

Selen forlader organismen via udåndingsluft, endogen sekretion i tarmkanalen og via urinen. Den mængde Se, der forlader dyret via udåndingsluften (dimetylselenid), er almindeligvis lille eller ubetydelig. En væsentlig del af organismens Se udskilles via galden, men en betydelig del reabsorberes i tarmen (Langlands et al., 1986). Urinen er den primære udskillelseskanal for det selen, der har deltaget i omsætningen i kroppen.

Mælk indeholder 30 µg Se pr. liter (4-67 µg; Renner, 1974), kolostrum har 4-5 gange højere koncentration end senere mælk. Se-koncentrationen i mælk afspejler klart moderdyrets status (Conrad & Moxon, 1979).

Mangelsymptomer og selen-statusparametre
Den mest synlige, kliniske konsekvens af Se-mangel i kalve er ernæringsbetinget muskeldystrofi ("white muscle disease"). Lidelsen forekommer i to former, dels en medfødt (congenital) dels en "forsinket", der manifesterer sig henholdsvis ved fødsel eller uger senere. Lidelsen er karakteriseret ved generel svækkelse af kalven, stivhed i lemmerne og muskeldegenerationer. Ofte har kalvene vanskeligt ved at patte pga. svækket muskulatur. Dødsårsagen er ofte akut hjertesvigt.

Subkliniske tilstande af selenunderskud kan medføre dårlig trivsel, anæmi, dårlige reproduktionsresultater samt andre lidet karakteristiske effekter.

Generelt ændret immunkompetence ved lav selenstatus kan være baggrunden for mistrivsel etc. pga. reduktion i celledelingsrespons (mitogen respons), reduktion i fagocytotisk kapacitet over for patogener eller reduceret antistofproduktion. En detaljeret biokemisk baggrund for reduceret immunkompetence er dog ikke beskrevet (Keen & Graham, 1989).

Helt entydige (lineære) indikatorer på selenstatus eksisterer ikke. Analyser af totalt, elementært Se i serum eller blodplasma anvendes som indikator på selenstatus. Desuden anvendes aktiviteten af den Se-holdige glutationperoxidase i erytrocytterne (GPX1). Der kan dog være vanskeligheder med analyserne, især manglende overensstemmelse mellem resultater fra forskellige laboratorier. Standardiserede, kommercielle "kits" afhjælper dog delvist dette problem. Se-indhold i lever eller nyrebark har også været anvendt som statusparametre.

Forgiftningssymptomer
Selen er et af de elementer, der ved "naturligt indtag" kan forårsage toksiske tilstande. Akutte Se-forgiftninger er oftest forbundet

med uheld med mineraldoseringer. Længerevarende forgiftninger er oftest baseret på fejldosering eller stort indtag af selen akkumulerende planter (*Astragulus sp*.), hvilket på verdensplan er et stort problem.

I akutte tilfælde optræder kvæget med en tøvende, usikker gang, og dyrene udvikler "hvidløgsånde" (metyl-Se-forbindelser). Kroniske forgiftningstilstande (subakut selenosis) kan bl.a. ytre sig ved blindhed, forøget spytdannelse og lammelser. Køer i denne tilstand udvikler ofte forlængede klove ("snabelsko"), eventuelt løsnes klovene helt fra vækstlaget. Kroniske forgiftningstilstande kan lede til død.

Andre mulige essentielle mineraler

Et meget stort antal elementer ud over de allerede nævnte har i tidens løb været fremhævet som værende essentielle for pattedyr, herunder: Fluor (F), krom (Cr), silicium (Si), bor (B), litium (Li), nikkel (Ni), tin (Sn), vanadium (V), aluminium (Al), arsen (As), kadmium (Cd), bly (Pb), kviksølv (Hg) og rubidium (Rb). Fælles for dem alle er, at mangelsymptomer ikke med sikkerhed er konstateret under "normale" omstændigheder, dvs. under ikke-provokerede forhold. Påståede effekter af ufuldstændig forsyning er opnået under meget "kunstige" forsøgsbetingelser, der muligvis har påvirket normale balanceforhold i organismens omsætning. Der er aldrig isoleret eller identificeret specielle enzymer eller andre proteiner, der er afhængige af de pågældende elementer, dvs. at der ikke kendes specifikke biokemiske processer, som er afhængige af de pågældende elementer.

Fluor vides at indgå i strukturen af tændernes emalje, en vis mængde fluor i foderet eller vandet har en gavnlig effekt på tandsundheden hos mennesker. Krom har tilsyneladende en effekt på glukosestofskiftet. Krom menes at indgå i en "glukose tolerans faktor", der dog ikke er identificeret endnu. Silicium er muligvis medvirkende i dannelse af brusk og bindevæv og hermed forstadier til knogledannelsen.

Fælles for de elementer, der muligvis kandiderer som værende livsnødvendige stoffer, er, at produktionsdyr aldrig under almindelige betingelser vil komme i underskud for de nævnte elementer. Indholdet i foderstofferne er mange gange højere end et eventuelt behov for de pågældende elementer, mangelsymptomer opstår derfor ikke.

Toksiske effekter

Til gengæld er mange af de nævnte elementer stærkt toksiske selv i koncentrationer, der forekommer naturligt. Mange elementer ophobes tillige i organismen, således at skadevirkninger kan fortsætte selv lang tid efter, at elementerne er indtaget.

Tungmetaller som krom, nikkel, tin, kadmium, bly og kviksølv samt metallet aluminium må generelt betegnes som potentielle enzymhæmmere (-inhibitorer). Forbindelserne har udpræget tendens til at blokere specielt –SH-grupper på proteiner, disse er ofte netop de aktive områder i enzymerne. Metaller kan derfor virke som uspecifikke hæmmere af en lang række biokemiske processer i organismen. En del tungmetaller vil ud over den toksiske effekt i selve dyret også påvirke vommens populationer af mikroorganismer negativt.

Drøvtyggere er mere følsomme over for F-toksisitet (fluorosis) end andre husdyr, og specielt unge kreaturer er meget følsomme over for højere fluorniveauer i drikkevand eller foder. I de indledende stadier ses mørke pletter på tænderne, partier af tænderne uden emalje eller deciderede misformede tænder. Senere stadier af fluorosis viser deforme, ukoordinerede og ikke fuldt mineraliserede knogler. Fluorosis forekommer en-

demiske mange steder i verden samt sporadisk pga. uheld med dosering af medikamenter.

Kation-anionforholdet i fodringen

Der har de senere årtier været fokuseret en del på foderets kation-anionbalance (CAB cation anion balance; DCAD dietary cation anion difference) i forbindelse med forebyggelse af mælkefeber. Teorierne henleder opmærksomheden på foderets indhold af specielt natrium, kalium, klorid og sulfat. Elementernes rolle skal i denne sammenhæng ikke ses som "mineraler", men rettere elektrolytter, der kan substituere for henholdsvis baser og syrer.

CAB-forholdet

Tidlige undersøgelser afslørede, at alkalogene (basedannende) eller sure foderstoffer kunne påvirke incidensen af mælkefeber (Ender et al., 1971). Rationer baseret på roetop, med højt indhold af natrium og kalium, fremprovokerede mælkefebertilfælde; herimod havde ensilagebaserede rationer konserveret med mineralske syrer (AIV) en udpræget præventiv effekt over for mælkefeber. Disse foreløbige observationer blev succesfuldt fulgt op af forsøg. Desuden viste forsøg, at tildeling af alkali (basiske forbindelser) eller "forsurende salte" til foderet henholdsvis fremprovokerede/nedsatte tilfælde af klinisk mælkefeber (Dishington, 1975).

Den observerede effekt blev systematiseret. Ionbalancen i rationen blev udtrykt i milliækvivalenter (mekv.) pr. kg foder. Kationerne Na^+ og K^+ modvirkede anionerne Cl^- og SO_4^{--}, således at [(Na^+ og K^+)-(Cl^- og SO_4^{--})] = CAB (kation-anionbalancen). Udtrykket dækker over det molære forhold mellem aktive foderelektrolytter.

Adskillige undersøgelser har vist, at et CAB-forhold mellem -100 og -200 mekv. pr. kg foder (tørstof) er ideelt som goldkofoder i forebyggelse af mælkefeber (Goff, 1992). De fleste naturligt forekommende fodermidler til køer vil imidlertid have et væsentligt overskud af natrium og specielt kalium i forhold til klorid og sulfat (på molær basis). Det vil derfor i praksis være vanskeligt at sammensætte en ration med negativ CAB.

Manipulation af rationens "syre-basestatus" kan derfor blive aktuel. Forskellige kemiske forbindelser (salte) med overskud af klorid og sulfat kan derfor tilsættes rationen for at nedbringe forholdet mellem kationer og anioner.

Forsuring – fysiologisk mekanisme

De anioniske salte – klorid og sulfat – der eksperimentelt og i praksis anvendes, er ikke syrer eller baser *per se*. En påvist systemisk forsurende effekt ved anvendelse af disse ikke-sure salte er derfor ikke umiddelbart forståeligt. Forklaringen ligger i, at effekten ikke er rent kemisk, men fysiologisk. DCAD-forholdet beskriver ikke det kemiske forhold mellem syrer og baser i foderet. Ionerne i foderet påvirker derimod syre-baseforholdet, dels ved absorptionsprocessen i tarmsystemet, dels ved ekskretionen over nyreepitelet. De grundlæggende principper bag effekten er sandsynligvis udveksling af ioner over biologiske membraner. Udveksling af ioner over membraner er underlagt almindelige kemiske love vedrørende opretholdelse af elektrisk neutralitet. Anioner som Cl^- og SO_4^{--} er kemisk set neutrale, dvs. hverken syrer eller baser. Hvis Cl^- eller SO_4^- imidlertid udveksles over en membran, med en hydrogenkarbonat-ion (HCO_3^-), der dannes ***i*** organismen, vil relativt sure tilstande opstå på den side, hvor Cl^- eller SO_4^{--} fremkommer – fordi denne side unddrages en basisk ladning (HCO_3^-). Analoge processer vil gøre sig gældende, hvor Na^+ eller K^+ (der er neutrale) udveksles med f.eks. H^+

eller NH_4^+ (der er syrer), og således skabes et basisk miljø på den side, hvor natrium og kalium akkumuleres. Den skitserede mekanisme kan være effektfuld over tarmepitelet (absorptionen) såvel som over nyreepitelet (ekskretion af elektrolytter).

Systemisk forsuring, opnået ved anionisk supplement af foderet, synes at påvirke paratyroideahormonets (PTH) rolle i organismen. PTH er den overordnede regulator af kalcium i organismen og har dermed en meget væsentlig funktion i Ca-homeostasen. Hormonet er aktivt via receptorer i adskillige væv og organer, herunder a) Ca-konservering i nyrerne, b) $1,25(OH)_2D_3$-dannelse i leveren, c) resorption af kalcium fra knoglevævet. Det er den generelle opfattelse, at systemisk forsuring af organismen hovedsagelig er virksomt ved at bibeholde og øge følsomheden over for PTH i målvævene. Forøget reaktivitet over for PTH forårsager en øget tilbageholdelse af kalcium i organismen samt en forøget mobilisering af kalcium fra knoglevæv til blod. Hastigheden, hvormed kalciumomsætningen i de forskellige processer foregår, er selvsagt en væsentlig faktor i den indre regulering, Ca-homeostasen. PTH og receptorernes følsomhed i målvævene er nøglefunktioner i disse reguleringer. Mælkefebersyndromet og hypokalcæmi er dybest set en manglende tilpasning af kalciummetabolismen frem for en decideret manglende Ca-absorption fra tarm eller resorption fra knoglevæv.

12.17 Referencer

Abrams, E., Lassiter, J.W., Miller, W.J., Neathery, M.W., gentry, R.P., & Blackmon, D.M. 1977. Effect of normal & high manganese diets on the role of bile in manganese metabolism of calves. J. Anim. Sci. 45, 1108-1113 .

AFRC 1991. AFRC Technical Committee on Responses to Nutrients, Report 6. A reappraisal of the calcium & phosphorous requirements of sheep & cattle. Nutrition Abstracts & Reviews (Series B), 61, 573-612.

Alderman, G. & Stranks, M.H. 1967. The iodine content of bulk herd in summer in relation to estimated dietary iodine intake of cows. J. Sci. Food & Agr. 18, 151-153.

ARC 1980. The Nutrient Requirement of Ruminant Livestock. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal, Slought, UK.

Artingthon, J.D., Corah, L.R., & Blecha, F. 1996. The effect of molybdenum-induced copper deficiency on acute phase protein concentrations, superoxide dismutase activity, leucocyte numbers & lymphocyt proliferation in beef heifers inoculated with bovine herpes virus-I. J. Anim. Sci. 74, 211-217.

Arthur, J.R. & Beckett, G.J. 1994. New metabolic roles for selenium. Proc. Nutr. Soc. 53, 615-624.

Barua, J., Cragle, R.G., & Miller, J.K. 1964. Sites of gastrointestinal blood passage of iodine & thyroxine in young cattle. J. Dairy Sci. 47, 539-545.

Becker, R.B., Arnold, P.T.D., Kirk, W.G., Davis, G.K. & Kidder, R.W. 1953. Minerals for dairy beef & cattle. Bulletin 153, Florida Agricultural Experimental Station. cf. Suttle & Underwood.

Bell, F.R. 1995. Perception of sodium & sodium appetite in farm animals. In: Philips, C.J.C. & Chiy, P.C. (eds.). Sodium in agriculture. Chalcombe publications, Canterbury, UK, Cf. Underwood & Suttle, 82-90.

Ben-Ghedalia, D., Tagari, H., Zamwel, S., & Bondi, A. 1975. Solubility & net exchange of calcium, magnesium & phosphorus in digesta flowing along the gut of the sheep. Brit. J. Nutr. 33, 87-94.

Bravo, D., Meschy, F., Bogaert, C., Sauvant, D. 1998. Phosphorus excretion by the ruminant. Study of the partition of phosphorus between urine & feces. Rencontres Rescherches Ruminants, 5:245-248.

Bravo, D., Meschy, F., Bogaert, C., Sauvant, D. 2000. Ruminal phosphorus availability from several feedstuffs measured by the nylon bag technique. Reprod. Nutr. Develop. 40, 149-162.

Bremner, I., Humphries, W.R., Phillippo, M., Walker, M.J., Morrice, P.C. 1987. Iron-induced copper deficiency in calves: dose-response relationship & interactions with molybdenum & sulphur. Anim. Prod. 45, 403-414.

Breves, G., Goff, J.P., Schröder, B., Horst, R.L. 1995. Gastrointesinal calcium & phosphate metabolism in ruminants. In: Engelhardt, W.v., Leonhard-Marek, S., Breves, G. & Giesecke, D. (eds.). Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism, Growth & Reproduction, chapter 6. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Breves, G. & Schröder, B. 1991. Comparative aspects of gastrointestinal phosphorus metabolism. Nutrition Research Reviews, 4, 125-140.

Bronner, F. & Yost, J.H. 1985. Saturable & non-saturable copper & calcium transport in mouse duodenum. Amer. J. Physicol. 249, G108-112.

Capen, C.C. & Rosol, T.J. 1989. Calcium-regulating hormones & diseases of abnormal mineral (calcium, phosphorus, magnesium) metabolism. In: Kaneko, J.J. (ed). Clinical biochemistry of domestic animals. 4th edition. Academic Press, Inc. San Diego, California 92101.

Cardin, C.J. & Mason, J. 1975. Sulphate transport by rat ileum: effects of molybdate & other ions. Biochemica et Biophysica Acta 394, 46-54.

Carofoli, E. 1991. Calcium pump of the plasma membrane. Physiol. Rev. 71, 129-149.

Carter, J.C. Jr., Miller, W.J., Neathery, M.W., Gentry, R.P., Stake, P.E., & Blackmon, D.M. 1974. Manganese metabolism with oral & intravenous ^{54}Mn in young calves as influenced by supplemental manganese. J. Anim. Sci. 38, 1284-1290.

Chesters, J.K. 1992. Trace element-gene interactions. Nutr. Rev. 50, 217-223.

Clark, W.D., Wohlt, J.E., Gilbreath, R.L. & Zajac, P.K. 1986. Phytate phosphorus intake & disappearance in the gastrointestinal tract of high producing dairy cows. J. Dairy Sci. 69, 3151.

Conrad, H.R. & Moxon, A.L. 1979. Transfer of dietary selenium to milk. J. Dairy Sci. 62, 404-411.

Cousins, R.B. 1985. Absorption, transport, & hepatic metabolism of copper & zinc: special reference to methallotionein & ceruloplasmin. Physiol. Rev. 65, 238-309.

Cousins, R.B. 1996. Zinc. In: Filer, I.J., & Ziegler, F.E. (eds.). Present knowledge in Nutrition. 7th edn. International Life Science Institute Nutrition Foundation, Washington D.C.

Cremin, F.M. & Power, P. 1985. Vitamins in bovine & human milks. In: Fox, P.F. (ed). Developments in Dairy chemistry-3. Elsevier Applied Science Publishers. London & New York.

Cummings, B.A., Caldwell, D.R., Gould, D.H., & Hawar, D.W. 1995. Identity & interactions of rumen microbes associated with sulphur-induced polioencephalomalacia in cattle. Amer. J. Vet. Res. 56, 1384-1389.

Dalley, D.E. & Sykes, A.R. 1989. Magnesium absorption from the large intestine of sheep. Proceedings of the New Zealand Society of Anim. Prod. 49, 229-232.

Dishington, I.W. 1975. Prevention of milk fever (hypocalcemic paresis puerperalis) by dietary salt supplements. Acta Vet. Scand. 16, 503-512.

Dodd, F.H., Kingswill, R.G., Shearn, M.F.H., Morant, S.V. & Lewis, G. 1975. National Institute for Research in dairying Reports 1973-74. Cf. Flynn & Powers.

Dua, K. & Care, A.D. 1995. Impaired absorption of magnesium in the aetiology of grass tetany. Brit. Vet. J. 151, 413-426.

Edelsten, D. 1988. Composition of milk. In: Cross, H.R. & Overby, A.J. (eds.). World Animal Science, B3, Meat Science, Milk Science & Technology, Chapter 6, Elsevier Science Publishers B.V.

Edrise, B.M. & Smith, R.H. 1986. Exchanges of magnesium & phosphorus at different sites in the ruminant stomach. Arch. Anim. Nutr. 36, 1019-1027.

Elliot, J.M., Haluska, M., Peters, J.P., & Barton, E.P. 1979. MMA in ruminant urine – a re-evaluation. J. Dairy Sci. 62, 785-787.

Ellis, W.G., Pfander, W.H., Muhrer, M.E., & Pickett, E.E. 1958. Molybdenum as a dietary essential for lambs. J. Anim. Sci. 17, 180-188.

Ender, F., Dishington, I.W. & Helgebostad. 1971. Calcium balance studies in dairy cows under experimental induction & prevention of hypocalcemic paresis puerperalis. Z. Tierphysiol. Tierernahr., Futtermittelk. 28, 233-256.

Flynn, A. & Paul, P. 1985. Nutritional aspects of minerals in milk. In: Developments in dairy chemistry – 3. Edited Fox. P.F. Elsevier Applied Science Publ. London & New York.

Geurink, J.H., Malestein, A., Kemp, A., Korzeniowski, A. & Vant'Klooster, A.T. 1982. Nitrate poisoning in cattle.7. Prevention. Neth. J. Agr. Sci. 30, 105-113.

Goff, J.P. 1992. Cation-anion difference of diets & its influence on milk fever & subsequent lactation: the good & the bad news. Proc Cornell Nutrition Conf on Feed Manufacture, 12 pp.

Grace, N.D. & McRae, J.C. 1972. Influence of feeding regimen & protein supplementation on the sites of net absorption of magnesium in sheep. Brit. J. Nutr. 27, 51-55.

Gruden, N. 1987. In: Kies, C. (ed). Nutritional bioavailability of mangane. American Chemical Society, Washington, DC.

Grusse, J. Le & Watier, B. 1993. Les Vitamines. Données Biochimiques, Nutritionnelles et Cliniques. Centre d´etude et dínformation sur les vitamines. 92521 Neuilly-sur-Seine Cedex.

Hambidge, K.M., Casey, C.E., & Krebs, N.F. 1986. In "Trace Elements in Humans & Animal Nutrition", Vol. 2, Ed. Mertz, W. Academic Press, New York.

Hemken, R.W. 1978. Factors that influence the iodine content of milk & meat: a review. J. Anim. Sci. 48, 981-985.

Herbert, V. 1984. Vitamin B_{12}. In: Olson et al. (eds). Present Knowledge in Nutrition. Nutrition Reviews. 5th edition. The Nutrition Foundation, Washington D.C.

Hidiroglou, M. 1975. Mn uptake by the ovaries & reproductive tract of cycling & anestrus ewes. Can. J. Physiol. Pharmacol. 53, 969-972.

Holter, J.A. et al., 1990. J vet. Diag. Invest. Cf. Radostis, O.M., Blood, D.C., & Gay, C.C. 1997. Veterinary Medicine. A textbook of the diseases of cattle, sheep, pigs, goats, & horses. 8th edition, Saunders Company Ltd.

Ho, S.Y., Miller, W.J., Gentry, R.P., Neathery, M.W., & Blackmon, D.M. 1984. Effects of high but non toxic dietary manganese & iron on their metabolism by calves. J. Dairy Sci. 67, 1489-1495.

Horst, R.L., Goff, J.P. & Reinhardt, T.A., 1994. Symposium: Calcium metabolism & utilization. Calcium & vitamin D metabolism in the dairy cow. J. Dairy Sci. 77, 1936-1951.

Horst, R.L., Goff, J.P., Reinhardt, T.A. & Buxton, D.R. 1997. Strategies for preventing milk fever in dairy cattle. J. Dairy Sci. 80, 1269-1280.

Howes, A.D. & Dyer, I.A. 1971. Diet & supplemental mineral effects on manganese metabolism in newborn calves. J. Anim. Sci. 32, 141-145.

Håndbog i Kvæghold, 1999. Landbrugets Rådgivningscenter, Landskontoret for uddannelse.

Johnson, J.L. 1980. In: Coughlan, M.P. (ed). Molybdenum & Molybdenum-Containing Enzymes., p. 347. Pergamon, Oxford.

Kanazawa, S., Hertzlich, Z. & Herbert, V. 1982. Enhancing effect of human bile on the uptake of free vitamin B_{12} & intrinsic factor-B_{12} by receptors on the small bowel epithelial cells. Blood 60, 30a.

Kaneko, J.J. 1989.Clinical biochemistry of domestic animals. 4th edition. Academic Press, Inc. San Diego, California 92101.

Karn, J.F. & Clanton, D.C 1977. Potassium in range supplements. J. Anim. Sci. 45, 1426-1434.

Keen, C.L. & Graham, T.W. 1989. Trace Elements. In: Kaneko, J.J. (ed). Clinical biochemistry of domestic animals. 4th edition. Academic Press, Inc. San Diego, California 92101.

Keen, C.L. & Zidenberg-Cherr, S. 1990. In: Brown, M.L. (ed.). "Nutrition Reviews: Present knowledge in Nutrition". 6 Ed. The Nutrition Foundation, Inc., Washington, DC.

Khorasani, G.R. & Armstrong, D.G. 1992. Calcium phosphorus, & magnesium absorption & secretion in the bovine digestive tract as influenced by dietary concentration of these elements. Livest. Prod. Sci. 31, 271-286.

Kincaid, R. 1988. Macro elements for ruminants. In: Church, D.C. (ed.). The Ruminant Animal, Digestive Physiology & Nutrition, chapter 17. Prentice Hall, New Jersey.

Komisarczuk-Bony, S. & Durand, M. 1991. Effects of minerals on microbial metabolism. In: Jouany, J.P. (ed.). Rumen microbial metabolism & ruminant digestion, p. 179-198. INRA Editions, Paris.

Kreutzer, M. & Kirchgessner, M. 1991. Endogenous iron excretion: a quantitative means to control iron metabolism. Biol. Tr. Elem. Res. 29, 77-92.

Langlands, J.P., Donald, G.E., Bowles, J.E., & Smith, A.J. 1986. Selenium excretion in sheep. Aus. J. Agr. Res. 37, 201-209.

Larsen, T., Møller, G., & Bellio, R. 2001. Evaluation of Clinical & Clinical Chemical Parameters in Periparturient Cows. J. Dairy Sci. 84, 1749-1758.

Lengemann, F.W. 1979. Effect of low & high ambient temperatures on metabolism of radio iodine by the lactating goat. J. Dairy Sci. 62, 412-415.

Lewis, R.C. & Ralston, N.P. 1953. Changes in the plasma level of protein-bound iodine in the young calf. J. Dairy Sci. 36, 363-367.

Liebold, E.A. & Guo, B. 1992. Iron-dependent regulation of ferritin & transferrin receptor expression by the iron-responsive element binding protein. Annu. Rev. Nutr. 12, 345-368.

Martens, H. 1983. Saturation kinetics of magnesium efflux across the rumen wall in heifers. Brit. J. Nutr. 49, 153-158.

Martens, H. & Blume, I. 1986. Effect of intraruminal sodium & potassium concentrations & of the transmutual potential difference on magnesium absorption from the temporarily isolated rumen of sheep. Quart. J. Exp. Psych. 71, 409-415.

Mason, J. & Cardin, C.J. 1977. The competition of molybdate & sulphate ions for a transport system in the ovarine small intestine. Res. Vet. Sci. 22, 313-315.

McDowell, L.R. 1992. Minerals in Animal & Human Nutrition. Academic Press, Inc.

Miller, J.K., Moss, B.R., Bell, M.C., & Sneed, N. 1972. Comparison of ^{99}Mo metabolism in young cattle & swine. J. Anim. Sci. 34, 846-850.

Miller, J.K., Swanson, E.W., & Spalding, G.E. 1975. Iodine absorption, excretion, recycling, & tissue distribution in the dairy cow. J. Dairy Sci. 58, 1578-1593.

Miller, W.J., Amos, H.E., Gentry, R.P., Blackmon, D.M., Durrance, R,M., Crowe, C.T., Fielding, A.S., & Neathery, M.W. 1989. Long-term feeding of high zinc sulfate to lactating & gestating dairy cows. J. Dairy Sci. 72, 1499-1508.

Morse, D., Head, H.H. & Wilcox, C.J. 1992. Disappearance of phosphorus in phytate form concentrates in vitro & from rations fed to lactating cows. J. Dairy Sci. 75, 1979.

Nonnecke, B.J., Franklin, S.,T., Reinhardt, T.A., & Horst, R.L. 1993. In vitro modulation of proliferation & phenotype of resting & mitogen stimulated bovine mononuclear leucocytes by 1,25 hydroxyvitamin D3. Vet. Immunol. Immonopathol. 38, 75-89.

NRC (National Research Council) 1980. Mineral Tolerance of Domestic Animals. National Academy of Sciences, Washington, DC.

NRC (National Research Council) 1989. Nutrient Requirement of Domestic Animals, Nutrient Requirements of Dairy Cattle, 6th edition. National Academy of Sciences-National Research Counsil, Washington, DC.

NRC (National Research Council) 2001. Nutrient Requirements of Dairy Cattle: Seventh Revised Edition, National Research Council. National Academy Press, USA.

Park, W.-Y., Matsui, T., Yano, F. & Yano, H. 2000. Heat treatment of rape seed meal increases phytate flow into the duodenum of sheep. Anim. Sci. Tech. 88, 31-37.

Paul, A.A. & Southgate, D.A.T. 1978. Mc Cance & Widdowson's The Composition of Food, HMSO, London.

Petersson, K.H., Warner, R.G., Kallfeltz, F.A., & Crosetti, C.F. 1988. Influence of magnesium, water, & sodium chloride on urolithiasis in veal calves. J. Dairy Sci. 71, 3369-3377.

Price, J. 1991. The relative sensitivity of vitamin B12-dependent propionate & 1-carbon metabolism to low cobalt intake in sheep. In: Proceedings of the 7th International Symposium on Trace Elements in Man & Animals. Dubrovnik, IMI, Zagreb, 27-14, 27-15.

Radostis, O.M., Blood, D.C., & Gay, C.C. 1997. Veterinary Medicine. A textbook of the diseases of cattle, sheep, pigs, goats, & horses. 8th edition, Saunders Company Ltd.

Ramberg, C.F. Jr., Johnson, E.K., Fargo, R.D. & Kronfeld, D.S. 1984. Calcium homeostasis in cows, with special reference to parturient hypocalcemia. Am. J. Phys. 15, R698-704.

Reinhardt, T.A., Horst, R.L. & Goff, J.P. 1988. Calcium, phosphorus, & magnesium homeostasis in ruminants. Vet. Clin. North Am.: Food animal practice. 4,2, 331-350.

Renner, E. 1974. Milch und Milchprodukte in der Ernährung des Mensches. Arbeidsgemeinschaft für das Milchwirtschaftliche Fachbuch. Volkswirtschaftlicher Verlag GmbH, Kempten Verlag, Hildesheim.

Rojas, M.A., Dyer, I.A., & Cassatt, W.A. 1965. Manganese deficiency in the bovine. J. Anim. Sci. 24, 664-667.

Scott, D., Whitelaw, F.G., Buchan, W. & Bruce, L.A. 1985. The effect of variation in phosphorus intake on salivary phosphorus secretion, net intestinal phosphorus absorption & faecal endogenous phosphorus excretion in sheep. J. Agr. Sci. 105, 271-277.

Sehested, J., & Weisbjerg, M. 2001. Availability of dietary phosphorus in cattle. Book of abstracts no. 7, 52nd Annual Meeting of the European Association for Anim. Prod. 26-29. Aug., Budapest, Hungary.

Shand, A. & Lewis, G. 1957. Chronic copper poisoning in young calves. Vet. Rec. 69, 618-620.

Shariff, M.A., Boila, R.J., & Wittenberg, K.M. 1990. Effects of dietary molybdenum on rumen dry matter disappearance in cattle. Can. J. Anim. Sci. 70, 319-323.

Shils, M.E. 1984. Magnesium. In: Olson, R.E. et al. (ed.). Present knowledge in nutrition. 5th edition. The Nutrition Foundation. Inc. Washington. D.C.

Smith, J.E. 1997. Iron Metabolism & Its Disorders. In: Kaneko, J.J. (ed.). Clinical biochemistry of domestic animals. 5th edition. Academic Press, Inc. San Diego, California 92101.

Smith, R.M. & Marston, H.R. 1970. Brit. J. Nutr. 24, 857-877.

Solomons, N.W. 1983. In: Inglett, G.E. (ed). Nutritional Bioavailability of zinc. American Chemical Society, Symposium series, 210, Chap. 18, 247-271.

Spais, A.G. & Papasteriadis, A.A. 1974. Trace Element & Metabolism in Animal Proc. Int. Symp. 2nd., p 628. Cf. Lee Russell McDowell, Minerals in Animal & Human Nutrition, Academic Press, Inc. 1992.

Sunde, R.A. 1994. Intracellular glutathione peroxides – structure, regulation & function. In: Burk, R.F. (ed.). Selenium in Biology & Human Health. Springer Verlag, New York, 45-77.

Suttle, N.F. 1983. Effects of molybdenum concentrations in fresh herbage, hay & semi purified-diets on the copper metabolism of sheep. J. Agr. Sci. 100, 651-656.

Suttle, N.F. 1993. Overestimation of copper deficiency. Vet. Rec. 133, 123-124.

Suttle, N.F. 1995. Relationship between vitamin B_{12} & cobalt concentrations in bovine liver. Aust. vet. J. 72, 278.

Suttle, N.F. & McMurray, C.H. 1983. Use of erythrocyte copper:zinc superdismutase activity & hair or fleece concentrations in the diagnosis of hypocuprosis in ruminants. Res. Vet. Sci. 35, 47-52.

Umbreit, J.N., Conrad, M.E., Moore, E.G. & Latour, L.F. 1998. Semin. Hematol. Vol. 35, 1, 13-26.

Underwood, E.J. 1971. Trace elements in human nutrition, 3rd Edition, Academic Press.

Underwood, E.J. & Suttle, N.F. 1999. The mineral nutrition of livestock. 3rd Edition. CAB Publishing.

Uchida, T. 1995. Overview of iron metabolism, Int. J. Hematol. 62, 193-202.

Valk, H. & Sebek, L.B.J. 1999. Influence of long-term feeding of limited amounts of phosphorus on dry matter intake, milk production, & body weight of dairy cows. J. Dairy Sci. 82, 2157-2163.

Walker, C.K. & Elliot, J.M. 1972. Lactational trends in vitamin B_{12} status on conventional & restricted roughage rations. J. Dairy Sci. 55, 474-478.

Yano, F., Yano, H. & Breves, G. 1991. Calcium & phosphorus metabolism in ruminants. In: Tsuda, T., Sasaki, Y. & Kawashima, R. (eds.). Physiological Aspects of Digestion & Metabolism in Ruminants, chapter 13. Academic Press, Inc., London.

Aaes, O. 1986. Fodersammensætningens betydning for magnesiumabsorptionen hos kvæg. Licentiatafhandling, KVL, 113 pp.

Absorption og omsætning af vitaminer

13

af Søren Krogh Jensen

Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

13.1 Indledning

Vitaminer er organiske molekyler, som er nødvendige i små mængder i føden/foderet. Deres funktion er næsten ens i alle dyr, men højerestående dyr har mistet evnen til at syntetisere disse stoffer.

Vitaminer opdeles i to grupper (Tabel 13.1):

1. *Fedtopløselige* – som angives med bogstaverne A, D, E og K.
2. *Vandopløselige* – som inkluderer vitamin B komplekset samt vitamin C.

Tabel 13.1 *Opdeling af vitaminer i fedtopløselige og vandopløselige*

Fedtopløselige		Vandopløselige	
Retinol	Vitamin A_1	Tiamin	Vitamin B_1
Dehydroretinol	Vitamin A_2	Riboflavin	Vitamin B_2
Ergocalciferol	Vitamin D_2	Niacin	Vitamin B_3
Cholecalciferol	Vitamin D_3	Pantotensyre	Vitamin B_5
Tokoferol	Vitamin E	Pyridoxin m.m.	Vitamin B_6
Fyllokinon	Vitamin K_1	Cobalaminer	Vitamin B_{12}
Menakinon	Vitamin K_2	Folaciner	Vitamin B_c
Menadion	Vitamin K_3	Askorbinsyre	Vitamin C
		Biotin	Vitamin H

Opløseligheden af vitaminer i vand eller fedt har afgørende betydning for deres absorption, funktionsmåde, lagring og følsomhed over for variationer i tilførslen. Med undtagelse af B_{12} lagres de vandopløselige vitaminer ikke i kroppen. De fedtopløselige vitaminer lagres derimod godt i kroppen, dog forbruges/udskilles vitamin E i løbet af 2-4 uger.

Da drøvtyggerens mikroflora normalt anses for at syntetisere tilstrækkeligt med B-vitaminer til at dække koens behov, vil gennemgangen her koncentrere sig om de fedtopløselige vitaminer, A, D og E, men vigtige vandopløselige vitaminer vil også blive omtalt.

13.2 Naturlig forekomst af vitaminer

Det naturlige vitaminindhold varierer meget i de forskellige fodermidler, men som det fremgår af Tabel 13.2, er indholdet størst i grovfodermidlerne, specielt hvis indholdet udtrykkes pr. FE.

Samtidig fremgår det af Tabel 13.2, at grovfodermidlernes indhold varierer meget. Denne variation skyldes flere forhold, hvoraf de væsentligste er relateret til udviklingstrin, høstforhold, konserveringsmetode og opbevaringsforhold. Til at vurdere vitaminindholdet i grovfoderet kan følgende forhold tjene som grove tommelfingerregler: Et højt vitaminindhold i grovfoder fremmes af

- stor bladmasse hos planterne
- høj fordøjelighed
- gode vejrforhold ved høst
- god og hurtig konservering
- gode opbevaringsforhold.

Derudover øges vitamin D_2-indholdet i grovfoderet ved soltørring, men den samme soltørring ødelægger en del af karotinoiderne samt vitamin E. Konserveringsmetoder, der inkluderer tilsætning af syre eller base, vil have en ødelæggende virkning på grovfoderets vitaminindhold.

Tabel 13.2 *Indhold af fedtopløselige vitaminer i kvægfodermidler (pr. kg tørstof)*[a]

	β-karotin, mg		D_2-vitamin IE		E-vitamin, mg	
Fodermiddel	Variation	Gns.	Variation	Gns.	Variation	Gns.
Kløvergræs	100-300	200	30-1800	300	100-200	150
Rajgræs	50-150	100			80-150	115
Lucerne	75-200				80-200	
Kløvergræsensilage	30-150	50			10-150	62
Græsensilage	15-100	50			25-125	50
Hø	0-90	25	30-5000	1500	15-65	30
Helsæd, bygært	1-20	10			10-40	20
Helsæd, hvede						53
Helsæd, byg	1-20	8			10-35	17
Majsensilage	0,5-15				5-55	
Byghalm				500		5
Lucerne/græspiller	45-300	150			30-100	50
Korn, byg					5-15	12
Korn, havre					5-15	10
Korn, hvede					10-16	13
Rapskage, 12% fedt					15-25	18
Sojaskrå					5-12	8
Hvedeklid					10-50	25

a) Kilde: Upubliceret samt Carlsson (2000).

13.3 Malkekoens behov for vitaminer

Drøvtyggerens behov for supplerende vitamintilskud afhænger meget af foderets naturlige indhold, dyrenes alder, sundheds- og ernæringsmæssige tilstand og stress samt funktion. Behovet varierer således alt afhængig af, om drøvtyggeren skal producere mælk, kød, befinder sig i reproduktionsstadiet eller selv skal vokse. Da fodermidlernes indhold og tilgængelighed af vitaminer varierer meget, som det fremgår ovenfor, er det vanskeligt at fastlægge præcise normer for tildelingen af vitaminer til drøvtyggere. Det kan derfor være svært at vurdere en given foderration i forhold til den vejledende norm. Til hjælp til vurderingen kan analyse af såvel foder som blod eller mælk være en

god støtte. Den vejledende vitaminnorm til malkekøer fremgår af Tabel 13.3.

13.4 Analyse af og tilgængelighed af vitaminer

Bestemmelse af vitaminer i biologisk materiale er traditionelt både omstændeligt og dyrt. Dertil kommer, at det er biotilgængeligheden af de enkelte vitaminer, der er afgørende for, hvor stor en del af den totale mængde vitamin, dyret kan udnytte. For eksempel findes mange B-vitaminer i biologiske materialer, dels som frie vitaminer, dels som provitaminer eller bundet som co-faktorer til enzymer. For at dyr skal kunne udnytte vitaminerne i foderet, skal de derfor frigøre og ofte også omdanne vitaminerne til former, der kan optages af organismen.

Tabel 13.3 *Vejledende normer for dagligt vitaminbehov til malkekøer*[a]

	A-vitamin		β-karotin	D-vitamin	E-vitamin
	IE		mg	IE	Mg
Kvier enten	30-50000	og	90-150	2-5000	250-800
	eller		165-275		
Malkekøer	32-56000	og	120-210	12000	400-800
	eller		200-350		
Goldkøer	80-140000	eller	200-350	6000	400-800

a) Strudsholm et al. (1999).

Det er dog ikke hele vitaminpuljen, der kan frigøres ved hydrolyseprocesser i forbindelse med fordøjelse, og derfor er den totale mængde vitamin, der findes i foderet, ikke nødvendigvis lig med den mængde, der er biotilgængeligt for dyrene. Det er også forskelligt, hvor effektivt forskellige dyr udnytter såvel foderet som vitaminerne. Ligeledes vil der i vommen, afhængig af fodringspraksis, både dannes og nedbrydes betydelige mængder vitaminer. Der vil ofte forekomme en nettosyntese af de vandopløselige vitaminer samt vitamin K, mens der kan være en betydelig nedbrydning af vitamin A, D og E samt karotinoider.

Det er altså nødvendigt at tage højde for, om den mængde vitamin, der måles, er den totale mængde vitamin, der findes, i fodermidlet, eller om det er den mængde, organismen kan udnytte. Men da der er flere forskellige kemiske former af flere af vitaminerne, er det også nødvendigt at gøre sig klart, hvilke(n) af disse, der udnyttes, og om der er forskel i, hvor effektivt organismen optager og udnytter de forskellige isoformer.

Endeligt skal der tages højde for, hvor labile vitaminerne er, da nogle af dem let ødelægges, dette gælder ikke kun inden for de forskellige vitaminer, men også inden for isoformer af et enkelt vitamin. Det vil sige, at den mængde vitamin, der for eksempel er blevet tilsat en foderblanding, ikke nødvendigvis er den mængde, der findes deri, når foderet udfodres. Hvis der ikke tages forholdsregler, kan der også forsvinde en del vitaminer under prøveudtagning og analyse af vitaminindholdet.

13.5 Omsætning og absorption af vitaminer i fordøjelsessystemet

De fedtopløselige vitaminer som karotiner og tokoferoler er meget udsatte for en netto-

nedbrydning i vommen, især når der fodres med store mængder kraftfoder. I ældre forsøg er det således vist, at i en foderblanding, bestående af 80 % korn/sojaskrå og 20 % hø, nedbrydes tæt ved 50 % af foderblandingens tilsatte vitamin E, mens nedbrydningen af vitamin E i en foderblanding, bestående af 20 % korn og 80 % hø, var under 10 % (Alderson et al., 1971).

Absorptionen af vitamin E og karotiner er afhængig af et velfungerende fordøjelsessystem. Absorptionen foregår i tyndtarmen, fortrinsvis i det midterste afsnit og fremmes af høje fedt- og proteinniveauer i foderet (Gallo-Torres, 1980). Esterbundet vitamin E, som α-tokoferolacetat, skal spaltes af carboxylesterase fra pankreas, før det kan optages, hvis det ikke allerede er blevet spaltet i vommen. Carboxylesterase fra pankreas kan være den begrænsende faktor ved anvendelse af store mængder (1000 mg/dag) α-tokoferol-acetat i foderet, specielt hvis foderets fedtindhold samtidigt er lavt (Hidiroglou, 1992). Helt nye undersøgelser har endvidere vist, at carboxylesterase spalter α-tokoferol-succinat dårligere end α-toko-ferol-acetat (Jensen et al., 1999a). Det er endvidere vigtigt, at der udskilles en passende mængde galdesalte og lipase for at fremme den rette miceldannelse i tarmlumen for at påvirke absorptionen i gunstig retning af såvel α-tokoferol som ß-karotin.

Generelt antages det, at mikroorganismerne i drøvtyggernes vom og fordøjelseskanal sikrer en tilstrækkelig biosyntese af de vandopløselige vitaminer til at dække drøvtyggerens behov. Adskillige undersøgelser viser endvidere, at fodres køer med store mængder B-vitaminer, bliver nettosyntesen i vommen og tarmkanalen negativ (Erickson et al., 1991; Nielsen & Ingvartsen, 2001).

13.6 Biologisk funktion og behov for vitaminer

Karotiner og vitamin A

Vitamin A findes i planter i form af karotiner. ß-karotin er det dominerende, men α- og γ-karotin, cryptoxantin og andre bidrager ligeledes, hvorimod lutein ikke kan omdannes til vitamin A. Generelt gælder det, at karotiner med retinolstruktur kan omdannes til vitamin A.

De fleste dyr omdanner alle indtagne karotiner til vitamin A ved hjælp af enzymer i tarmepitelet. Køer er imidlertid, ligesom mennesker, nogle fugle og fisk, ikke i stand til at omdanne planternes karotiner kvantitativt til vitamin A. De absorberer derfor en vis andel af foderets karotinoider i tarmkanalen, hvor det med det lymfatiske system transporteres til leveren og videre med blodets lipoproteiner til deponering i fedtvævet (gult fedt) eller udskilles med mælken (gul fløde). Køer af Jerseyracen har den mindste kapacitet til at omdanne karotiner til vitamin A, hvorfor man finder de største koncentrationer af karotiner i fedtvævet hos Jerseykøer. Tabel 13.4 viser indholdet af ß-karotin, retinol (vitamin A) og α-tokoferol (vitamin E) i sommermælk fra danske økologiske malkekvægsbesætninger.

Effektiviteten af karotiners omdannelse til vitamin A varierer fra dyreart til dyreart. Kvæg omdanner 5-8 vægtenheder ß-karotin til 1 vægtenhed retinol (dvs. 1 mg ß-karotin svarer til ca. 400 internationale enheder (i.e.) vitamin A) (Brubacher & Weiser, 1985).

Vitamin A deponeres i leveren, og op til 90 % af organismens indhold findes her. Niveauet i blodet er således stærkt reguleret og svinger i området 0,2-0,4 µg/ml plasma. Niveauet i mælk varierer i området 0,3-0,9 µg/ml (Jensen et al., 1999b).

Tabel 13.4 *Indhold af vitamin A, E og β-karotin i sommermælk fra 18 danske, økologiske besætninger (µg/ml mælk)*[a]

	Antal	ß-karotin		Vitamin A		Vitamin E	
Race	prøver	Gns.	Sx	Gns.	Sx	Gns.	Sx
SDM	54	0,15	0,08	0,44	0,15	0,83	0,24
RDM	8	0,18	0,09	0,45	0,18	0,79	0,16
Jersey	14	0,28	0,22	0,30	0,10	1,26	0,27
Blandet	4	0,23	0,14	0,34	0,12	1,11	0,27

a) Upubliceret.

Derudover menes køer at have et specifikt behov for ß-karotin i forbindelse med syntese af progesteron i corpus luteum (det gule legeme) og dermed betydning for fertiliteten. Det menes, at koncentrationen af ß-karotin i blodet bør være større end 2 µg/ml plasma for at undgå negativ indflydelse på fertiliteten. Det medfører, at behovet for ß-karotin stiger med 100-300 mg/dag, ud over hvad der er nødvendig for at sikre optimal vitamin A forsyning (Knight et al., 1994).

Kemiske former af karotinoider

Der kendes mere end 600 forskellige naturlige karotinoider. De er naturlige gule, orange til røde plantefarvestoffer og syntetiseres i planter og alger, men kun et fåtal af dem er interessante i forbindelse med foderstoffer. Karotinoider underinddeles i to hovedgrupper:

- Karotiner
- Xantofyller.

Karotiner er karakteriseret ved at have retinolstruktur og kan dermed omdannes til vitamin A, mens xantofyller ikke kan omdannes til vitamin A. Til gruppen af karotiner hører α-, ß-, γ-karotin samt forskellige cryptoxantiner, mens lutein, som findes i græs og næsten alle andre grønne planter samt i æggeblomme, zeaxantin (majs), lycopen (tomat), cantaxantin og astaxantin (alger, skaldyr og laks), hører til gruppen af xantofyller. Fælles for karotiner og xantofyller er, at de alle under de rette betingelser er effektive antioxidanter.

Syntetisk ß-karotin og naturligt ß-karotin fra planter har begge den kemiske struktur *all-trans* ligesom *all-trans*–retinol (vitamin A), mens ß-karotin fra alger består af en 1:1 blanding af *all-trans* og 9-*cis* isomere, hvorfor vitamin A aktiviteten er lavere.

Vitamin E

Vitamin E's hovedfunktion er at beskytte cellerne mod oxidativ destruktion. Ved vitamin E mangel destrueres cellemembranerne. For en detaljeret gennemgang af vitamin E's betydning for malkekvæg henvises til Knudsen et al. (2001). Derudover er vitamin E en vigtig antioxidant i mælken, idet den beskytter fedtkuglemembranen mod oxidation (Jensen & Nielsen, 1996; Stapelfeldt et al., 1999).

Selen og de svovlholdige aminosyrer cystein og metionin fungerer også som antioxidanter i kroppen i en vis udstrækning, ligesom de indgår i mange enzymer med antioxidativ funktion. Den biologiske overlapning mellem vitamin E og selen er beskrevet i mange publikationer. Det kan således være svært at skelne mellem de specifikke funktioner af disse stoffer. Vitamin E og selens betydning for frekvensen af mastitis er et glimrende eksempel på denne biologiske overlapning.

Et klassisk symptom på vitamin E mangel er muskeldegeneration, som kan observeres hos kalve.

Vitamin E's rolle i forbindelse med reproduktion er stadig ikke klarlagt. Vitamin E menes at have betydning for frigørelsen af hormonerne FSH, ACTH og LH, som alle har betydning for reproduktionen. Vitamin E har endvidere indirekte effekt på vitamin A og ß-karotin ved at beskytte disse mod oxidation (Bieber-Wlaschny,1988).

Det aktuelle niveau af vitamin E i fodermidlerne varierer meget og afhænger ud over planteart meget af planternes alder, konserveringsmetode og opbevaringsforhold. Friske grønne plantedele har normalt det højeste indhold af vitamin E (Tabel 13.2).

Kemiske former af vitamin E

I naturen findes der i alt otte forskellige forbindelser med vitamin E aktivitet: RRR-α-, RRR-ß-, RRR-γ-, RRR-δ-tokoferol, RRR-α-, RRR-ß-, RRR-γ- og RRR-δ-tokotrienol. γ-tokoferol er ofte det dominerende tokoferol i vegetabilske fodermidler, men α-tokoferol har den højeste biologiske aktivitet og forekommer i de højeste koncentrationer i animalsk væv.

Syntetisk vitamin E fremstilles næsten udelukkende som all-rac-α-tokoferol (også kaldet *dl*-α-tokoferol), og på grund af den ringe stabilitet af frie tokoferoler forestres det oftest til acetat, men succinat-, nicotinat og andre ester-typer er også kendte. All-rac-α-tokoferol-acetat er således den vitamin E form, som findes i næsten alle kommercielle vitaminblandinger.

Syntetisk vitamin E fremstilles kemisk ved syntese ud fra trimetylhydroquinon (TMHQ) og isofytol, efter at isofytol er syntetiseret ud fra isoprenoider. På grund af de stereokemiske forhold i molekylestrukturen vil en syntese af α-tokoferol fra disse grundsubstanser bevirke dannelsen af otte forskellige isomere forbindelser. Det vil sige, forbindelser med samme strukturformel, men med forskellig rummelig struktur. Årsagen til dette ligger i tre asymmetriske kulstofatomer i tokoferolmolekylet. Hvert asymmetrisk kulstofatom kan give anledning til to forskellige rummelige strukturer, og tre asymmetriske kulstofatomer giver anledning til 2^3 = 8 forskellige rummelige strukturer. Det vil sige, at syntetisk α-tokoferol består af en ækvimolær blanding af alle otte isomere med 12,5 % af hver. Som tidligere nævnt har alle tokoferoler syntetiseret i naturen (i planter og alger) samme rummelige struktur og betegnes 2R, 4′R, 8′R eller blot RRR i modsætning til syntetisk α-tokoferol, der betegnes all-rac-α-tokoferol eller dl-α-tokoferol (Pryor, 1996).

Biologisk aktivitet og absorption af vitamin E

Den biologiske aktivitet af de enkelte tokoferoler er bestemt ved en føtal resorptionstest med rotter. I disse forsøg har det naturligt forekommende RRR-α-tokoferol udvist den højeste biologiske aktivitet efterfulgt af de tre andre isomere af α-tokoferol med 2R konfiguration. Dernæst følger RRR-ß-tokoferol og D-α-tokotrienol. De øvrige stereoisomere af α-tokoferol, som alle er syntetiske former, har kun ringe biologisk aktivitet. γ-tokoferol har derimod den højeste antioxidative effekt in vitro. Disse biologiske forsøg, der er udført under ekstreme fysiologiske vilkår på en bestemt dyreart og en bestemt måleparameter (resorption af fostre), er overført til alle andre dyrearter og alle andre biologiske forhold og danner grundlaget for de i dag anvendte biologiske værdier (Weiser & Vecchi, 1982).

Flere undersøgelser tyder på, at den biologiske aktivitet af den naturligt forekommende isomer RRR-α-tokoferol er undervurderet

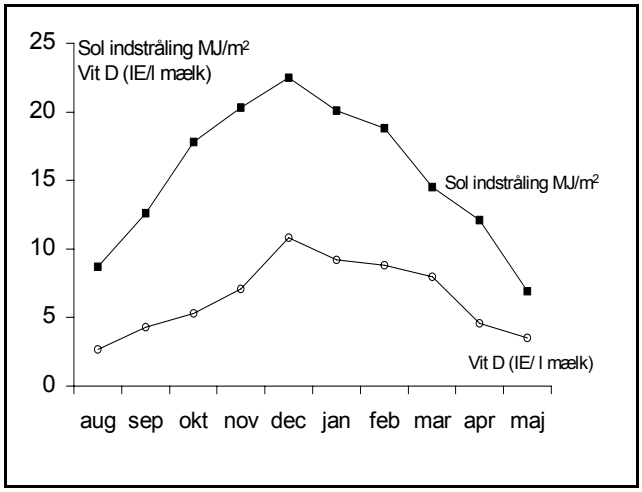
under normale produktionsforhold sammenlignet med syntetisk all-*rac*-α-tokoferol, hvilket kan forklares ved den meget kraftige biodiskrimination mellem de isomere former i kroppens transportsystemer (Mahan et al., 2000). Desuden er det vist, at der er en øvre grænse for overførslen af vitamin E til mælk. I et forsøg med 39 SDM-køer i første laktation varierede den individuelle potentielle maksimale overførsel af vitamin E til mælk fra 22-48 mg/døgn (Jensen et al., 1999).

Vitamin D

Vitamin D findes i to former i naturen. I soltørrede grønne planter optræder vitamin D_2 (ergokalciferol), mens animalske produkter som mælk og levertran indeholder vitamin D_3 (kolekalciferol). Vitamin D_3 anses for at være 3-4 gange mere aktiv end vitamin D_2.

Vitamin D er nødvendig for organismens omsætning af kalcium, for dannelse af knoglevæv og for opretholdelse af en normal kalciumkoncentration i blodet. Ved mangel på vitamin D udvikles hos kalve rakitis (engelsk syge) med utilstrækkelig kalkaflejring i knoglevævet. I udvoksede dyr udvikles sygdommen osteomalaci (knogleblødhed) med afkalkning af knoglerne. Endvidere kan der komme symptomer fra nervesystemet (mælkefeber) på grund af for lav kalciumkoncentration i blodet (Goff et al., 1991).

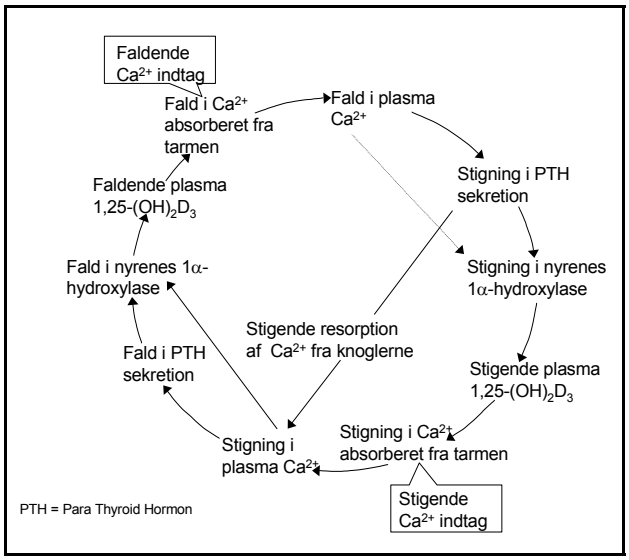
Vitamin D_3 syntetiseres i kroppen ved bestråling med sollys (ultraviolet bestråling) af 7-dehydrokolesterol, som findes i hudens vækstlag. I tempererede klimaer regnes det med, at køer syntetiserer op til 4500 i.e. pr. dag. Denne mængde anses for at være tilstrækkelig til at dække køernes behov, da der jo ikke foregår nogen nedbrydning heraf i vommen. Vitamin D_2 dannes på samme måde ved bestråling af ergosterol, som bl.a. findes i meldrøje, gær samt i soltørrede græsmarksplanter (Bieber-Wlaschny, 1988). Mælkens indhold af D-vitamin korrelerer således nøje med den mængde sollys (UV-stråler), køerne udsættes for (Kurman & Indyk, 1994) (Figur 13.1).



Figur 13.1 *Sammenhæng mellem solindstråling og vitamin D indhold i mælk hos new zealandske køer (Kurman & Indyk, 1994).*

I kroppen skal vitamin D omdannes til dens aktive former 25-hydroxy-vitamin D_3 (omdannes i leveren), og 1,25-dihydroxy vitamin D_3 (omdannes i nyrerne). Denne omdannelse reguleres af blodplasmaets koncentration af kalcium og fosfor samt paratyroidhormonet (PTH). Et ikke optimalt kalcium-fosforforhold i foderet kan således medføre vitamin D ubalance. Det ideelle kalcium-fosforforhold anses for at ligge mellem 1,3-2:1 (Bieber-Wlaschny, 1988).

Vitamin D regulerer sammen med PTH kalcium- og fosformetabolismen, specielt absorptionen af kalcium og fosfor fra tarmen samt nyrernes ekskretion af kalcium og fosfor. Figur 13.2 illustrerer samspillet mellem vitamin D_3 og kalciumomsætningen. Endvidere reguleres inkorporeringen af kalcium og fosfor i knoglerne samt turnover-hastigheden af kalcium og fosfor mellem blodet og knoglerne.



Figur 13.2 *Vitamin D og Ca^{2+}-omsætning (Fraser, 1988).*

Overgangen til laktation sætter den homeostatiske regulering af kalciumomsætningen under et voldsomt pres. Hos ældre køer kan dette voldsomme dræn af kalcium fra blodbanen og over i mælken medføre mælkefeber. Ifølge Goff et al. (1991) er hovedårsagen til mælkefeber et fald i antallet af 1,25-dihydroxycholecalciferol receptorer i vævene med alderen og dermed en manglende evne til at respondere på de kalciumregulerende hormoner. Endvidere mindskes responset af kalciummangel på 1-α-hydrolase i nyrerne, som er ansvarlig for hydroxylering af 25-dihydroxycholecalciferol til den egentlige aktive form af vitamin D (1,25-dihydroxycholecalciferol). Foder med et højt indhold af kationer, specielt natrium og kalium, tenderer til at forstærke denne effekt, mens foder med et højt indhold af anioner, specielt klorid og sulfat, modvirker denne effekt (Reinhardt et al., 1988).

Tiamin; vitamin B_1

Det systematiske navn for tiamin er 3-(4'-amino-2'-metyl-5'pyrimidylmetyl)-5-(2-hydroxyetyl)-4-metyltiazol.

Tiamin kaldes også for vitamin B_1. Tiamin findes i en nonfosforyleret form (tiamin), der er den mest udbredte form i planter, og som fosforsyreestere, der er de primære former i animalske produkter. Disse er tiamin monofosfat (TMP), tiamin pyrofosfat (TPP) og tiamin trifosfat (TTP).

Biokemiske egenskaber

Vitamin B_1 modvirker sygdommen beriberi i mennesker. Den biologisk aktive form, der er ATP-aktiveret ud fra frit tiamin ved hjælp af enzymet pyrofosfokinase, er TPP. Denne, og til dels også TTP, fungerer som co-faktorer i mindst 20 enzymatiske reaktioner, specielt decarboxyleringer. TPP indgår som en prostetisk gruppe i pyruvat dehydrogenase og α-ketoglutarat dehydrogenase i TCA-cyklen, hvor den kræves til reaktionerne, der involverer oxidative decarboxyleringer. Desuden kræves TPP også i pentosefosfatvejen (PP-vejen), hvor den fungerer i transketolase reaktioner. Derudover spiller den en stor rolle i glykolysen. De andre former af tiamin har ikke nogen betydelig biokemisk funktion. TPP's hovedfunktioner i enzymreaktioner er flytning af aktiverede aldehydgrupper. Ved tiaminmangel vil koncentrationen af pyruvat og α-ketoglutarat i blodet blive forhøjet, og hjernen vil komme til at mangle glukose som nødvendig energikilde (Gubler, 1991).

Den største nedbrydning af tiamin skyldes imidlertid anti-tiamin faktorer, der dels findes i planter, men også kan produceres mikrobielt i vommen under specielle omstændigheder, hvorved en uønsket population af tiaminaseproducerende mikrober opformeres. Drøvtyggere får normalt kun problemer med tiaminmangel, hvis foderet indeholder store mængder af sulfat, der vil ødelægge tiamin ved at kløve ringen, så der fremkommer pyrimidin- og tiazolfragmenter (Baker, 1995).

Riboflavin; vitamin B_2

Riboflavin har det systematiske navn 7,8-dimetyl-10(1'-D-ribityl)-isoalloaxazin, og der findes to fysiologisk aktive vitaminformer. De to coenzymer benævnes henholdsvis flavin adenin dinucleotid (FAD) og flavin mononucleotid (FMN), også kendt som riboflavin-5'-fosfat.

Biokemiske egenskaber

Riboflavin virker som prostetiske grupper for mange forskellige flavinenzymer, hvor de er tæt, men ikke altid covalent bundet til apoenzymerne. De fleste flavinenzymer (flavoproteiner) indeholder FAD, mens et mindre antal har FMN som prostetisk gruppe.

Flavinenzymerne virker som elektrontransportører i kulhydrat-, lipid- og proteinmetabolismen. Desuden er de involverede i biosyntesen af de langkædede fede syrer samt under dannelsen af vitamin B_6 og folinsyre til deres coenzymformer. Her katalyserer de generelle oxidationsreduktionsprocesser, ved enten enkelt- eller to-elektrontransport.

Riboflavin kan eksistere i flere redox former:

- Oxideret flavin
- Semiquinon
- Hydroquinon.

Flavin coenzymerne (FMN, FAD) transporterer blandt andet elektroner i elektrontransportkæden, hvor de reducerede flavin coenzymer ($FMNH_2$ og $FADH_2$) afgiver protoner, som ender i en reaktion, der omfatter dannelse af vand ud fra ilt.

Riboflavin findes i alle levende celler, men primært i kød-, æg- og mælkeprodukter. Riboflavins coenzymformer findes bundet til proteiner (enzymer), og disse er svært tilgængelige.

Stoffer som zink, jern, kobber, askorbinsyre og tryptofan danner komplekser eller chelatbindinger til riboflavin og nedsætter derved biotilgængeligheden af denne (Baker, 1995).

Niacin; vitamin B_3

Betegnelsen niacin dækker to vitaminformer, nikotinsyre og nikotinamid, der også indgår i co-faktorerne kaldet NAD(H) og NADP(H). De systematiske navne for de to vitaminformer er henholdsvis pyridin-3-carboxylsyre og pyridin-3-carboxamid.

Biokemiske egenskaber

Niacin findes både i plante- og dyreceller, da de alle behøver niacin co-faktorerne; NAD(H) og NADP(H), der fungerer sammen med mange af dehydrogenaserne som proton- og elektrontransportører. Disse co-faktorer spiller en væsentlig rolle i metabolismen af kulhydrater, fedtsyrer og aminosyrer. Her virker de i en lang række oxidations-reduktionsprocesser, hvor de er med i over 40 biokemiske reaktioner. NAD(H) og NADP(H) er ikke tæt bundet til enzymer. NADP(H) bruges primært som reduktionskraft til biosyntese, blandt andet af de fede syrer (Marks, 1993).

Da tryptofan biosyntetisk kan omdannes til NAD(H), skal der, når der analyseres for den tilgængelige mængde vitamin B_3, også medregnes tryptofanmængden, hvor 60 mg tryptofan er ækvivalent med 1 mg niacin. For at omdanne tryptofan til niacin kræves både pyridoxin og riboflavin, og disse to virker derfor regulerende på denne proces (Ball, 1994).

Askorbinsyre; vitamin C

Det kemiske navn for vitamin C er 2-oxo-L-threo-hexono-1,4-lactone-2,3-ene-diol. Vitamin C findes i to naturligt forekommende biologisk aktive former, L-askorbinsyre (AA) og den oxiderede form, dehydroaskorbinsyre (DHAA).

Biokemiske egenskaber
Vitamin C er mest kendt for at modvirke skørbug, hvor mangel på vitaminet indvirker på collagenbiosyntesen ved at fungere som co-faktor ved hydroxylering af prolin til 4-hydroxyprolin. Vitamin C virker også sammen med flere enzymer i elektrontransportprocesser, hvor de fleste oxidaser direkte eller indirekte kan oxidere AA. Dette kan de på grund af vitaminets mulighed for at donere en eller to elektroner, hvorved AA oxideres til DHAA.

Askorbinsyre øger optagelsen af jern i organismen og påvirker sårheling ved indvirkning på collagenbiosyntesen, som er den biosyntesevej, der påvirkes mest under mangel på vitaminet, og som kan resultere i skørbug. De fleste dyr, undtagen primater, fisk og marsvin, syntetiserer selv AA i leveren ud fra glukose via glucuronsyre (Gregory III, 1996).

Kemiske egenskaber
En af de væsentligste egenskaber ved vitamin C er dets ustabile natur. Vandige opløsninger af AA og DHAA bliver let oxideret under betingelser som:

- Basiske opløsninger
- Stærkt sure opløsninger
- (Tung-) metal ioner
- Lys
- Oxygen i opløsningen
- Nedbrydende enzymer.

AA oxideres under de ovenstående betingelser reversibelt til DHAA, mens en oxidation af DHAA, til det biologisk inaktive 2,3-diketo-L-gulonic acid, er irreversibel. Denne omdannes videre til andre inaktive former, der som oftest er mono-, di-, eller tricarboxylsyrer. Askorbinsyren oxideres let uden tilstedeværelse af en antioxidant med et lavere redox potentiale end askorbinsyre. For eksempel nedsættes oxideringen af askorbinsyre betydeligt ved tilsætning af L-cystein.

Vitamin C optages lige godt af organismen, om det bliver tildelt som syntetisk vitamin C, eller om det kommer som ascorbat i fødemidler, som for eksempel appelsinjuice. Generelt optages 80-90 % af den mængde, der fodres med (Ball, 1994).

Biotin; vitamin H
Det systematiske navn for biotin er 2'-keto-3,4-imidazolido-2-tetrahydro-thiophene-n-valeric acid. Der er tre asymmetriske kulstofatomer og derfor otte stereoisoomerer, hvoraf kun *d*-biotin har biologisk aktivitet. Ved proteolyse af biotinholdige enzymer frigives biocytin, der også er biologisk aktiv.

Biotin findes sjældent i fri form i naturen, men er bundet covalent til apoenzymerne ved en peptid binding mellem carboxylgruppen på biotin, og ε-aminogruppen på lysin. Biotin virker som prostetisk gruppe i carboxylase enzymer i syntesen af fedtsyrer, glukose i glukoneogenesen og metabolismen af propionat. Det findes mange steder som en del af acetyl CoA carboxylasen, som blandt andet i glukoneogenesen, hvor pyruvat omdannes til oxaloacetat i en ATP-afhængig carboxyleringsproces (Ball, 1994).

Der er tre forskellige typer af carboxyl transportreaktioner, hvori biotinholdige enzymer transporterer bikarbonat-ioner:

- carboxylering
- transcarboxylering
- decarboxylering.

Carboxyleringen er energikrævende, i form af ATP der hydrolyseres, mens de to andre biotinafhængige carboxylaser ikke er energikrævende.

13.7 Afslutning og perspektiver

Med den foreliggende viden er det muligt at vejlede med nogen præcision i tildelingen af de rette mængder af vitamin E og karotiner. For de øvrige vitaminer er det med den nuværende viden ikke muligt at give et differentieret bud på præcise normer. For alle vitaminers vedkommende bør man i foderplanlægningen i langt højere grad tage højde for fodermidlernes naturlige indhold af vitaminer, end det er almindelig praksis i dag. Dette forhold er specielt vigtigt i økologisk kvæghold, da anvendelsen af syntetiske vitaminer lovmæssigt er stærkt reguleret.

Fremover er der behov for at undersøge, hvor differentieret dyrenes behov er i forhold til deres produktion, fysiologiske og sundhedsmæssige status, således at der kan opstilles mere præcise normer under de forskellige produktionsforhold. Endvidere bør nye undersøgelser også fokusere på hvilke vitaminpræparationer, der vil være de mest effektive og biologisk optimale at bruge for at dække de forskellige biologiske behov så optimalt som muligt. Dette vil især have betydning under forhold, hvor dyrene er under et stærkt fysiologisk pres og samtidig har en lav grovfoderoptagelse, som for eksempel unge køer i begyndelsen af laktationen samt goldkøer.

De vandopløselige vitaminer er som oftest bundet til apoenzymer, hvor de fungerer som co-faktorer. De er bundet med forskellig affinitet til disse proteiner, nogle som integrerede dele (pantotensyre i CoA), andre er covalent bundet (tiamin), mens nogle er bundet meget løst til proteinstrukturen (niacin i form af NAD og NADP). Da der er så store forskelligheder, er det derfor svært at finde én analysemetode til bestemmelse af den totale mængde af alle vitaminerne, ligesom det er vanskeligt at forudsige biotilgængeligheden af de enkelte vitaminer.

13.8 Referencer

Alderson, N.E., Mitchel, G.E., Little, C.O., Warner, R.E. & Tucker, R.E. 1971. Preintestinal disappearance of vitamin E in ruminants. J. Nutr. 101, 655-659.

Baker, D.H. 1995. Vitamin bioavailability. In: Ammerman, C.B., Baker, D.H. & Lewis, A.J. (eds.). Bioavailability of nutrients for animals (amino acids, minerals and vitamins). Academic Press, San Diego, USA, 399-431.

Ball, G.F.M. 1994. Chemical and biological nature of the water-soluble vitamins. In: Ball, G.F.M. (ed.). Water-soluble vitamin assays in human nutrition. Chapman and Hall, London, UK, 10-98.

Bieber-Wlaschny, M. 1988. Vitamin requirements of the dairy cow. In: Garnsworthy, C. (ed.). Nutrition and lactation in the dairy cow. Butterworths, 135-456.

Brubacher, G.B. & Weiser, H. 1985 The vitamin A activity of β-carotene. Int. J. Vit. Nutr. Res. 55, 5-15.

Carlsson, J. 2000. Vitaminer til nötkreatur i ekologisk produktion. Jordbruksinformation 6, Jordbruksverket, Jönköking, Sverige, 10 pp.

Erickson, P.S., Murphy, M.R., Mcsweeney, C.S. & Trusk, A.M. 1991. Niacin absorption from the rumen. J. Dairy Sci. 74, 3492-3495.

Frase, D.R. 1988. Calcium-regulating hormones: Vitamin D in: Nordin, B.E.C. (ed.). Calcium in human biology. Springer Verlag, London, 27-41.

Gallo-Torres, H.E. 1980. Part 5A: Absorption and part 5B: Transport and metabolism. In: Machlin, L.J. (ed.). Vitamin E: a comprehensive treatise. Basic and clinical nutrition B vol. 1. Marcel Dekker, Inc. New York, 7-65.

Goff, J.P., Reinhardt, T.A. & Horst, R.L. 1991. Enzymes and factors controlling vitamin D metabolism and action in normal and milk fever cows. J. Dairy Sci. 74, 4022-4032.

Gregory III, J.F. 1996. Vitamins. In: Fennema, O.R. (ed.). Food Chemistry. Marcel Dekker, New York, USA, 531-616.

Gubler, C.J. 1991. Thiamin. In: Machlin, L.J. (ed.). Handbook of vitamins. Marcel Dekker, New York, USA, 233-282.

Hidiroglou, N., McDowell, L.R., Papas, A.M., Antapli, M. & Wilkinson, N.S. 1992. Bioavailability of vitamin E compounds in Lambs. J. Anim. Sci. 70, 2556-2561.

Jensen, S.K. & Nielsen, K.N. 1996. Distribution of tocopherols, retinol, ß-carotene and fatty acids among fat globule membrane and fat globule core in cows milk. J. Dairy Res. 63, 565-574.

Jensen, S.K., Engberg, R.M. & Hedemann, M.S. 1999a. All-*rac*-α-tocopherol acetate is a better vitamin E source than all-*rac*-α-tocopherol succinate for broilers. J. Nutr. 129, 1355-1360.

Jensen, S.K, Johannsen, A.K.B. & Hermansen, J.E. 1999b. Quantitative secretion and maximal secretion capacity of retinol, ß-carotene and α-tocopherol into cow's milk. J. Dairy Res. 66, 511-522.

Knight, T.W., Wyeth, T.K., Ridland, M. & Death, A.F. 1994 Effects of dietary carotene content on mean values and rankings of heifers for plasma carotene concentrations. N. Z. J. Agr. Res. 37, 159-165.

Knudsen, B.S., Hermansen, J.E., Jensen, S.K. & Kristensen, T. 2000. Vitamin E status i økologiske malkekvægsbesætninger. DJF Forskningsrapport nr. 27, 76 pp.

Kurman, A. & Indyk, H. 1994. The endogenous vitamin D content of bovine milk: Influence of season. Food Chem. 50, 75-81.

Landsudvalget for Kvæg. Rapport nr. 84, 1999, 47 pp.

Mahan, D.C., Kim, Y.Y. & Stuart, R.L. 2000. Effect of vitamin E sources (RRR- or all-*rac*-α-tocopheryl acetate and levels on sow reproductive performance, serum, tissue and milk α-tocopherol contents over a five-parity period, and the effects on the progeny. J. Anim. Sci. 78, 110-119.

Marks, J. 1993. Biological functions of vitamins. In: Ottaway, P.B. (ed.). The technology of vitamins in food. Blackie Academic and Professional, Glasgow, UK, 1-18.

Nielsen, N. & Ingvartsen, K.L. 2001. Niacin til malkekøer: Virkningsmekanismer og effekt på foderoptagelse, forgæringsmønster i vommen, blodparametre, produktion og risiko for fedtlever og ketose. DJF Rapport nr. 20.

Pryor, W.A. 1997. Vitamin E and carotenoid Abstracts 1996. VERIS. La Granye, Illinois, USA, 118 pp.

Reinhardt, T.A., Horst, R.L. & Goff, J.P. 1988. Calcium, phosphorus and magnesium homeostasis in ruminants. Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract. 4, 331-336.

Sommerfeldt, J.L. Napoli, J.L., Littledike, E.T. & Horst, R.L. 1983. Metabolism of orally administered [3H]-ergocalciferol and [3H]-cholecalciferol by dairy cows. J. Nutr. 113, 2595-2599.

Stapelfeldt, H., Nielsen, K.N., Jensen, S.K. & Skibsted, L.H. 1999. Free radical formation in freeze-dried, raw milk in relation to its α-tocopherol level. J. Dairy Res. 66, 461-466.

Weiser, H. & Vecchi, M. 1982. Stereoisomers of α-tocopheryl acetate. II: Biopotencies of all eight stereoisomers, individually or in mixtures, as determined by rat resorption-gestation tests. Int. J. Vitam. Nutr. Res. 52, 351-370.

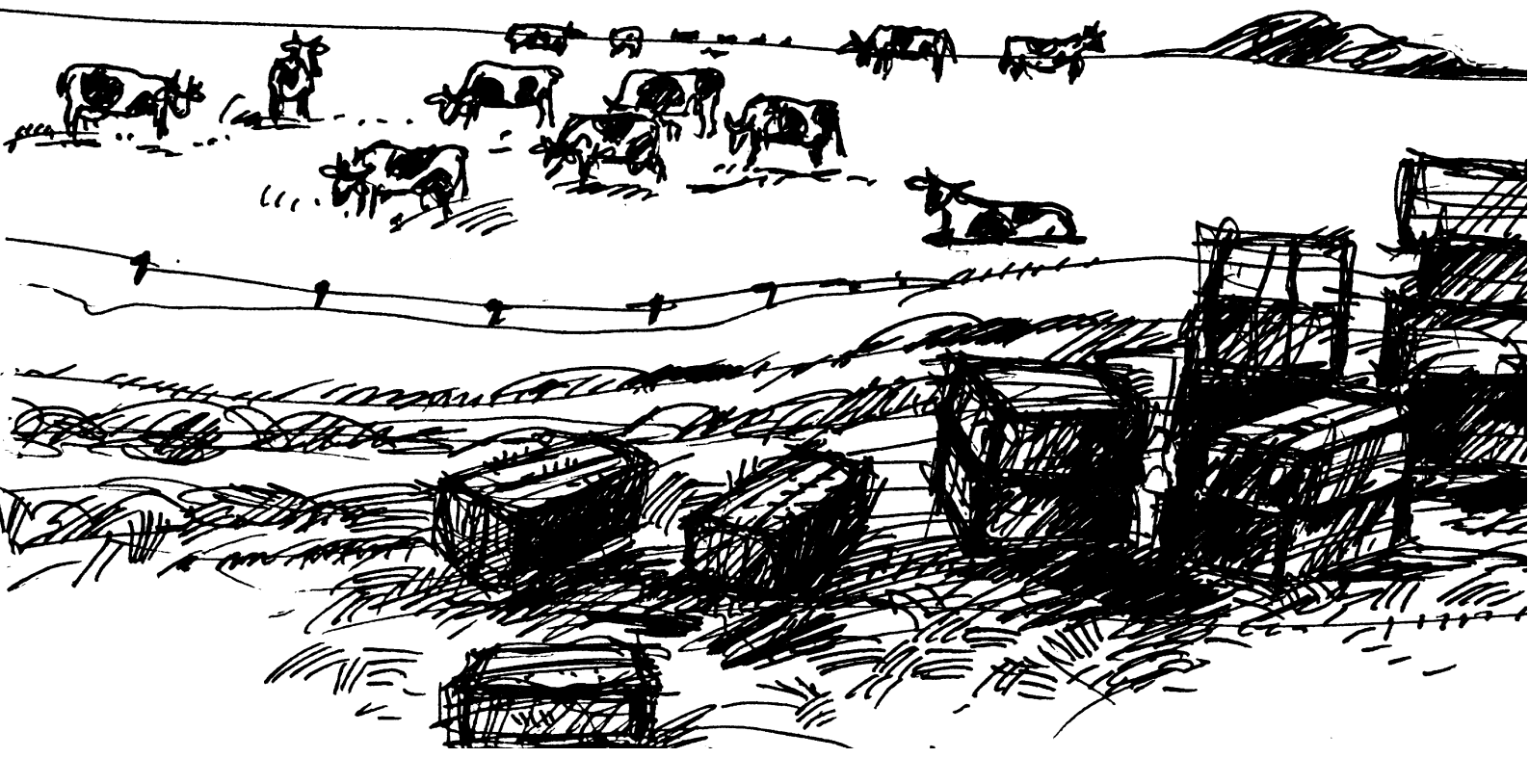
Næringsstoffernes absorption og tilgængelighed for de perifere væv

14

af Niels Bastian Kristensen [1], Lorenzo Misciattelli [2] og Allan Danfær [1]

[1] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi, Danmarks JordbrugsForskning og
[2] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi. Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering, DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

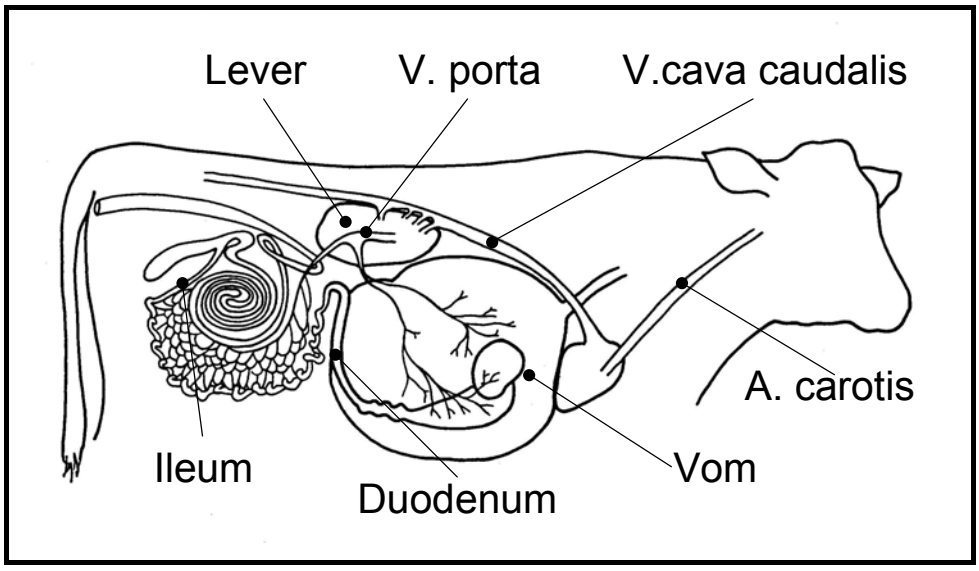


14.1 Baggrund

Splanknikusgebetet, der består af de portåredrænede væv (PDV) og leveren, fungerer som en barriere mellem foderet og dyrets interne beskyttede miljø. Splanknikusorganerne varetager bl.a. dyrets kontrol med stofudvekslingen mellem blodet og fordøjelseskanalen:

- Foderets fermentering og fordøjelse er under indflydelse af motorik og sekretion af enzymer m.m. i mave-tarmkanalens lumen
- Mave-tarmkanalens slimhinder er indrettet til mere eller mindre selektivt at optage visse næringsstoffer og helt eller delvist at omsætte næringsstoffer, der ikke kan afgives direkte til de perifere væv
- Leveren har en vigtig funktion i en yderligere ændring af de absorberede næringsstoffers sammensætning med henblik på en tilpasning til næringsstofbehovet i de perifere væv.

De portåredrænede væv, der indbefatter mave-tarmkanalens epiteler og muskulatur, pankreas, milten, mesenterielt fedt m.v., udgør 6-8 % af kropsvægten (ekskl. tarmindhold og mesenterielt fedt) (Burrin et al., 1990). Vævenes mange funktioner og kontinuerlige nydannelser (specielt i tyndtarmen) betyder, at PDV har et relativt stort energiforbrug. Ved målinger af portåre-arterie differens af O_2 er PDV-forbruget bestemt til 18-25 % af organismens samlede O_2-omsætning (Huntington, 1990). Gennemblødningen af PDV repræsenterer 31-38 % af hjertets minutvolumen og afspejler vævenes betydelige energiomsætning og behovet for transport af næringsstoffer (Hales, 1973; Huntington et al., 1990). PDV forsynes med arterielt blod via *A. celiaca*, *A. mesenterica cranialis* og *A. mesenterica caudalis*, der alle er forgreninger af den *abdominale aorta* (Habel & Clair, 1975). Det venøse blod fra PDV samles og føres til leveren via *V. porta* (Figur 14.1). Leveren forsynes herudover direkte med arterielt blod via *A. hepatica*, men af leverens totale blodforsyning bidrager portåren med omkring 80 % (Katz & Bergman, 1969a; Lomax & Baird, 1983). *Vena cava caudalis* passerer leveren i en fordybning af denne (*Sulcus venae cavae*), hvor de efferente levervener (*V. hepatica*) udmunder.

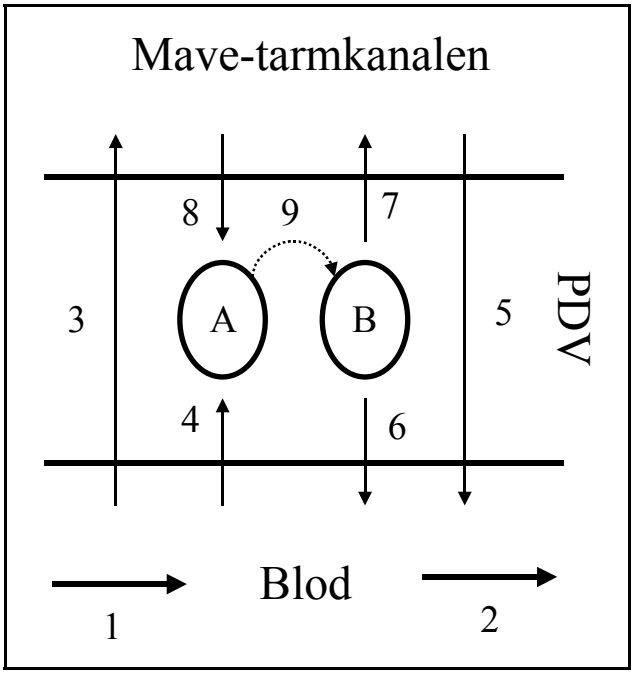


Figur 14.1 *Diagram over splanknikusorganernes vaskulære arkitektur. Figuren er venligst stillet til rådighed af D.L. Harmon, University of Kentucky, USA.*

Oxidation og omsætning af næringsstoffer i PDV og leveren er af et sådant omfang, at man ikke umiddelbart kan slutte sig til de perifere vævs forsyning med specifikke næringsstoffer ud fra dannelsen eller frigivelse af disse i fordøjelseskanalen. Formålet med nærværende kapitel er at give en kortfattet gennemgang af makronæringsstoffernes absorption og omsætning for hermed at bibringe læseren en basal indsigt i splanknikusorganernes centrale placering i drøvtyggerens næringsstofomsætning.

14.2 Absorption generelt

At absorbere betyder at optage eller opsuge en given substans, og ordet bruges generelt som betegnelse for optagelse af et næringsstof fra lumen over mave-tarmkanalens epiteler. Absorption kan også bruges mere specifikt i forbindelse med optagelse til blodet, hvilket benævnes absorption til blodet, portåreabsorption eller absorption over PDV-organerne. I litteraturen vil man ofte se absorption til blodet som estimeret som nettooptagelsen til portåreblodet (net portal appearance), der er defineret som (portal flux - arteriel flux) = portåre blodflow (l/time) x [portal koncentration (mmol/l)- arteriel koncentration (mmol/l)]. Figur 14.2 viser en generaliseret model for udvekslingen af et næringsstof mellem lumen af mave-tarmkanalen og blodet. Hver nummereret pil illustrerer en flux (mmol/time). Næringsstoffet kan transporteres fra lumen til blod (5) eller fra blod til lumen (3) uden at omsættes i epitelet. Næringsstoffet kan også absorberes fra lumen (8) eller fra blodet (4) og indgå i vævenes omsætning (A, kulstof 'sink'). Omsætning af andre næringsstoffer i vævene (B) fører i nogle tilfælde til en endogen produktion af næringsstoffet, der efterfølgende kan afgives til blodet (6) eller til lumen (7). Nettoabsorptionen til blodet er lig (2, portal flux) - (1, arteriel flux), men som det ses af figuren, er nettoabsorptionen til blodet kun lig den reelle absorption fra mave-tarmkanalen, når nettoforbruget af næringsstoffet (4) + (8) er lig nettoproduktionen (7) + (6) i PDV. Overvejelser repræsenteret ved Figur 14.2 er væsentlige i situationer, hvor (1) udgør en relativ stor fraktion af (2), hvormed (4) kan forventes at have væsentlig indflydelse på det estimat for absorptionen fra lumen, som man ofte udleder af (2) - (1). Dette er f.eks. tilfældet for acetat og glukose, af hvilke der er en relativ høj arteriel koncentration. For butyrat vil (8) forventes at være en væsentlig fraktion af (5) - (3). Dette medfører, at (6) vil være den væsentligste kilde for 3-hydroxybutyrat i PDV.



Figur 14.2 *Generaliseret model for absorption og omsætning af et specifikt næringsstof i de portåredrænede væv. Se ovenstående tekst for yderligere detaljer (modificeret efter Kristensen et al., 1996).*

Den kvantitative betydning af de enkelte absorptions- og omsætningsveje for acetat hos får (Figur 14.2), er illustreret i efterfølgende eksempel (Kristensen et al., 1996).

Flux 1 = 115 mmol/time, Flux 2 = 203 mmol/time, Flux 3 = 6 mmol/time, Flux 4 = 32 mmol/time,
Flux 6 antages at være = 0.

Portårenettoabsorption af acetat = Flux 2 – Flux 1 = 88 mmol/time.

PDV-optagelse af arterielt acetat = Flux 3 + Flux 4 = 38 mmol/time.

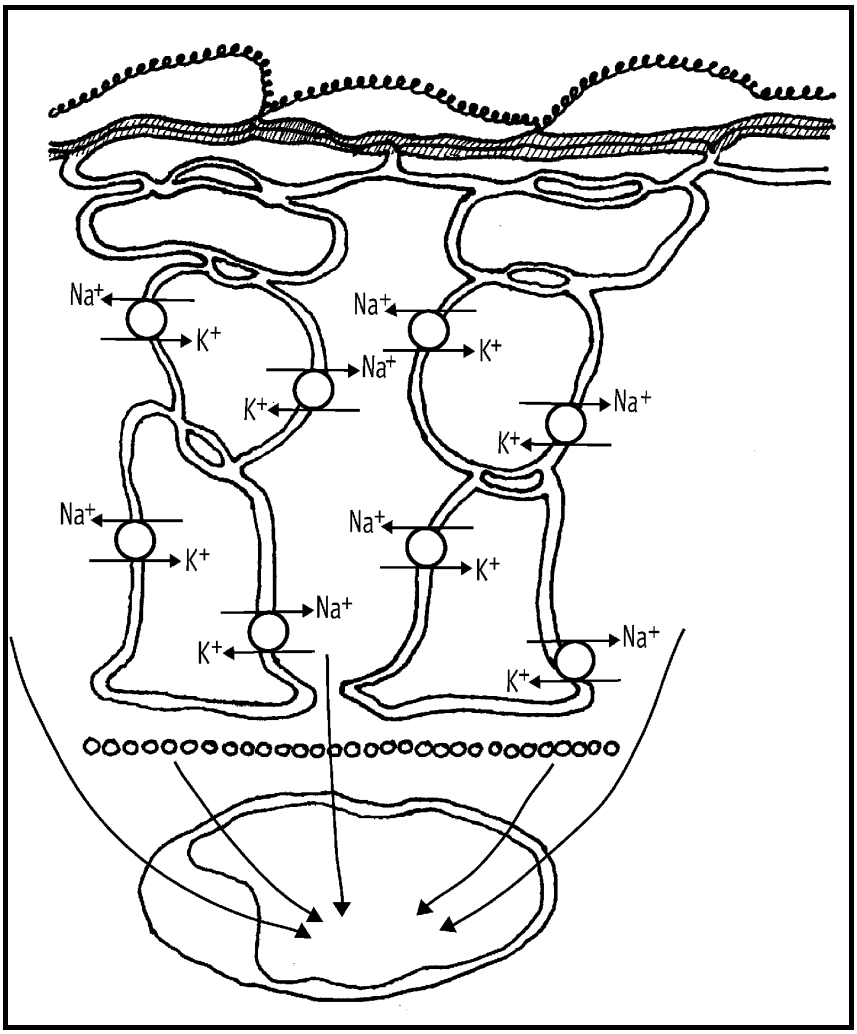
Portåreabsorption af acetat (Flux 5 – Flux 3) = Flux 2 – Flux 1 + Flux 4 = 120 mmol/time.

14.3 Absorption af kortkædede fedtsyrer

Det har været kendt gennem de seneste 50 år, at kortkædede fedtsyrer (SCFA) blev absorberet fra fordøjelseskanalen til blodet hos drøvtyggere (Barcroft et al., 1944), men absorptionsmekanismen for SCFA er endnu til debat. Også forudsigelser af mængde, sammensætning og omsætning af absorberet SCFA er endnu ufuldstændige. Absorptionsmekanismen for SCFA er interessant, fordi den har afgørende indflydelse på, hvordan drøvtyggeren kan påvirke forholdet mellem produktionen af SCFA i vommen og den resulterende koncentration af SCFA, pH m.v. Ligeledes er indsigt i vomepitelets omsætning afgørende for vurdering af mængde og sammensætning af det substrat, der stilles til rådighed for den videre omsætning i lever og perifere væv.

Formaverne er beklædt med et flerlaget keratiniseret pladeepitel (Figur 14.3; Steven & Marshall, 1970), og 97-99 % af SCFA-produktionen i formaverne absorberes eller omsættes her, mens resten (1-3 %) genfindes ved duodenum (Peters et al., 1990). Udgangspunktet for diskussion af mekanismen bag absorption af SCFA har traditionelt været passiv transport ved non-ionisk diffusion (syre med proton). Ved non-ionisk diffusion er fordelingskoefficienten mellem den fase, hvori et givent stof er opløst, og epitelets membraner afgørende for stoffets permeabilitet (P) af membranen. Nettofluxen (J) over membranen er bestemt af P og koncentrationsgradienten (ΔC) over membranen (aktivitetsforskellen) og kan udtrykkes som $J = P \times \Delta C$ (Rechkemmer, 1991). Det blev dog tidligt erkendt, at vomepitelet var meget mere end blot en simpel membran, der adskiller mave-tarmkanalen fra ekstracellulærvæsken. Dobson (1959) viste, at der var aktiv absorption af Na^+ fra vommen hos bedøvede får, og Stevens (1964) bekræftede denne observation vha. Ussing-kammerteknikken. Det er senere demonstreret, at vomepitelet indeholder en relativt høj koncentration af Na,K-ATPase (1,6-4,9 nmol g tør vægt) (Kristensen et al., 1995). Na,K-ATPasen er formentligt primært lokaliseret i epitelets basolaterale membraner (Figur 14.3).

Der er en betydelig absorption af Na^+ og SCFA fra formaverne, og in vitro undersøgelser har vist, at SCFA stimulerer epitelets Na^+-absorption (Gäbel et al., 1991; Diernæs et al., 1994). Der er dog ikke noget, der tyder på, at den aktive Na^+-absorption udnyttes til at trække SCFA over epitelet. Dette er ikke nødvendigt, idet der er en betydelig koncentrationsgradient for SCFA over epitelet. Diskussionen af SCFA-absorption kompliceres af, at SCFA modsat Na^+ er svage organiske syrer, der kan omsættes i epitelet. De første in vitro undersøgelser af SCFA-absorption mundede ud i et paradoks, idet epitelet transporterede acetat fra blod til lumen (Stevens & Stettler, 1967). Der var tilmed endogen produktion af acetat i epitelet (Stevens & Stettler, 1966).



Figur 14.3 *Vomepitelets ultrastruktur. Øverst ses de forhornede (keratiniserede) celler, der udgør epitelets fysiske afgrænsning mod indholdet i vommen. Under de forhornede celler findes epitelets diffusionsbarriere, ved hvis passage næringsstofferne optages i epitelets intracellulære rum. Næringsstoffer, der transporteres/diffunderer over epitelets basolaterale membraner, diffunderer herfra over i nærliggende blodkapillærer (efter Steven og Marshall, 1970).*

Senere resultater har bekræftet disse observationer og har vist, at epitelet håndterer acetat og propionat forskelligt fra butyrat. Ved neutralt pH er der nettosekretion af acetat- og propionat-kulstof (baseret på ^{14}C mærkede metabolitter) til lumen, når epitelet inkuberes uden nogen elektrokemisk gradient, mens der er nettoabsorption af ^{14}C-butyrat-kulstof (Sehested et al., 1999b). Forsøgene understøtter de tidligste omsætningsstudier i vomepitel, hvor det blev vist, at epitelet omsatte betydeligt mere butyrat end acetat og propionat samt nok så interessant, at mindst 50 % af den mængde butyrat, der blev omsat in vitro, blev afgivet af epitelet som 3-hydroxybutyrat og acetoacetat (Pennington, 1952). Det er derfor sandsynligt, at forskellen mellem epitelets transport af butyrat og acetat/propionat kommer til udtryk ved dannelse af 3-hydroxybutyrat og acetoacetat fra butyrat, samt at epitelet er polariseret med hensyn til transport af disse metabolitter.

Oxo- og hydroxygrupperne på ketonstofferne (af historiske årsager kaldes både acetone, acetoacetat og 3-hydroxybutyrat for ketonstoffer, selvom 3-hydroxybutyrat ikke i kemisk forstand er en keton) medfører, at disse metabolitter er væsentligt mindre lipidopløselige, og i den udstrækning transporten ikke medieres af transmembranale proteiner, er de mindre opløselige i og permeable for cellemembranerne i epitelet (Rechkemmer, 1991). Analogt med transportproblemet for ketonstoffer over vomepitelets basolaterale membraner er der en betydelig udveksling af laktat (2-hydroxypropionat) mellem muskelceller og ekstracellulærvæsken. Denne udveksling er primært medieret af en familie af laktat/proton symportere (monocarboxylat transport, MCT). Eksistensen af en monocarboxylat transporter påvises bl.a. ved, at reetablering af det intracellulære pH i muskler efter kraftig muskelaktivitet kan inhiberes vha. af inhibitorer for laktat/proton symporteren (Juel, 1997). Det er nærliggende at antage, at vomepitelet udnytter en lignende mekanisme for transport af ketonstoffer og laktat over de basolaterale membraner. Den eksperimentelle evidens findes i form af, at inhibitorer for monocarboxylat transportere kan hæmme vomepitelets udveksling af 3-hydroxybutyrat og acetoacetat med inkubationsmediet in vitro [estimeret via måling af intracellulært pH (Müller et al., 2001)] og indirekte i form af epitelets asymmetriske transport af 3-hydroxybutyrat (^{14}C-butyrat forsøgene omtalt ovenfor).

Det er meget vanskeligt at afgøre, hvorvidt transport af SCFA også medieres af transportproteiner. Der er ingen tvivl om, at SCFA vil kunne passere en dobbelt lipidmembran ved passiv diffusion, men studier af SCFA-transporten kompliceres af, at epitelets diffusionsbarriere ligger under de øverste forhornede epitellag (Henrikson & Stacy, 1971). Kendskabet til sammensætningen af epitelets kemiske diffusionsbarriere er meget beskedent, og kendskabet til de enkelte epitellags funktion og betydning for transport og omsætning i epitelet er ligeledes mangelfuldt. Absorptionen af SCFA er både in vitro (Sehested et al., 1999a) og in vivo (Thorlacius & Lodge, 1973) påvirket af pH i lumen, men dette kan ikke udelukke muligheden for en monocarboxylat transporter i forhold til non-ionisk diffusion. Det har også været overvejet, om en del SCFA transporteres af en anionbytter, f.eks. en SCFA,Cl^- eller SCFA,HCO_3^--udveksling (Kramer et al., 1996), men den eventuelle betydning af en sådan mekanisme er vanskelig at afgøre på det foreliggende grundlag.

Absorptionsmekanismen for SCFA beskrives for nærværende bedst som en massevirkningsreguleret proces. Absorptionen af SCFA fra vommen vil derfor som udgangspunkt direkte afhænge af aktivitetsforskellen for SCFA over epitelet samt af pH. Aktivitetsforskellen (koncentrationsforskellen) over epitelet vil være afhængig af koncentrationen i lumen, vommotorikken og den hastighed, hvormed SCFA fjernes fra serosasiden af epitelet. pH i lumen vil være en betydende faktor, men vi kender ikke korrelationen mellem lumen pH og pH ved vomepitelets diffusionsbarriere. Vommotorikken er utvivlsomt afgørende for absorptionen af SCFA, fordi afstandene i vommen gør diffusion meget ineffektiv. Der er indikationer for, at epitelet f.eks. ved ekstrem fodring kan nedsætte den generelle absorptionshastighed (Hinders og Owen, 1965), og at epitelets omsætning kan adapteres til forskelle i SCFA-produktionen i vommen, måske specielt af butyrat (Sehested et al., 2000).

14.4 Kvantitativ beskrivelse af kortkædede fedtsyrers absorption

I slutningen af 1960'erne var det velbeskrevet, at der i formaverne produceres SCFA svarende til en væsentlig del af drøvtygge-

rens energibehov, samt at SCFA blev absorberet og delvist omsat over formaveepitelerne (Dobson & Phillipson, 1968). Sammenhængen mellem produktionen i formaverne og absorptionen til portåreblodet var dog endnu ikke afklaret. I 1971 publicerede Bergman & Wolff et arbejde, der kom til at sætte dagsordenen for opfattelsen af SCFA-absorption frem til i dag (Bergman & Wolff, 1971). Bergman & Wolff sammenlignede produktionen af SCFA i vommen bestemt ved isotopfortynding med absorptionen af SCFA til portåreblodet og kom til det resultat, at kun 70, 50 og 10 % af henholdsvis acetat, propionat og butyrat produceret i vommen kunne genfindes i portåreblodet. Når disse resultater har stået stærkt indtil i dag skyldes det dels, at in vitro undersøgelser var i overensstemmelse med en lav genfinding (Stevens, 1970) og dels, at de eksperimentelle resultater tilsyneladende har kunnet bekræftes i en række senere undersøgelser (for review se bl.a. Seal & Reynolds, 1993; Kristensen et al., 1998).

Det er imidlertid usikkert, om konklusionen afspejler virkeligheden. Langt de fleste forsøg er baseret på den antagelse, at SCFA er slutprodukter i den mikrobielle omsætning i formaverne. Denne antagelse står i et misforhold til, at SCFA-kulstof indgår som byggesten i den mikrobielle biosyntese i vommen. Acetat-kulstof er et vigtigt substrat for dannelse af butyrat (Leng & Brett, 1966), valerat (acetat + propionat) (Gray et al., 1952) og længerekædede fedtsyrer, specielt C15 forgrenede fedtsyrer (Emmanuel et al., 1974; Kristensen, 2001). Den reelle tilgængelighed af SCFA hos drøvtyggere overestimeres, hvis SCFA indgår i den mikrobielle omsætning i fordøjelseskanalen. Hertil kommer, at Bergman & Wolffs konklusioner overført til lakterende køer forudsiger, at vomepitelet skulle have en ekstrem høj energiomsætning. Betragtes en ko (550 kg), der optager 19 kg TS/d, vil den oxidative omsætning i vomepitelet, der direkte udledes af estimaterne fra Bergman & Wolff (1971) være på højde med koens forventede samlede vedligeholdsbehov (ME-vedligehold antaget at være 380 kJ * $550^{0,75}$; forbrændingsvarme (kJ/mol) acetat 875, propionat 1528 og butyrat 2184; CRC, 1978). I dette estimat er indregnet den forventede nettoomsætning af butyrat til 3-hydroxybutyrat i vomepitelet (Krehbiel et al., 1992). En del af det acetat og propionat, der ikke genfindes i portåren, kunne være afgivet af epitelet i omlejret form. Men vomepitelet synes ikke at have nogen væsentlig funktion for de novo syntese af langkædede fedtsyrer (Ingle et al., 1972), og nogen væsentlig omlejring af propionat til laktat har ikke kunnet påvises i vomepitelet in vivo (Weigand et al., 1972; Weekes & Webster, 1975).

Produktionen af acetat i vommen hos køer fodret med lucernehø, byg og sukkerroeaffald er målt ved isotopfortynding (2-^{13}C-acetat) og fundet at være 5,5 mol pr. kg tørstof (38 % af fordøjelig energi; Kristensen, 2001). En tilsvarende simulering med modellen Karoline (Danfær, 1990) resulterede i en acetatproduktion i vommen på 59 % af den eksperimentelt bestemte værdi. Dette estimat ligger bemærkelsesværdigt tæt på typiske estimater for genfinding af acetat fra vommen bestemt ved portåreabsorption (70 % Bergman & Wolff, 1971; 54-73 % Kristensen et al., 1996). Det er desuden vist, at acetat absorberet fra en isoleret, vasket vom genfindes 100 % i portåreblodet (Kristensen et al., 2000a). Disse resultater indikerer, at det ikke er vomepitelet, der forbruger større mængder af acetat (gælder også for propionat og isobutyrat), men at den SCFA-produktion, der findes ved isotopfortynding, overestimerer nettoproduktionen. Dette skyldes formentligt, at SCFA-kulstof udveksler med en større kulstofpulje i vommen end den mængde SCFA, der er tilgængelig for absorption.

Der tegner sig derfor et helt andet billede af SCFA-omsætningen i vomepitelet end den, der har været fremherskende de seneste 30 år. Portåreabsorptionen af acetat, isobutyrat og propionat er formentligt et langt bedre estimat for nettoproduktionen af disse SCFA i fordøjelseskanalen end det, der findes ved isotopfortynding i lumen. Denne antagelse støttes af, at der er fundet en god overensstemmelse mellem den med modellen Karoline (Danfær, 1990) simulerede nettoproduktion af SCFA i mave-tarmkanalen og den faktisk målte portåreabsorption af SCFA. Opgjort i mol SCFA kulstof pr. kg TS optaget var den gennemsnitlige simulerede værdi for 39 undersøgelser med en bred vifte af drøvtyggere fra får til lakterende køer 11,9 ± 0,4 mol C / kg TS kun lidt afvigende fra den korrigerede eksperimentelle værdi på 12,3 ± 0,2 mol C / kg TS (det var bl.a. nødvendigt af korrigere for PDV-optagelse af arterielt acetat, da denne værdi kun var bestemt i få forsøg). I gennemsnit blev 45 % af den fordøjelige energi genfundet i reelt absorberet SCFA (Kristensen et al., ikke publiceret).

14.5 Omsætning af mellem- og langkædede fedtsyrer i formaveepitelet

I modsætning til acetat, propionat og isobutyrat sker der en betydelig omdannelse af butyrat og længerekædede SCFA i vomepitelet. Denne omsætning ved β-oxidation eller partiel β-oxidation (Annison et al., 1963) synes at være en central funktion ved epitelet og et eksempel på en biokemisk barrierefunktion. Som nævnt ovenfor, observerede allerede Pennington (1952), at vomepitelet havde en stærk præference for omsætning af butyrat. Denne præference for butyrat og længerekædede SCFA skyldes, at den acyl-CoA syntetase (thiokinase), der 'aktiverer' syrerne, har ringe affinitet for acetat og propionat. Flere studier har vist, at den omsætning af acetat og propionat, der observeres, når epitelet ikke er inkuberet med butyrat in vitro, hæmmes betydeligt, når butyrat tilføres inkubationsmediet (Ash & Baird, 1973; Harmon et al., 1991). Disse resultater er derfor i overensstemmelse med, at epitelet ikke omsætter større mængder af acetat og propionat in vivo. Det er derfor ikke overraskende, at butyrattilførsel in vivo, hvor der altid vil være en naturlig butyratabsorption, ikke påvirker portåregenfindingen af acetat og propionat (Kristensen et al., 2000b). Der er derimod påvist en markant interaktion mellem epitelets omsætning af butyrat og valerat in vivo (Kristensen et al., 2000b).

Som angivet ovenfor, er nettoproduktionen af SCFA i vommen bestemt ved isotopfortynding formentlig overestimeret. Isotopfortynding giver derimod et tal for den totale flux af kulstof gennem SCFA-puljen i formaverne. Forskellen mellem estimatet fundet ved isotopfortynding og den reelle nettoproduktion er dermed et estimat for, hvor stor en del af de dannede SCFA, der indgår i den mikrobielle omsætning. Det er derfor væsentligt at få belyst, hvilke mikrobielle processer SCFA-kulstoffet indgår i. En af mulighederne er, at SCFA indgår i dannelsen af mellem- og langkædede fedtsyrer (MCFA og LCFA). Weisbjerg et al. (1992) fandt hos køer fodret med henholdsvis 8,6 og 12,6 kg TS/d af en diæt med lavt fedtindhold en nettobalance over vommen af MCFA + LCFA på henholdsvis 34 og 25 g fedtsyrer/d. Ved direkte ekstrapolation af acetatproduktionen fra eksemplet i Tabel 14.1 og ved at antage, at substratet for de novo syntesen af disse fedtsyrer i vommen er acetat i ligevægt med den frie acetatpulje, svarer fedtbalancen over formaverne til 2-5 % af acetatomsætningen. Det er dog ikke utænkeligt, at yderligere en del af det kulstof, der udveksler med acetatpuljen i vommen, absorberes som MCFA over formaveepitelet. MCFA, der modsat LCFA er svagt vandopløseligt, kan muligvis absorberes fra vommen, men kendskabet til den

kvantitative betydning er endnu ufuldstændig (Jenkins, 1993). Det er påvist, at vomepitelet kan oxidere palmitinsyre ($C_{16:0}$) in vitro (Jesse et al., 1992). Wu et al. (1991) kunne vise et betydeligt tab af fedtsyrer med en kædelængde på C_{14} og kortere over formaverne in vivo, men Wu & Palmquist (1991) fandt, at der også ved in vitro inkubation af vomvæske var et betydeligt tab (delvist ved kædeforlængelse) af C_{14} og kortere syrer.

Det kan konkluderes, at vomepitelet kun i meget begrænset omfang omsætter korte SCFA (acetat, propionat og isobutyrat), mens butyrat og længerekædede SCFA omsættes effektivt ved fuldstændig eller partiel oxidation. Vomepitelet optager formentligt ikke betydende mængder af LCFA in vivo, men for gruppen af mellemkædede fedtsyrer (C_6 - C_{12}) kunne absorption og omsætning i vomepitelet være af kvantitativ betydning og dermed forklare en del af kulstoffluxen gennem SCFA-puljen i formaverne.

14.6 Ammonium og urea udveksling mellem blodet og mave-tarmkanalen

Drøvtyggerens formavesystem giver mulighed for at udnytte foderets ikke-protein-kvælstof (NPN) som substrat for den mikrobielle aminosyre-/proteinsyntese. NPN kan dermed bidrage til drøvtyggerens proteinforsyning. En konstant forsyning med NH_3 er afgørende for væksten af en række bakteriestammer i vommen, og 40-95 % af N i vombakterier stammer fra NH_3 (Nolan, 1993). Vommen tilføres NH_3 ved deaminering af aminosyrer i vommens protozoer og bakterier (Russel et al., 1991; Wallace, 1996) samt ved hydrolyse af urea og nukleinsyrer m.v. Ammonium optages hovedsageligt fra vomvæsken ved mikrobiel vækst og ved absorption til blodet. Ammonium omsættes til urea i leveren, og urea kan fra blodet overføres til formaverne via spyttet, transporteres direkte fra blod til formaver samt blind- og tyktarm eller udskilles i urinen. Udvekslingen af urea og NH_3 mellem blod og lumen af mave-tarmkanalen via leveren betegnes som det ruminohepatiske kredsløb. Det ruminohepatiske kredsløb udjævner delvist N-forsyningen til vommens mikroorganismer over døgnet ved asynkron tildeling af N-rige og kulhydrat-rige foderkomponenter (Sinclair et al., 1995). Under danske forhold er denne problematik specielt relevant, hvor man kombinerer afgræsning med staldfodring og ønsker at begrænse foderrationens N-overskud (Hvelplund et al., 1999).

Traditionelt har den direkte udveksling af NH_3 og urea mellem blod og lumen været diskuteret ud fra en antagelse om, at transporten af begge stoffer foregik ved passiv diffusion (Houpt, 1970; Nolan, 1993; Rémond et al., 1996). Implikationerne af denne antagelse er en forventning om, at nettotransporten af NH_3 og urea mellem blod og lumen kan beskrives ved koncentrationsforskellen af henholdsvis NH_3 (funktion af NH_4^+-koncentration og pH) og urea over formaveepitelerne. Generelt er den forventede liniære sammenhæng vanskelig at påvise for NH_3 (Rémond et al., 1996) og endnu mere varierende for urea (Houpt, 1970). Nettotransporten af urea er f.eks. meget følsom over for ureaseaktiviteten på vomvæggen (Houpt, 1970; Rémond et al., 1993), hvilket vanskeligt kan forklares ud fra en antagelse om passiv diffusion. Et andet eksempel på data, der er vanskelige at indeholde i teorien om passiv diffusion, er fra forsøg med får, hvor stigende eller tendens til stigende blodflow i vomarterierne forårsaget af intraruminal infusion af butyrat eller NH_3 medførte faldende transport af urea fra blod til lumen, hvorimod stigende blodflow forårsaget af intraruminal infusion af NaCl eller CO_2 fulgtes af stigende ureatransport fra blod til lumen (Rémond et al., 1993). Allerede Houpt (1970) diskuterede det forhold, at den højere lipidopløselighed af NH_3 sam-

menholdt med urea betød, at NH_3 passerer cellemembraner ca. 25 gange hurtigere end urea. I et foregående afsnit (14.3) diskuterede vi, om transportproteiner for facilitering af SCFA-absorption var af betydning i vomepitel. Til sammenligning er selv den mest polære af SCFA, acetat, langt mere tilbøjelig til at opløses i cellemembraner end urea. Acetat er på syreform blandbar med æter, mens urea er praktisk talt uopløselig i æter. Gennem de senere år er opfattelsen af ureatransport ændret fra at være betragtet som en proces baseret på passiv diffusion til en proces, der medieres af en række faciliterende transportmekanismer. Disse transportmekanismer findes primært beskrevet i forbindelse med tubulær transport af urea i nyrerne (Edwards & Pallone, 1997; Sands, 1999). Det vil med rimelighed kunne antages, at faciliterende eller aktive transportmekanismer for urea kunne være afgørende for transport af urea over mave-tarmkanalens epiteler. Dette betyder, at ureatransporten formentligt er underlagt regulerende mekanismer med længere eller kortere respons tid. Før vi kan beskrive disse transportmekanismer og deres regulering, vil vi derfor kun kunne forudsige den kvantitative transport af urea over epitelerne med betydelig usikkerhed. For NH_3 gælder ligeledes, at ikke kun NH_3 kan passere epitelet ved passiv diffusion, men også NH_4^+-ionen kan absorberes (Bödeker & Kemkowski, 1996). Den kvantitative betydning af denne mekanisme er endnu uafklaret.

Absorptionen af NH_3 kan være betydelig, og i litteraturen findes estimater for andelen af foder N, der absorberes som NH_3 i intervallet fra 47 % (Reynolds et al., 1988a) til 67 % (Reynolds & Huntington, 1988). En betydelig del af det absorberede NH_3 vil blive ført tilbage til mave-tarmkanalen som urea. Variationsbredden i recirkuleringen af absorberet NH_3-N i form af urea, [40-94 % (Reynolds et al., 1988a; De Visser et al., 1997)] indikerer, at nettooverførslen af N i NH_3 og urea mellem blod og lumen kunne være delvist reguleret afhængig af behovet/forbruget af NH_3 i den mikrobielle biosyntese (jf. kapitel 10).

14.7 Absorption af aminosyrer

Den luminale tyndtarmsmembran indeholder en række Na-afhængige og Na-uafhængige transportproteiner for aminosyrer (Hopfer, 1987; Christensen, 1990) samt transportproteiner for peptid-absorption (Backwell et al., 1995). Mindre peptider absorberet af enterocytterne forventes hydrolyseret og afgivet som monomere aminosyrer til blodet. Denne opfattelse har dog været genstand for en del diskussion i de senere år, idet der er fremlagt resultater, der tyder på en betydelig absorption af peptidbundne aminosyrer over PDV, specielt fra formaverne. På den ene side hævder nogle, at de kan vise en betydelig absorption af peptider (Seal & Parker, 1991; Webb et al., 1992), hvorimod andre ikke kan (Backwell et al., 1997; Rémond et al., 2000). En del af forklaringen på uoverensstemmelsen er applicering af forskellige analytiske metoder. Der er dog stigende erkendelse af, at peptidbundne aminosyrer spiller en rolle for udvekslingen af aminosyrer mellem organer, bl.a. forsyningen af mælkekirtlen (Backwell, 1994; Backwell et al., 1996). Derfor er det heller ikke utænkeligt, at der over PDV kan være en kvantitativt betydende nettoflux af peptider/proteiner, men området fordrer videre undersøgelser.

14.8 Portåregenfinding af essentielle aminosyrer

Et simpelt, men væsentligt spørgsmål er: Hvordan er sammenhængen mellem mængde/sammensætning af aminosyrer absorberet fra tarmen og mængde/sammensætning af

aminosyrer afgivet til portåreblodet? Heldyrsudnyttelsen af absorberede essentielle aminosyrer (EAA, essential amino acids) er bestemt til 54-57 % ved vækst hos grise (lysin, metionin og treonin) (Jørgensen et al., 1988), 50-59 % ved vækst hos lam (MacRae et al., 1995) og 47-56 % ved mælkeproduktion hos køer (Misciattelli et al., ikke publiceret). Portåregenfindingen af absorberede EAA må derfor umiddelbart forventes at være på mindst samme niveau. Det er derfor bemærkelsesværdigt, at den gennemsnitlige portåregenfinding af absorberede essentielle aminosyrer er bestemt til 43 % (Tagari & Bergman, 1978) og 69 % (MacRae et al., 1997a) hos får og hos kvæg til 64 % (Berthiaume, 2001). Forskellen i genfindingen mellem de to forsøg med får kan formentlig delvist tilskrives, at Tagari & Bergman (1978) alene bestemmer plasmaflowet af aminosyrer, hvilket underestimerer absorptionen (Heitmann & Bergman, 1980).

Spørgsmålet er imidlertid, hvordan drøvtyggeren kan udnytte 47-59 % af de absorberede EAA til vækst og mælkeproduktion samtidigt med, at der ikke overføres mere end 43-69 % af de absorberede EAA til portåreblodet? En umiddelbar forklaring kunne være, at PDV er de kvantitativt mest betydende væv for katabolisering af essentielle aminosyrer i organismen. Denne hypotese står dog i misforhold til, at det ikke hidtil har været muligt at påvise nogen betydende aktivitet af nøgleenzymer for katabolisering af essentielle aminosyrer i tarmepitelet, men disse undersøgelser kan have været påvirket af manglende inhibering af proteolystiske enzymer (Wu, 1998). Udskillelse af store mængder endogent protein kan ikke forklare den manglende absorption – ikke fordi denne udskillelse ikke er af kvantitativ betydning (Fuller & Reeds, 1998), men fordi forsøgsdesignet tager højde for denne udskillelse ved at beregne input som nettooptagelsen fra tyndtarmen.

MacRae et al. (1997a) målte absorptionen af EAA over PDV som helhed og over den del af PDV, der drænes via *V.mesenterica* (primært tyndtarmen) forkortet MDV. Forfatterne fandt overraskende, at MDV-nettotilførslen af EAA var af samme størrelse som EAA-optagelsen fra tarmen. Dette resultat sammenholdt med, at PDV-nettotilførslen var 63 % af MDV-tilførslen, bringer forfatterne til at konkludere, at tyndtarmen ikke er nettoforbruger af EAA, men at formaver samt blind- og tyktarm må være nettoforbrugere af betydelige mængder EAA. Som følge heraf skulle alle aminosyrer, der omsættes i PDV, være optaget fra det arterielle blod (flux 4, Figur 14.2). Disse konklusioner er opsigtsvækkende, men dels er målinger og næringsstof-flux i *V.mesenterica* præget af betydelig variation, og dels drænes den craniale del af pankreas via *V.gastroduodenalis*, hvorfor pankreasoptagelsen af EAA fra blodet kun delvist indregnes i den massebalance, der opstilles for MDV. MacRaes konklusioner må derfor tages med forbehold, og andre resultater af samme forfattere (MacRae et al., 1997b) viser en 'first pass' tilbageholdelse på ca. 20 % af ^{13}C-mærkede essentielle aminosyrer, der optages fra tyndtarmen (flux 8, Figur 14.2). Dette betyder, at tyndtarmsepitelet omsætter EAA direkte optaget fra lumen, men hvis MDV ikke er nettoforbruger af EAA, kunne disse være midlertidigt indbygget i sekreter eller tarmceller for senere at blive fordøjet og reabsorberet. Data fra svin, hvor optagelse af aminosyrer (Thr, Lys, Leu, Ile, Phe, Val og Met) med foderet blev sammenholdt med tilførslen til portåreblodet, viste en gennemsnitlig portåregenfinding af EAA på 65 % (Reeds et al., 1999). Data fra svin er derfor i overensstemmelse med data fra får.

14.9 Portåregenfinding af ikke-essentielle aminosyrer

Tyndtarmsepitelet omsætter størstedelen af det glutamat, glutamin og aspartat, der ab-

sorberes fra tarmen (Windmueller, 1982; Reeds et al., 1996). Omsætningen af disse aminosyrer dækker en væsentlig del af tarmmucosaens energibehov, idet de udgør op imod 25 vægt % (O'Mara et al., 1997) af de absorberede aminosyrer. I overensstemmelse hermed genfindes ca. 60 % af glutamin-kulstoffet som CO_2 i portåren (Windmueller, 1982). Omvendt genfindes mere alanin i portåreblodet end det, der absorberes fra tarmen. I en række forsøg med grise er der genfundet i gennemsnit 210 % af den absorberede mængde alanin i portåreblodet (Reeds et al., 1999). Hos får fandt Tagari & Bergman (1978) 86 % af det absorberede alanin i portåren. Resultatet fra denne undersøgelse er lavt formentligt pga., at alene plasma-aminosyrer medregnes. Alanin-kulstoffet stammer formentligt ligesom størstedelen af laktattilførslen til portåreblodet fra arterielt glukose (Stoll et al., 1999). Reelt forbruges herved glukose til transport af N fra tarmen til leveren.

Tyndtarmsepitelets ekstensive omsætning af glutamin og tilgængeligheden af dette substrat under forskellige ernæringsmæssige betingelser har været genstand for mange eksperimentelle undersøgelser (Burrin & Reeds, 1997; Watford, 1999). Glutamin har et amidbundet kvælstofatom på carbonylgruppen på C5, der er af betydning for biosyntese af bl.a. puriner, pyrimidiner og hexosaminer (Bender, 1985). Syreformen af glutamin er glutamat, som er den eneste aminosyre, der i organismen kan dannes direkte ved reduktiv aminering af dens ketosyre (α-ketoglutarat). Til trods for at glutamat er en central metabolit i den intermediære omsætning er stoffet giftigt i høje koncentrationer (Schaumburg et al., 1969), formentligt fordi glutamat også fungerer som neurotransmitter i hjernen. Hos får fastet i 24 timer udgjorde PDV-omsætningen af arterielt glutamin 47 % af glutaminomsætningen i hele dyret (Gate et al., 1999). Fem procent af den samlede NH_4^+-afgivelse over PDV stammede fra glutamin-amid-N optaget fra det arterielle blod, hvilket svarer til, at 24 % af glutamin-amid-N optaget fra det arterielle blod genfindes i portåreblodet som NH_4^+. Arbejdet af Gate et al. (1999) understreger den biosyntetiske betydning af glutamin-amid-N, idet der hos får aflivet efter intramesenteriel infusion af 5-^{15}N-glutamin (dvs. amid N var mærket med ^{15}N) kunne genfindes 81 % ^{15}N i protein, 3,6 % i RNA og 2,1 % i DNA.

PDV har afgørende betydning for tilgængeligheden af aminosyrer absorberet fra tarmen. For en række aminosyrers vedkommende (alanin, glutamin, glutamat og aspartat) er omsætningen i PDV så betydende, at man vanskeligt kan sige, at den tilgængelige pulje i dyret er udtryk for absorption fra fordøjelseskanalen. Portåreabsorptionen af de øvrige ikke-essentielle og essentielle aminosyrer svarer i forskellige undersøgelser gennemsnitligt til 40-70 % af absorptionen fra tarmen. Det må betragtes som usikkert, hvorvidt peptidbundne aminosyrer bidrager væsentligt til portåreabsorption af aminosyrer.

14.10 Proteineksport fra de portåredrænede væv

Der udveksles peptidbundne aminosyrer mellem organer, som omtalt ovenfor, men der hersker endnu betydelig usikkerhed om den kvantitative betydning af denne udveksling, specielt hvad angår PDV. Der vil dog med sikkerhed være et aminosyreforbrug til syntese af apoprotein for dannelse af chylomicroner og VLDL (very low density lipoprotein), der transporterer langkædede fedtsyrer fra fordøjelseskanalen til de perifere væv.

Et estimat for den kvantitative betydning af apoproteinsyntesen for aminosyrebalancen over PDV kan beregnes på baggrund af det tidligere omtalte forsøg af MacRae et al.

(1997a). Det antages, at 50 % af æterekstraktet af lucerne er triacylglycerol (ca. 3 % af TS, Fodermiddeltabel, 1997), at mikrobielt stof dannet i vommen indeholder 10 % triacylglycerol (Storm & Ørskov, 1983), at fedtsyrerne i triacylglycerol alle er af kædelængde > C12, at lipoproteinerne indeholder 80 % triacylglycerol og 5 % protein (Bauchart, 1993), samt at apoproteinerne kun består af de aminosyrer, der er bestemt i forsøget af MacRae et al. (1997a) (leucin, valin, lysin, treonin, isoleucin og fenylalanin). Flere af disse forudsætninger, f.eks. aminosyresammensætningen, vil overvurdere forbruget, og de beregnede 5 % af absorptionen fra tarmen vil derfor være et maksimalt estimat.

14.11 Absorption af mellem- og langkædede fedtsyrer fra tyndtarmen

I kemisk og fysiologisk forstand dækker betegnelsen fedtsyrer over en meget heterogen gruppe af forbindelser. Traditionelt deles de kvantitativt mest betydende fedtsyrer i kortkædede fedtsyrer (SCFA; C_2 - C_5), mellemkædede fedtsyrer (MCFA; C_6 - C_{12}), langkædede fedtsyrer (LCFA; C_{14} - C_{18}) og meget langkædede fedtsyrer (VLCFA; C_{20} – C_{24}), uden at grupperne kemisk og fysiologisk kan afgrænses præcist. Der er meget stor forskel på polariteten og dermed vandopløseligheden af de forskellige grupper af fedtsyrer. Blandt SCFA er de korteste syrer fuldstændigt blandbare med vand, MCFA er akkurat så vandopløselige, at de ved lave koncentrationer kan transporteres i vandig opløsning, mens LCFA er praktisk taget uopløselige i vand.

I tyndtarmen emulgeres MCFA og LCFA i blandingsmiceller (Nielsen & Krukow, 1996), der kan opløses i det stillestående vandlag på epitelets overflade, og herfra passerer fedtsyrerne mucosamembranen ved diffusion og/eller medieret af transportproteiner (McArthur et al., 1999). MCFA vil primært transporteres til portåreblodet ved diffusion, hvorimod LCFA optages af lymfen som lipoproteinkomplekser. Umiddelbart kan det synes vanskeligt at forklare, hvordan MCFA sendes videre til portåren, mens LCFA kan tilbageholdes og indgå i et komplekst reaktionsmønster før afgivelse til lymfe og blod. LCFA er så lidt vandopløselige, at de vil adsorberes til og interagere med den meget høje koncentration af protein og membranstrukturer i cellen, og derfor er det både muligt og nødvendigt at kontrollere LCFA via proteiner med høj affinitet for LCFA. Ligesom albumin er af afgørende betydning for transport af langkædede frie fedtsyrer (NEFA) i plasma (Ashbrook et al., 1975), findes der intracellulære proteiner (FABP, fatty acid binding protein), der binder LCFA (Arighi et al., 1998). I cytosolen aktiveres LCFA via acyl-CoA syntetaser til LCFA-CoA og transporteres via acyl-CoA bindingsproteiner til forskellige celleorganeller (McArthur et al., 1999). I enterocytterne reesterificeres fedtsyrerne til triacylglycerol. Hos drøvtyggere vil processen i tarmmucosaen svare til triacylglycerolsyntesen i fedt- og levervæv, idet triacylglycerol hos drøvtyggere hydrolyseres i formaverne (Noble, 1978). Drøvtyggere absorberer derfor ikke nogen betydende mængder af 2-monoacylglycerol, men må syntetisere triacylglycerol ud fra glycerol-3-fosfat. Glycerol-3-fosfat dannes ved reduktion af glykolyseintermediæren dihydroxyacetone, og der bruges derfor glukose til reesterificering af LCFA i enterocytterne hos drøvtyggere. Lipoproteinerne består af en række komponenter, apoprotein, triacylglycerol, fosfolipid samt kolesterolestre og afgives fra enterocytten via exocytose efter den afsluttende aggregering i det endoplasmatiske reticulum og golgiapparatet. Den største del af lipoproteinerne transporteres med lymfen til det venøse blod via *ductus thoracicus*, men muligvis absorberes også en del lipoproteiner med *V.porta* ved høj fedtabsorptionshastighed (Hocquette & Bauchart, 1999).

Der er ikke grundlag for at forvente noget væsentligt tab af MCFA eller LCFA i enterocytterne, og den eneste betydende metaboliske omlejring i enterocytterne er formentligt desaturase aktivitet. In vitro forsøg indikerer, at 7-9 % af det absorberede stearinsyre (C18:0) genfindes umættet i lipoproteinerne (Noble, 1978).

14.12 Absorption af kulhydrat

Den mikrobielle omsætning af foderet i formaverne betyder alt andet lige, at tyndtarmen tilføres væsentligt mindre mængder af α-bundet glukose hos drøvtyggere sammenlignet med ikke-drøvtyggere. Desuagtet absorberes betydelige mængder af glukose hos preruminante kalve, og drøvtyggeren bevarer evnen til at opregulere aktiv (Na-koblet) glukoseabsorption via SGLT-1 (glukosetransporter), når tyndtarmstilførslen af glukose øges (Shirazi-Beechey et al., 1995). Begrænsningen for absorption af glukose hos drøvtyggere ligger formentligt ikke i absorptionskapaciteten for glukose, men i tilførslen af α-bundet glukose til tarmen og i hydrolyse heraf (Seal & Reynolds, 1993). Nettoabsorptionen af glukose til portåren er generelt negativ hos drøvtyggere, der ikke fodres med betydelige mængder af majsstivelse (Huntington et al., 1983; Reynolds & Huntington, 1988; Reynolds et al., 1988). I adskillige undersøgelser har majsstivelse været søgt anvendt som en effektiv energikilde, der minimerer forgæringstabet for rationen, og i foderrationer med betydende mængder af majsstivelse findes generelt en positiv nettoabsorption af glukose til portåreblodet (Huntington et al., 1980; Goetsch & Ferrell, 1995; Perry et al., 1994). Negativ nettoabsorption af glukose til portåren er dog ikke lig med ingen tarmabsorption af glukose, fordi der er et betydeligt forbrug af glukose i PDV (flux 4, Figur 14.2). Hos får omsættes i PDV 20-28 % af den totale glukoseproduktion (Bergman et al., 1970; Van der Walt et al., 1983; Balcells et al., 1995). Omsætningen af glukose giver dog kun et beskedent energetisk bidrag til PDV, da langt hovedparten omsættes ved glykolyse, og en stor del genfindes som laktat og alanin (Stoll et al., 1999) samt i glyceroldelen af triacylglycerol.

14.13 Kvantitativ næringsstofomsætning i PDV og nettoabsorption til portåreblodet

Tabel 14.1 viser nettooptagelsen fra fordøjelseskanalen og nettotilførslen til blodet af næringsstoffer (mol C/d og mol N/d). Nettooptagelsen af næringsstoffer fra mave-tarmkanalen er estimeret for en ration bestående af (i % af TS): 65 kløvergræsensilage (521), 15 rapskage (145) og 20 byg (201) ved anvendelse af simuleringsmodellen Karoline v.5 (Danfær, 1990). Koen, hvis omsætning simuleres, forventes at veje 550 kg og give 30 kg mælk. Foderoptagelsen er 19,1 kg TS/d. Beskrivelsen af vomomsætningen i modellen baseres på vommens tilførsel af potentielt nedbrydeligt kulhydrat og fordelingen af dette mellem forgæring, optagelse i vommikrober eller passage fra vommen. I modellen anvendes statiske forgæringsligninger til beregning af fordelingen af det forgærede kulstof mellem de enkelte SCFA, metan og CO_2. Denne fremgangsmåde har, som omtalt ovenfor, vist sig brugbar til forudsigelse af den overordnede tilgængelighed af SCFA-kulstof, men er upræcis til bestemmelse af sammensætningen af SCFA produceret i fordøjelseskanalen (Baker & Dijkstra, 1999). Estimatet for SCFA-fordelingen i Tabel 14.1 må derfor tages med forbehold. Nettoafgivelsen til portåreblodet i Tabel 14.1 er baseret på gennemgangen af de portåredrænede vævs omsætning som præsenteret gennem kapitlet. Herudover er bl.a. acetatforbruget og glukoseforbruget i PDV baseret på Reynolds et al., (1988a og b).

Tabel 14.1 *Absorption og omsætning af de kvantitativt mest betydende næringsstoffer hos en ko, der vejer 550 kg, yder 30 kg mælk/d og æder 19,1 kg TS/d*

Art	Nettoabsorption fra lumen	Nettooptagelse i de portåredrænede væv	Nettoabsorption til portåren
		mol C / d	
Vom - total C i foder 697,6			
Acetat	137,5	29,0	108,4
Propionat	65,6	3,3	62,4
Butyrat	51,8	38,9	13,0
3-hydroxybutyrat	-	-13,0	13,0
Metan	25,5	-	-
CO_2	68,3	-	-
Urea	-3,1	-	-3,1
Duodenum - total C input 351,9			
Glukose	4,1	13,7	-9,6
Laktat	-	-5,4	5,4
LCFA [1)]	58,2	-	se triglycerid
Glycerol	-	-3,6	se triglycerid
Triglycerid		-	61,9
EAA	9,8	12,0	27,9
Alanin	4,7	-4,7	9,3
Glutamat	8,6	7,7	0,9
Rest NEAA	22,6	6,8	15,8
Blind- og tyktarm - total C input 214,0			
Acetat	16,2	3,2	13,0
Propionat	4,8	0,2	4,6
Butyrat	4,8	3,6	1,2
3-hydroxybutyrat	-	-1,2	1,2
Metan	1,9	-	-
CO_2	7,6	-	-
Urea	-1,7	-	-1,7
Fæces - total C 180,5			
SUM - C	517,2	90,5 (17,5 %)	323,4 (62,5 %)
		mol N / d	
Vom - total N i foder 41,1			
NH_3/NH_4^+	5,7	-	5,7
Urea	-6,1	-	-6,1
Duodenum - total N input 41,5			
NH_3/NH_4^+	3,1	-5,7	8,8
EAA [2)]	8,5	2,5	5,9
NEAA [3)]	11,5	3,2	8,4
Blind- og tyktarm - total N input 18,4			
NH_3/NH_4^+	9,2	-	9,2
Urea	-3,4	-	-3,4
Fæces - total N 12,6			
SUM - N	28,6	0	28,6

[1)] Ved udregning af glycerolbehovet for triglyceridsyntese antages LCFA at være palmitinsyre (dvs. C16)

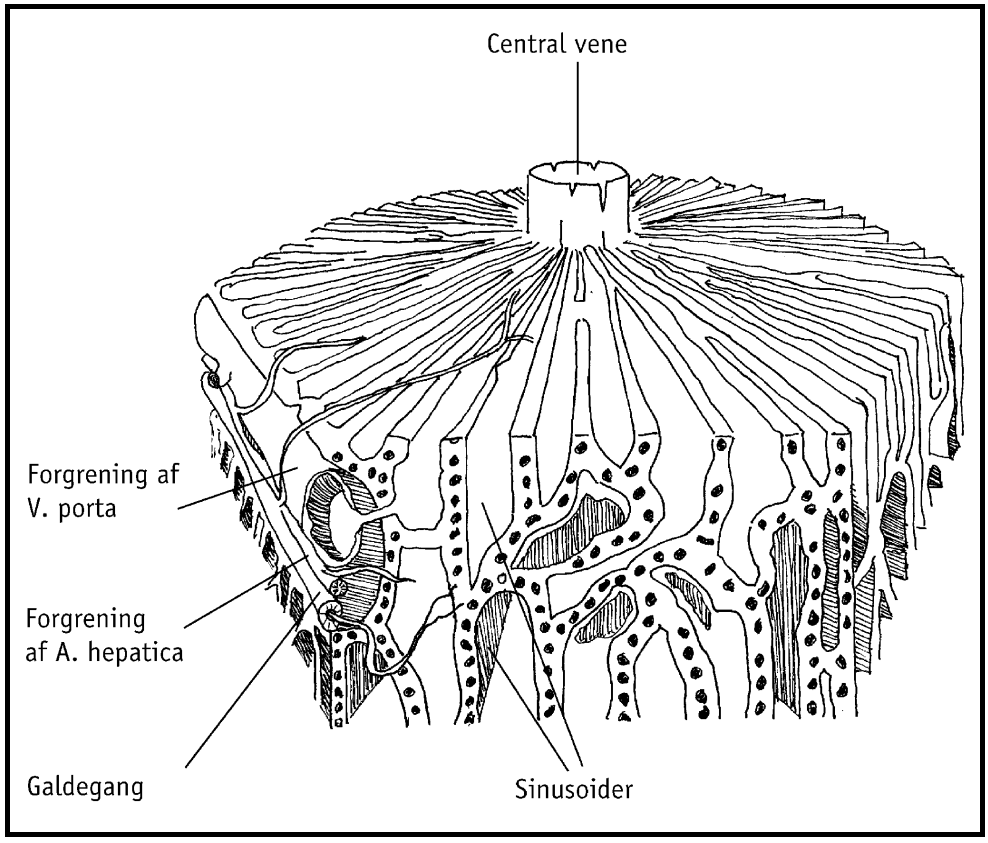
[2)] C/N-forholdet i EAA (essentielle aminosyrer) i rationen er udregnet til 4,7

[3)] C/N-forholdet i NEAA (ikke-essentielle aminosyrer) i rationen er udregnet til 3,1.

14.14 Leveren

Leveren er et vigtigt organ for koordinering af næringsstofomsætningen mellem organer og mellem oplagrede og absorberede næringsstoffer. Leveren varetager desuden vigtige endo- og eksokrine kirtelfunktioner og er afgørende for omsætning og udskillelse af en række toksiske komponenter. Leveren udgør normalt 1-2,5 % af kropsvægten og forbruger omkring 25 % af organismens O_2-optagelse (Huntington, 1990). I overensstemmelse med leverens centrale funktion i stofskiftet er leverens energiomsætning (O_2-forbrug) tæt korreleret til organismens samlede energiomsætning (Reynolds, 1995) og til leverens glukoseproduktion (Danfær, 1994).

Levercellerne (hepatocytter) er organiseret i heksagonale cylindre (lobuli) ca. 1 mm i tværsnit og 2 mm lange (Figur 14.4). I heksagonets centrum samles blodet i den centrale vene, der er den mindste forgrening af *V.hepatica*. I gennemsnitligt tre af heksagonets hjørner løber den portale kanal (*portale triade*), hvori arterie- og portåreblod tilføres, samtidigt med, at galdesekret fraføres. Blodkapillærerne i leveren kaldes sinusoider og er udformet som et stormasket net uden basal lamina. Drøvtyggeren har været anset som unik i kraft af, at sinusoidendotelet var et kontinuert endotel uden de åbninger (*fenestrae*), der sikrer en effektiv udveksling af makromolekyler mellem blod og hepatocytter (Stinson & Calhoun, 1993). Der findes dog indikationer for, at drøvtyggere ikke adskiller sig fra andre dyr på dette område (Wright et al., 1983).



Figur 14.4 *Cellulær opbygning af lever lobuli. Sinusoider er de endotelklædte rum, hvori blodet med lav strømningshastighed passerer fra portåren til den centrale vene (efter Bradley, 1972).*

Hepatocytterne udgør en ét cellelag tyk barriere mellem blodet i sinusoiderne og galden. Blodets strømningshastighed i sinusoiderne er meget lav, og sikres herved en effektiv stofudveksling mellem blod og celler (Stinson & Calhoun, 1993).

Placeringen af hepatocytterne på aksen mellem den portale kanal og den centrale vene øver indflydelse på ilt-tensionen og det substrat, som den enkelte celle præsenteres for, hvilket igen afspejler sig i cellens omsætning og enzymatiske apparat (Häussinger, 1983). Hepatocytterne tættest på den portale kanal kaldes periportale hepatocytter, og hepatocytter nærmest den centrale vene kaldes perivenøse hepatocytter.

14.15 Omsætning af kortkædede fedtsyrer i leveren

De enkelte kortkædede fedtsyrer behandles meget forskelligt i leveren. Leveren optager og afgiver kun lidt acetat, men optager effektivt propionat, butyrat og længerekædede SCFA. Den beskedne acetatbalance over leveren er i god overensstemmelse med, at der i drøvtyggerleveren kun sker en begrænset de novo syntese af langkædede fedtsyrer (Ingle et al., 1972). Acetat absorberet fra fordøjelseskanalen er dermed direkte tilgængelig for fedtsyresyntese i fedtvæv og mælkekirtel og som en væsentlig energikilde for perifere væv. Leveren udskiller normalt lidt mere acetat, end den optager. Nettoudskillelsen fra leveren er fundet at være 7 % og 14 % af nettoudskillelsen fra splanknikus hos henholdsvis får (Bergman & Wolff, 1971) og lakterende køer (Reynolds et al., 1988b). En del af dette acetat produceres formentligt ved β-oxidation af mellem- og langkædede fedtsyrer (Bell, 1980). Leveren optager effektivt butyrat og acetoacetat fra portåreblodet og hos normalt-fodrede, ikke ketotiske dyr afgives kun 10-15 % af portårefluxen til de perifere væv. I leveren sker der partiel oxidation af butyrat og reduktion af acetoacetat til 3-hydroxybutyrat, som afgives til de perifere væv.

Propionat omsættes i leveren til glukose via glukoneogenese, og leveren har både en høj affinitet og høj kapacitet for optagelse af propionat. Hos voksende lam var leverens ekstraktionsratio for propionat omkring 85 % ved et foderniveau svarende til 2 x vedligeholdsniveauet, og selv ved en akut fordobling af propionatabsorptionen blev ekstraktionsratioen kun sænket til omkring 75 % (Berthelot et al., 2002). Hos fodrede køer forventes 50-60 % af den daglige glukoseproduktion dannet ud fra propionat (Danfær et al., 1995). Den resterende mængde glukose dannes ud fra aminosyrer, laktat og glycerol. Propionat aktiveres i mitokondrierne (propionyl-CoA dannes) og omsættes via D- og L-metylmalonyl-CoA til succinyl-CoA, der er en intermediær i Krebs' cyklus. Hermed bidrager propionat modsat acetat til stigning i koncentrationen af Krebs' cyklus intermediærer. Dannelsen af P-enol-pyruvat via PEPCK (P-enol-pyruvat carboxykinase) foregår hos drøvtyggere både i cytosolen og i mitokondrierne (Exton, 1972). Dannelsen af glukose ud fra P-enol-pyruvat foregår i cytosolen, og den enzymatiske kapacitet er så høj, at det normalt antages, at processen i stor udstrækning er reguleret af substrattilgængeligheden (Danfær et al., 1995) (enzymatisk baggrund for glukoneogenese, se bl.a. Exton, 1972). I overensstemmelse hermed er forbruget af propionat i glukoneogenesen upåvirket af insulin (Brockman, 1990) og hvis overhovedet kun ringe påvirket af glukagon (Donkin & Armentano, 1995; Mohamed Ali, 1999). Drøvtyggere er derfor stærkt disponerede for at danne glukose ud fra propionat. Butyrat synes specielt in vitro at kunne inhibere propionatoptagelsen i hepatocytter (Aiello et al., 1989). Denne effekt skal ses i sammenhæng med, at leveren også er et vigtigt organ for optagelse af butyrat,

der ikke allerede er omsat til 3-hydroxybutyrat i vomepitelet. De forsøg, der har vist denne interaktion, er derfor også blevet tolket som krydsspecificitet mellem propionyl- og butyryl-CoA syntetase (Ash & Baird, 1973). Denne konklusion er dog draget i tvivl af bl.a. Aiello et al. (1989) på baggrund af, at valerat ikke inhiberede propionatoptagelse i hepatocytter. Der eksisterer forskellige acyl-CoA syntetaser med forskellig substrat specificitet (Beitz, 1993), men der hersker nogen uenighed om de enkelte isoenzymers specificitet. In vivo er fundet en nedsat optagelse af propionat i leveren ved intraruminal infusion af butyrat i korttidsforsøg (under 1 døgn), men effekten var beskeden, idet afgivelsen af propionat til de perifere væv steg fra 10 til 17 % af portåreabsorptionen (Krehbiel et al., 1992). Der er derimod ikke fundet nogen forskel på ekstraktionen af propionat i leveren hos drøvtyggere tildelt en diæt, der giver en høj absorption af butyrat sammenlignet med lav absorption af butyrat (Berthelot et al., 2002). Hvad der end forklarer interaktionen mellem optagelsen af propionat og butyrat i leveren, kan drøvtyggeren tilsyneladende adapteres til en høj forsyning af både propionat og butyrat.

14.16 Omsætning af mellem- og langkædede fedtsyrer i leveren

Leveren hos drøvtyggere optager frie fedtsyrer fra plasma (ikke forestrede fedtsyrer, NEFA), men kun beskedne mængder af fedtsyrer fra triacylglycerol i lipoproteiner, hvilket er i overensstemmelse med, at lipoprotein-lipase-aktiviteten (endotelbundet enzym, der katalyserer hydrolyse af triacylglycerol i lipoprotein) i drøvtyggerleveren er lav (Hocquette & Bauchart, 1999). Leveren har som nævnt ikke kvantitativ betydning for de novo syntesen af fedtsyrer hos drøvtyggere (modsat mennesker, gnavere og fugle). Leverens ekstraktionsratio for NEFA tilført med blodet er omkring 10 % (Katz & Bergman, 1969b; Reynolds et al., 1988b), og lipoproteinbalancen målt i blodet er i nogle studier svagt negativ og i andre svagt positiv (Freetly & Ferrell, 2000). En meget stor del af NEFA optaget i leveren bliver oxideret, udskilt med galde eller afgivet til blodet i form af ketonstoffer. Andelen af det optagne fedtsyrekulstof, der genfindes i ketonstoffer, er langt højere under faste/-ketose (omkring 80 %) sammenlignet med normalt fodrede, ikke ketotiske dyr (0-30 %; Katz & Bergman, 1969b). De mellemkædede fedtsyrer, der ikke forestres i tarmmucosaen, optages effektivt af leveren fra portåreblodet.

Hos dyr, der i leveren syntetiserer en kvantitativt betydende mængde af fedtsyrer, er det hensigtsmæssigt, at der i situationer med rigelig energiforsyning og dermed nettosyntese af fedtsyrer ikke samtidigt sker en stor fedtomsætning i leveren, enten ved oxidation eller ved dannelse af ketonstoffer. Fedtsyrers omsætning er i meget høj grad reguleret ved translokationen til mitokondrierne via carnitin acyl transferase. I mitokondrierne vil fedtsyrerne nedbrydes ved β-oxidation, og det genererede acetyl-CoA oxideres i Krebs' cyklus eller indgår i ketogenesen. I cytosolen forestres fedtsyrerne, og triacylglycerol oplagres eller afgives med lipoproteiner til blodet. Fedtsyrerne kan også afgives til galden primært som fosfolipid. Hos ikke-drøvtyggere er det veldokumenteret, at malonyl-CoA (intermediær i de novo syntese af fedtsyrer i cytosolen) er en inhibitor af carnitin acyl transferase ved høj insulin/glukagon ratio (McGarry & Foster, 1980). Hos drøvtyggere vil der også hos fodrede dyr med relativt lav fedtforsyning til leveren være behov for at kunne kontrollere omsætningen af fedtsyrerne, og samme reguleringsmekanisme er formentligt til stede hos drøvtyggere (Brindle et al., 1985).

Samme forfattere viste også, at metylmalonyl-CoA (normalt carboxyleringsprodukt af propionat i mitokondrierne) inhiberer carnitin acyl transferase hos får. Propionat hæmmer tilsyneladende LCFA oxidation i hepatocytter in vitro, men hvorvidt dette primært sker via en inhiberende effekt af metylmalonyl-CoA, og om denne mekanisme er fysiologisk relevant in vivo, mangler stadig en afklaring (Drackley, 1999).

Hos drægtige får og hos højtydende køer i negativ energibalance er der en utilstrækkelig absorption af glukogent substrat til opretholdelse af glukoseforsyningen til de perifere vævs energiomsætning/produktion. I denne situation mobiliseres store mængder af fedt fra kroppens fedtvæv (medieret af faldende insulinniveau og stigende niveau af bl.a. katekolaminer, se efterfølgende kapitel). En del af fedtsyrerne oxideres direkte i skeletmuskulaturen, hos lakterende dyr udskilles en del med mælk, mens resten nedbrydes til ketonstoffer i leveren for herefter at blive afgivet til de perifere væv (Pethick & Dunshea, 1993). Drøvtyggerleveren syntetiserer heller ikke større mængder af lipoprotein i situationer med relativt lav foderoptagelse, hvilket synes forståeligt, idet optagelsen af NEFA i denne situation er betinget af en høj plasmakoncentration af NEFA. En høj plasmakoncentration af NEFA medfører, at ikke kun leveren, men alle perifere væv har en betydelig direkte forsyning med NEFA. Der er derfor ikke noget oplagt formål med at returnere NEFA i lipoprotein til de perifere væv. Mobiliseringen af LCFA fra fedtvæv fører normalt til fedtinfiltration af leveren før og efter kælvning, hvilket er blevet tolket som forårsaget af en uhensigtsmæssig mangel på lipoproteinsyntese i leveren (Emery et al., 1992) (se kapitel 12, bind 2). Leverens fedtinfiltration kan dog med lige så stor rimelighed tolkes som en mekanisme til bortskaffelse af NEFA fra plasma for at undgå toksiske effekter af hyperlipidemia (Pethick & Dunshea, 1993). En af de interessante problemstillinger i denne sammenhæng er, hvorfor 100 års avlsarbejde har frembragt en ko, der ikke kan kontrollere fedtmobiliseringen omkring kælvning. Er der tale om systematisk nedbrydning af homeostatiske mekanismer til kontrol af NEFA-indhold i plasma, fordi der herigennem er opnået en push-effekt på mælkekitlens udskillelse af mælkefedt ?

14.17 Omsætning af aminosyrer i leveren

Leveren koordinerer i forlængelse af aminosyreomsætningen i de portåredrænede væv aminosyrefluxen til og fra de perifere væv. Aminosyrer kan deamineres i leveren, og deres kulstofskelet kan bl.a. via glukoneogenese frigives til de perifere væv. Aminosyrerne kan også indgå i leverens proteinsyntese og som proteiner afgives til blodet eller oplagres i leveren. Glukagon fra pankreas er et væsentligt hormon til regulering af aminosyreforbruget til glukoneogenese. Regulering af leverens metaboliske respons er dog meget kompleks og afspejler leverens centrale funktion i integreringen af hele stofskiftet. Det er derfor i mange eksperimentelle opstillinger vanskeligt at adskille den direkte effekt på leveren af en given hormonel ændring fra effekten på væv, der udveksler næringsstoffer med leveren. Leveren er herudover det vigtigste organ for nedbrydning af pankreashormonerne insulin og glukagon. Det er fundet, at leveren hos lakterende køer optager omkring 66 % af nettoproduktionen af insulin og glukagon over PDV (Reynolds et al., 1989). Leveren har også en direkte funktion som endokrin kirtel i vækshormon - IGF-I aksen (se kapitel 15 og 16). Leveren er formentligt det vigtigste målorgan for glukagon, men det er ikke fuldt afklaret, hvorvidt stimuleringen af aminosyreforbruget til glukoneogenese primært reguleres af øget optagelse af aminosyrer over hepatocyt-membranen (Exton,

1972), øget aktivitet af pyruvat carboxylase (pyruvat → oxalacetat), mindsket aktivitet af pyruvat kinase (fosfoenolpyruvat → pyruvat) eller andre mekanismer (Weekes, 1991).

Den kvantitative betydning af leverens aminosyreomsætning illustreres af et forsøg med lakterende køer, hvor leveren fjernede 43 % af nettoabsorptionen af α-amino N fra fordøjelseskanalen (Reynolds et al., 1988a). I et andet forsøg, hvor stude fik infunderet kasein i duodenum, blev den samlede forøgede absorption af α-amino N optaget i leveren (Guerino et al., 1991). Køer i forsøget af Reynolds et al. (1988a) udskilte 54 % af den fordøjede N-mængde i mælken (den reelle udnyttelse var lavere, idet køerne var i negativ N-balance). Hvorfor udnytter de dog ikke resten af proteinet? Med forbehold for usikkerheden om, hvor stor en del af aminosyreudvekslingen mellem organer, der udgøres af peptider og protein, er den optagelse af aminosyrer, der observeres over PDV og leveren, dog netop udtryk for, hvordan koen prioriterer udnyttelsen af aminosyrer mellem aflejring/produktion og oxidation.

Leveren og PDV er af central betydning for katabolisering af aminosyrer bortset fra leucin, isoleucin og valin (Harper et al., 1984). I en klassisk 'behovstankegang' vil man ofte være tilbøjelig til at anse katabolisering af aminosyrer som en 'passivt' reguleret proces forstået på den måde, at aminosyrer, der ikke er forbrugt til proteinaflejring/produktion, og som der dermed ikke er 'behov' for, fjernes fra cirkulationen. Virkeligheden er dog nok mere kompleks, idet aminosyrer ud over at aflejres som protein er en vigtig energikilde til dels via glukoneogenese, men aminosyrer indgår også i en række andre synteseprocesser. Metionin er involveret i metyleringsreaktioner ved syntese af fosfatidylcholin (i fosfolipid), creatin og carnitin (Lobley et al., 1996), fenylalanin og tyrosin i syntese af katekolaminer, histidin decarboxyleres til histamin, og der vil kunne nævnes en lang række andre processer (Bender, 1985). Alt i alt er der tale om et meget komplekst system, der langt fra kan beskrives ud fra leveren alene, men leveren vil i samspil med omsætningen i hele organismen være påvirket såvel af neuro-endokrine stimuli såvel som af aminosyrer og deres nedbrydningsprodukter.

Den totale proteinomsætning er ofte mange gange højere end den mængde protein, der aflejres hos voksende lam og stude (Lobley, 1992). En betragtelig del af denne proteinomsætning er lokaliseret i PDV og leveren (30-40 %, Lobley, 1993). Det er derfor også nærliggende at betragte en del af denne proteinomsætning som en udjævning af organismens aminosyreforsyning. Forsøg med rotter har vist, at den fraktionelle proteinsyntese (FSR) i leveren er høj og relativt upåvirket af fluktuationer i aminosyretilførslen, mens proteinnedbrydningen i leveren nedsættes ved øget tilførsel af aminosyrer og øges ved reduceret forsyning med aminosyrer (Waterlow et al., 1978). Der er lignende observationer hos får for så vidt, at den fraktionelle syntesehastighed af leverprotein ikke blev reduceret under en 3 dage lang fasteperiode, hvorimod syntesen af eksportprotein (albumin) halveredes (Connell et al., 1997). Den generelt fundne sammenhæng mellem viscerale organers masse og foderoptagelsen kan til dels også støtte antagelsen om, at disse organer repræsenterer en forholdsvist let tilgængelig aminosyrestødpude (Burrin et al., 1990). Aminosyreomsætning bestemt som balancer af frie aminosyrer over PDV og lever må derfor vurderes i forhold til dels udveksling mellem organer af peptidbundne aminosyrer og dels dynamikken i splanknikusgebetets proteinpuljer.

Alle aminosyrer, der indgår som normale byggesten i proteiner, er glukogene på nær

leucin og lysin. Glukogen skal i denne forbindelse forstås således, at det deaminerede kulstofskelet (α-ketosyre) af aminosyren kan bidrage til forøgelse af puljen af Krebs' cyklus intermediære. Leveren er organismens kvantitativt vigtigste organ for glukoneogenese (lever ca. 85 %, nyrer 15 %, Danfær, 1995), hvilket medfører afgivelse af NH_4^+ fra aminosyrer samtidigt med, at leveren modtager NH_4^+ fra fordøjelseskanalen. Det er derfor meget hensigtsmæssigt, at leveren også er det kvantitativt vigtigste organ for syntese af urea (ornitincyklus). Input i ornitincyklus er NH_4^+, HCO_3^-, aspartat og 4 ATP. Output er urea (kulsyres diamid) og fumerat. Det ene NH_4^+ i urea har altid oprindelse i aspartat, og det andet NH_4^+ har altid sin oprindelse i den frie NH_4^+-pulje i mitokondrierne. Frit NH_4^+ og HCO_3^- indbygges i carbamoylfosfat via carbamoylfosfat syntetase, og dette trin regnes for hastighedsbestemmende i ornitincyklus [for en detaljeret gennemgang af ornitincyklus henvises til Meijer et al. (1990)]. Det obligate aspartatforbrug i ornitincyklus kunne føre til den antagelse, at en øget NH_4^+-flux til leveren automatisk ville føre til en øget deaminering af aminosyrer, hvilket dog ikke er tilfældet in vivo (Lobley & Milano, 1997). Den høje aktivitet af glutamat dehydrogenase, der katalyserer den reduktive aminering af α-ketoglutarat i mitokondrierne, sikrer, at frit NH_4^+ via transaminering mellem oxalacetat og glutamat indbygges i aspartat. En hel familie af transaminaser sikrer desuden, at NH_4^+ fra de øvrige aminosyrer kan overføres til glutamat og derfra evt. til frit NH_4^+. Enkelte aminosyrer kan dog deamineres direkte, f.eks. treonin og serin.

I kraft af at en række af ornitincyklus' reaktioner forløber i cytosolen, transporteres der for hver mol urea dannet også et mol C4 substrat fra mitokondrierne til cytosolen. En stor del heraf vil være optaget fra oxalacetatpuljen i mitokondrierne og via transaminering med glutamat transporteret til cytosolen som aspartat og endeligt afgivet som fumerat ved spaltning af argininosuccinat. Fumerat omsættes til malat ved addering af H_2O og kan i cytosolen indgå i glukoneogenesen via oxaloacetat eller transporteres tilbage til mitokondrierne.

Den kontinuerlige overførsel af urea fra blodet til mave-tarmkanalen via spyttet og diffusion over mave-tarmkanalens epiteler sikrer, at mikroberne i fordøjelseskanalen forsynes med NH_4^+. Men da NH_4^+ (som NH_3) diffunderer tilbage til blodbanen, må urea resyntetiseres i leveren og drøvtyggeren investerer således energi til opretholdelse af mikrobernes NH_4^+-forsyning. Under forudsætning af, at der forbruges 1 mol O_2 til generering af 6 mol ATP, bliver energiforbruget til recirkulering af 4,8 mol urea/d (Tabel 14.1): 448 kJ / mol O_2 (afhænger af substratet) x 4,8 mol urea x (4 mol ATP / mol urea) / (6 mol ATP / mol O_2) = 1463 kJ/d. Hvis det sættes i forhold til vedligeholdsbehovet for en 550 kg ko (380 kJ * $550^{0,75}$), svarer det ca. til 100 * 1463 / (380 * $550^{0,75}$) = 3,4 % af vedligeholdsbehovet for omsættelig energi. I dette estimat er ikke indregnet ATP-forbruget til dannelse af urea udskilt i urinen.

14.18 Kvantitativ næringsstofomsætning i leveren og nettoafgivelse over splanknikus

I Tabel 14.2 er vist et eksempel på nettooptagelsen af næringsstoffer i leveren og nettoafgivelsen af næringsstoffer over splanknikus. Nettoafgivelsen over splanknikus er summen af absorption og omsætning i både PDV (jf. Tabel 14.1) og leveren. En negativ nettooptagelse over splanknikus er derfor udtryk for optagelse fra de perifere væv. For LCFA, der afgives fra tarmen i lipoproteiner, er den negative splanknikus afgivelse dog primært et udtryk for, at hydrolysen af lipoprotein triacylglycerol primært sker i de

perifere væv. Transport med lymfen er ikke inkluderet i Tabel 14.2. Eksemplet er baseret på en ko, der vejer 550 kg, yder 30 kg mælk/d og æder 19,1 kg TS/d. Nettoafgivelse af glukose fra splanknikus (66,9/6 = 11,2 mol/d) er udtryk for leverens bidrag til de perifere væv korrigeret for forbruget i PDV og er af samme størrelsesorden som forbruget i mælkekirtlen (30 kg mælk x 0,4 mol glukose / kg = 12 mol/d). I eksemplet udgør det glukogene substrat optaget i leveren i form af propionat, laktat, alanin og andre NEAA 105 % af netto C-behovet for glukoneogenese. Bidraget fra glycerol er ikke medregnet. Udskillelsen af protein fra mælkekirtlen er ca. 12 mol N/d, hvilket er mere end nettoafgivelsen fra splanknikus. Dette fænomen understreger som diskuteret i nærværende kapitel usikkerheden omkring aminosyre- og proteinomsætningen i PDV og lever.

***Tabel 14.2**. Nettoabsorption, nettooptagelse i leveren og nettoflux over splanknikus af de kvantitativt mest betydende næringsstoffer hos en ko, der vejer 550 kg, yder 30 kg mælk/d og æder 19,1 kg TS/d. Negativ nettooptagelse betyder, at der sker en nettoafgivelse af stoffet. Nettofluxen over splanknikus er = nettoabsorptionen til portåren - nettooptagelsen i leveren*

Art	Nettoabsorption til portåren	Nettooptagelse i leveren	Nettoflux over splanknikus
		mol C / d	
Acetat	121,4	-6,1	127,5
Propionat	66,9	60,2	6,7
Butyrat	14,2	12,7	1,4
3-hydroxybutyrat	14,2	-6,4	20,5
Glukose	-9,6	-76,5	66,9
Laktat	5,4	8,9	-3,5
Triglycerid	61,9	0	61,9
LCFA	0	17,0	-17,0
EAA	27,9	7,0	20,9
Alanin	9,3	7,0	2,3
Glutamat	0,9	-1,0	1,9
Rest NEAA	15,8	5,0	10,8
Urea	-4,8	-15,3	10,5
SUM - C	323,4	12,8	310,6
		mol N / d	
NH_3/NH_4^+	23,8	25,2	-1,4
Urea	-9,5	-30,2	20,7
EAA	5,9	1,5	4,5
NEAA	8,4	3,5	4,8
SUM - N	28,6	0	28,6

De angivne flux for aminosyrer er baseret på eksperimenter, hvor kun frie aminosyrer er medregnet (de angivne størrelser er i overensstemmelse med eksperimentelle data fra Reynolds et al., 1988a & b), og en eventuel parallel peptid/protein flux skal adderes hertil. Leverens samlede C-optagelse i eksemplet er 116,8 mol/d, og afgivelsen fra leveren 6,1 mol C i acetat, 6,4 mol C i 3-hydroxybutyrat og 76,5 mol C i glukose andrager i alt 89,0 mol C/d. Differencen på 12,8 mol C kan derfor ikke dække det forventede oxidative behov i leveren på ca. 65 mol O_2/d (29,1 MJ/d) samt udskillelsen af C i galde. Denne fejl er dog i overensstemmelse med eksperimentelle data (Danfær, 1994). Den mængde C, der ikke kan gøres rede for, kunne stamme fra lipoprotein triacylglycerol, der hydrolyseres i leveren eller peptider/protein optaget fra blodet.

14.19 Afslutning

De portåredrænede væv og leveren (splanknikusgebetet) er metabolisk meget aktive og forbruger 40-50 % af drøvtyggerens samlede O_2-optagelse. En af konsekvenserne heraf er, at de perifere vævs næringsstofforsyning ikke umiddelbart kan bestemmes ved at måle mængde og sammensætning af de næringsstoffer, der absorberes fra mave-tarmkanalen. Næringsstofomsætningen i PDV sker på grundlag af substrater optaget dels fra fordøjelseskanalens lumen og dels fra det arterielle blod. Leveren modificerer yderligere sammensætningen af de næringsstoffer, der er tilgængelige for de perifere væv. Beregninger af det forventede næringsstofflow gennem PDV og lever for en lakterende ko (550 kg, 30 kg mælk/d) viser imidlertid, at vor viden om den kvantitative næringsstofudveksling i splanknikus endnu er mangelfuld.

14.20 Referencer

Aiello, R.J., Armentano, L.E., Bertics, S.J. & Murphy, A.T. 1989. Volatile fatty acid uptake and propionate metabolism in ruminant hepatocytes. J. Dairy Sci. 72, 942-949.

Annison, E.F., Leng, R.A., Lindsay, D.B. & White, B.A. 1963. The metabolism of acetic acid, propionic acid and butyric acid in sheep. Biochem. J. 88, 248-252.

Arighi, C.N., Rossi, J.P.F.C. & Delfino, J.M. 1998. Temperature-induced conformational transition of intestinal fatty acid binding protein enhancing ligand binding: A functional, spectroscopic, and molecular modelling study. Biochem. 37, 16802-16814.

Ash, R. & Baird, G.D. 1973. Activation of volatile fatty acids in bovine liver and rumen epithelium. Evidence for control by autoregulation. Biochem. J. 136, 311-319.

Ashbrook, J.D., Spector, A.A., Santos, E.C. & Fletcher, J.E. 1975. Long chain fatty acid binding to human plasma albumin. J. Biol. Chem. 250, 2333-2338.

Backwell, F.R.C. 1994. Peptide utilization by tissues: current status and applications of stable isotope procedures. Proc. Nutr. Soc. 53, 457-464.

Backwell, F.R.C., Bequette, B.J., Wilson, D., Metcalf, J.A., Franklin, M.F., Beever, D.E., Lobley, G.E. & MacRae, J.C. 1996. Evidence for the utilization of peptides for milk protein synthesis in the lactating dairy goat in vivo. Am. J. Physiol. 40, R955-R960.

Backwell, F.R.C., Hipolito-Reis, M., Wilson, D., Bruce, L.A., Buchan, V. & MacRae, J.C. 1997. Quantification of circulating peptides and assessment of peptide uptake across the gastrointestinal tract of sheep. J. Anim. Sci. 75, 3315-3322.

Backwell, F.R.C., Wilson, D. & Schweizer, A. 1995. Evidence for a glycyl-proline transport system in ovine enterocytes brush-border membrane vesicles. Biochem. Biophys. Res. Com. 215, 561-565.

Baker, S.K. & Dijkstra, J. 1999. Dynamic aspects of the microbial ecosystem of the reticulo-rumen. In: Jung, H.-J.G. & Fahey, G.C.Jr. (eds.). Nutritional Ecology of Herbivores. American Society of Animal Science, Savoy, IL, 261-311.

Balcells, J., Seal, C.J. & Parker, D.S. 1995. Effect of intravenous glucose infusion on metabolism of portal-drained viscera in sheep fed a cereal/straw-based diet. J. Anim. Sci. 73, 2146-2155.

Barcroft, J., McAnally, R.A. & Phillipson, A.T. 1944. Absorption of volatile acids from the alimentary tract of the sheep and other animals. J. Exp. Biol. 20, 120-129.

Bauchart, D. 1993. Lipid absorption and transport in ruminants. J. Dairy Sci. 76, 3864-3881.

Beitz, D.C. 1993. Lipid metabolism. In: Swenson, M.J. & Reece, W.O. (eds.). Dukes' Physiology of Domestic Animals. Cornell University Press, Ithaca, New York. 453-472.

Bell, A.W. 1980. Lipid metabolism in liver and selected tissues and in the whole body of ruminant animals. Prog. Lipid Res. 18, 117-164.

Bender, D.A. 1985. Amino acid metabolism (2nd Ed.). John Wiley & Sons, Chichester, UK, 263 pp.

Bergman, E.N., Katz, M.L. & Kaufman, C.F. 1970. Quantitative aspects of hepatic and portal glucose metabolism and turnover in sheep. Am. J. Physiol. 219, 785-793.

Bergman, E.N. & Wolff, J.E. 1971. Metabolism of volatile fatty acids by liver and portal-drained viscera in sheep. Am. J. Physiol. 221, 586-592.

Berthelot, V., Pierzynowski, S.G., Sauvant, D. & Kristensen, N.B. 2002. Hepatic metabolism of propionate and methylmalonate in growing lambs. Livest. Prod. Sci. 74, 33-43.

Berthiaume, R., Dubreuil, P., Stevenson, M., McBride, B.W. & Lapierre, H. 2001. Intestinal disappearance and mesenteric and portal appearance of amino acids in dairy cows fed ruminally protected metionine. J. Dairy Sci. 84, 194-203.

Bödeker, D. & Kemkowski, J. 1996. Participation of NH4+ in total ammonia absorption across the rumen epithelium of sheep (ovis aries). Comp. Biochem. Physiol. A. 114, 305-310.

Bradley, J.V. 1972. Elementary Micro studies of Human Tissues. Charles C Thomas, Springfield, IL, 360 pp.

Brindle, N.P.J., Zammit, V.A. & Pogson, C.I. 1985. Regulation of carnitine palmitoyltransferase by malonyl-CoA in mitochondria from sheep liver, a tissue with a low capacity for fatty acid synthesis. Biochem. J. 232, 177-182.

Brockman, R.P. 1990. Effect of insulin on the utilization of propionate in gluconeogensis in sheep. Brit. J. Nutr. 64, 95-101.

Burrin, D.G., Ferrell, C.L., Britton, R.A. & Bauer, M. 1990. Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. Brit. J. Nutr. 64, 439-448.

Burrin, D.G. & Reeds, P.J. 1997. Alternative fuels in the gastrointestinal tract. J. Nutr. 126, 924-932.

Christensen, H.N. 1990. Role of amino acid transport and counter transport in nutrition and metabolism. Physiol. Rev. 70, 43-77.

Connel, A., Calder, A.G., Anderson, S.E. & Lobley, G.E. 1997. Hepatic protein synthesis in the sheep: effect of intake as monitored by use of stable-isotope-labelled glycine, leucine and phenylalanine. Brit. J. Nutr. 77, 255-271.

CRC 1978. CRC Handbook of Chemistry and Physics (58th Ed.). CRC Press, Inc., West Palm Beach, Florida.

Danfær, A. 1990. A dynamic model of nutrient digestion and metabolism in lactating dairy cows. 671 Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg. Frederiksberg Bogtrykkeri, Frederiksberg, Denmark, 511 pp.

Danfær, A. 1994. Nutrient metabolism and utilization in the liver. Livest. Prod. Sci. 39, 115-127.

Danfær, A., Tetens, V. & Agergaard, N. 1995. Review and an experimental study on the physiological and quantitative aspects of gluconeogenesis in lactating ruminants. Comp. Biochem. Physiol. B 111, 201-210.

De Visser, H., Valk, H., Klop, A., Van der Meulen, J., Bakker, J.G.M. & Huntington, G.B. 1997. Nutrient fluxes in splanchnic tissue of dairy cows: influence of grass quality. J. Dairy Sci. 80, 1666-1673.

Diernæs, L., Sehested, J., Møller, P.D. & Skadhauge, E. 1994. Sodium and chloride transport across the rumen epithelium of cattle in vitro: effect of short-chain fatty acids and amiloride. Exp. Physiol. 79, 755-762.

Dobson, A. 1959. Active transport through the epithelium of the reticulo-rumen sac. J. Physiol. 146, 235-251.

Dobson, A. & Phillipson, A.T. 1968. Absorption from the ruminant forestomach. Handbook of Physiology. Alimentary Canal V. American Physiological Society, Washington, D.C, 2761-2774.

Donkin, S.S. & Armentano, L.E. 1995. Insulin and glucagon regulation of gluconeogenesis in preruminating and ruminating bovine. J. Anim. Sci. 73, 546-551.

Drackley, J.K. 1999. Biology of dairy cows during the transition period: the final frontier. J. Dairy Sci. 82, 2259-2273.

Edwards, A. & Pallone, T.L. 1997. Facilitated transport in vasa recta: theoretical effects on solute exchange in the medullary microcirculation. Am. J. Physiol. 272, F505-F514.

Emery, R.S., Liesman, J.S. & Herdt, T.H. 1992. Metabolism of long chain fatty acids by ruminant liver. J. Nutr. 122, 832-837.

Emmanuel, B., Milligan, L.P. & Turner, B.V. 1974. The metabolism of acetate by rumen microorganisms. Can. J. Microbiol. 20, 183-185.

Exton, J.H. 1972. Gluconeogenesis. Metabolism. 21, 945-990.

Freetly, H.C. & Ferrell, C.L. 2000. Net flux of nonesterified fatty acids, cholesterol, triacylglycerol, and glycerol across the portal-drained viscera and liver of pregnant ewes. J. Anim. Sci. 78, 1380-1388.

Fuller, M.F. & Reeds, P.J. 1998. Nitrogen cycling in the gut. Annu. Rev. Nutr. 18, 385-411.

Gate, J.J., Parker, D.S. & Lobley, G.E. 1999. The metabolic fate of the amido-N group of glutamine in the tissues of the gastrointestinal tract in 24 h-fasted sheep. Brit. J. Nutr. 81, 297-306.

Gäbel, G., Vogler, S. & Martens, H. 1991. Short-chain fatty acids and CO_2 as regulators of Na and Cl absorption in isolated rumen mucosa. J. Comp. Physiol. B 161, 419-426.

Goetsch, A.L. & Ferrell, C.L. 1995. Effects of dietary maize level on net flux across splanchnic tissues of oxygen and nutrients in wethers consuming ad libitum different forages. Animal Sci. 61, 43-55.

Gray, F.V., Pilgrim, A.F., Rodda, H.J. & Weller, R.A. 1952. Fermentation in the rumen of the sheep IV. The nature and origin of the volatile fatty acids in the rumen of the sheep. J. Exp. Biol. 29, 57-65.

Guerino, F., Huntington, G.B. & Erdman, R.A. 1991. The net portal and hepatic flux of metabolites and oxygen consumption in growing beef steers given postruminal casein. J. Anim. Sci. 69, 387-395.

Habel, R.E. & Clair, L.E.St. 1975. Ruminant digestive system. In: Rosenbaum, C.E., Ghoshal, N.G. & Hillmann, D. (eds.). Sisson and Grossman's The Anatomy of the Domestic Animals Vol. 1. 5ed. W.B. Saunders Company, Philadelphia, PA. 861 - 915.

Hales, J.R.S. 1973. Radioactive microsphere measurement of cardiac output and regional tissue blood flow in the sheep. Pflügers Arch. 344, 119-132.

Harmon, D.L., Gross, K.L., Krehbiel, C.R., Kreikemeier, K.K., Bauer, M.L. & Britton, R.A. 1991. Influence of dietary forage and energy intake on metabolism and acyl-coa synthetase activity in bovine ruminal epithelial tissue. J. Anim. Sci. 69, 4117-4127.

Harper, A.E., Miller, R.H. & Block, K.P. 1984. Branched-chain amino acid metabolism. Ann. Rev. Nutr. 4, 409-454.

Häussinger, D. 1983. Hepatocyte heterogeneity in glutamine and ammonia metabolism and the role of an intercellular glutamine cycle during ureogenesis in perfused rat liver. Eur. J. Biochem. 133, 269-275.

Heitmann, R.N. & Bergman, E.N. 1980. Transport of amino acids in whole blood and plasma of sheep. Am. J. Physiol. 239, E242-E247.

Henrikson, R.C. & Stacy, B.D. 1971. The barrier to diffusion across ruminal epithelium: A study by electron microscopy using horseradish peroxidase, lanthanum and ferritin. J. Ultrastructure Res. 34, 72-82.

Hinders, R.G. & Owen, F.G. 1965. Relation of ruminal parakeratosis development to volatile fatty acids absorption. J. Dairy Sci. 48, 1069-1073.

Hocquette, J.-F. & Bauchart, D. 1999. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant calves. Reprod. Nutr. Dev. 39, 27-48.

Hopfer, U. 1987. Membrane transport mechanisms for hexoses and amino acids in the small intestine. In: Johnson, L.R., Christensen, J., Jackson, M.J., Jacobson, E.D., & Walsh, J.H. (eds.). Physiology of the Gastrointestinal Tract 2ed Vol.2. Raven Press, New York, 1499-1526.

Houpt, T.R. 1970. Transfer of urea and ammonium to the rumen. In: Phillipson, A.T. (ed.). Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant. Oriel Press, Newcastle Upon Tyne, 119-131.

Huntington, G.B. 1989. Hepatic urea synthesis and site and rate of urea removal from blood beef steers fed alfalfa hay or a high concentrate diet. Can. J. Anim. Sci. 69, 215-223.

Huntington, G.B. 1990. Energy metabolism in the digestive tract and liver of cattle: influence of physiological state and nutrition. Reprod. Nutr. Dev. 30, 35-47.

Huntington, G.B., Eisemann, J.H. & Whitt, J.M. 1990. Portal blood flow in steers: Comparison of techniques and relation to hepatic blood flow, cardiac output and oxygen uptake. J. Anim. Sci. 68, 1666-1673.

Huntington, G.B., Prior, R.L. & Britton, R.A. 1980. Glucose and lactate absorption and metabolic interrelationships in lambs switched from low to high concentrate diets. J. Nutr. 110, 1904-1913.

Huntington, G.B., Reynolds, C.K. & Tyrrell, H.F. 1983. Net absorption and ruminal concentrations of metabolites in nonpregnant dry Holstein cows before and after intraruminal acetic acid infusion. J. Dairy Sci. 66, 1901-1908.

Hvelplund, T., Beck, H., & Weisbjerg, M.R. 1999. Proteinudnyttelse under afgræsning. In: Temamøde vedr. Malkekøernes og Kviernes Ernæring. Intern Rapport Nr. 118. Danmarks JordbrugsForskning, Tjele, DK, 41-48

Ingle, D.L., Bauman, D.E. & Garrigus, U.S. 1972. Lipogenesis in the ruminant: in vivo site of fatty acid synthesis in sheep. J. Nutr. 102, 617-624.

Jenkins, T.C. 1993. Lipid metabolism in the rumen. J. Dairy Sci. 76, 3851-3863.

Jesse, B.W., Solomon, R.K. & VI Baldwin, R.L. 1992. Palmitate metabolism by isolated sheep rumen epithelial cells. J. Anim. Sci. 70, 2235-2242.

Juel, C. 1997. Lactate-proton cotransport in skeletal muscle. Physiol. Rev. 77, 321-358.

Jørgensen, H., Fernández, J.A. & Bech-Andersen, S. 1988. Aflejring og indhold af aminosyrer hos slagtesvin. Meddelelse, Statens Husdyrbrugsforsøg nr. 701, Frederiksberg, DK, 4 pp.

Katz, M.L. & Bergman, E.N. 1969a. Simultaneous measurements of hepatic and portal venous blood flow in the sheep and dog. Am. J. Physiol. 216, 946-952.

Katz, M.L. & Bergman, E.N. 1969b. Hepatic and portal metabolism of glucose, free fatty acids, and ketone bodies in the sheep. Am. J. Physiol. 216, 953-960.

Kramer, T., Michelberger, T., Gürtler, H. & Gäbel, G. 1996. Absorption of short-chain fatty acids across ruminal epithelium of sheep. J. Comp. Physiol. B 166, 262-269.

Krehbiel, C.R., Harmon, D.L. & Schnieder, J.E. 1992. Effect of increasing ruminal butyrate on portal and hepatic nutrient flux in steers. J. Anim. Sci. 70, 904-914.

Kristensen, N.B. 2001. Rumen microbial sequestration of [2-^{13}C]acetate in cattle. J. Anim. Sci. 79, 2491-2498.

Kristensen, N.B., Danfær, A. & Agergaard, N. 1998. Absorption and metabolism of short-chain fatty acids in ruminants. Arch. Anim. Nutr. 51, 165-175.

Kristensen, N.B., Danfær, A., Tetens, V. & Agergaard, N. 1996. Portal recovery of intraruminally infused short-chain fatty acids in sheep. Acta Agr. Scand. Sect. A 46, 26-38.

Kristensen, N.B., Gäbel, G., Pierzynowski, S.G. & Danfær, A. 2000a. Portal recovery of short-chain fatty acids infused into the temporarily-isolated and washed reticulo-rumen of sheep. Brit. J. Nutr. 84, 477-482.

Kristensen, N.B., Hansen, O. & Clausen, T. 1995. Measurement of the total concentration of functional Na^+,K^+-pumps in rumen epithelium. Acta Physiol. Scand. 155, 67-76.

Kristensen, N.B., Pierzynowski, S.G. & Danfær, A. 2000b. Net portal appearance of volatile fatty acids in sheep intraruminally infused with mixtures of acetate, propionate, isobutyrate, butyrate and valerate. J. Anim. Sci. 78, 1372-1379.

Leng, R.A. & Brett, D.J. 1966. Simultaneous measurements of the rates of production of acetic, propionic and butyric acids in the rumen of sheep on different diets and the correlations between production rates and concentrations of these acids in the rumen. Brit. J. Nutr. 20, 541-552.

Lobley, G.E. 1992. Control of the metabolic fate of amino acids in ruminants: A review. J. Anim. Sci. 70, 3264-3275.

Lobley, G.E. 1993. Protein metabolism and turnover. In: Forbes, J. M. & France, J. (eds.). Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism. CAB International, Wallingford, UK. 313-339.

Lobley, G.E., Connell, A. & Revell, D. 1996. The importance of transmethylation reactions to metionine metabolism in sheep: effects of supplementation with creatine and choline. Brit. J. Nutr. 75, 47-56.

Lobley, G.E. & Milano, G.D. 1997. Regulation of hepatic nitrogen metabolism in ruminants. Proc. Nutr. Soc. 56, 547-563.

Lomax, M.A. & Baird, G.D. 1983. Blood flow and nutrient exchange across the liver and gut of the dairy cow. Brit. J. Nutr. 49, 481-496.

MacRae, J.C., Bruce, L.A. & Brown, D.S. 1995. Efficiency of utilization of absorbed amino acids in growing lambs given forage and forage:barley diets. Animal Sci. 61, 277-284.

MacRae, J.C., Bruce, L.A., Brown, D.S. & Calder, A.G. 1997b. Amino acid use by the gastrointestinal tract of sheep given lucerne forage. Am. J. Physiol. 36, G1200-G1207.

MacRae, J.C., Bruce, L.A., Brown, D.S., Farningham, D.A.H. & Franklin, M. 1997a. Absorption of amino acids from the intestine and their net flux across the mesenteric- and portal-drained viscera of lambs. J. Anim. Sci. 75, 3307-3314.

McArthur, M.J., Atshaves, B.P., Frolov, A., Foxworth, W.D., Kier, A.B. & Schroeder, F. 1999. Cellular uptake and intracellular trafficking of long chain fatty acids. J. Lipid Res. 40, 1371-1383.

McGarry, J.D. & Foster, D.W. 1980. Regulation of hepatic fatty acid oxidation and ketone body production. Ann. Rev. Biochem. 49, 395-420.

Meijer, A.J., Lamers, W.H. & Chamuleau, R.A.F.M. 1990. Nitrogen metabolism and ornithine cycle function. Physiol. Rev. 70, 701-748.

Mohamed Ali, A., Chandler, K.D. & Jois, M. 1999. Ovine gluconeogenesis from [2-^{14}C]propionate in response to 24 h continuous infusion of glucagon. S. Afr. J. Anim. Sci. 29(ISRP), 221-222.

Müller, F., Huber, K., Pfannkuche, H., Aschenbach, J.R., Breves, G. & Gäbel, G. 2001. Functional characterization of the sheep ruminal monocarboxylate transporter (MCT1) using cultured ruminal epithelial cells. Eur. J. Physiol. 441 (Supp l.), R248.

Nielsen, K. & Krukow, N. 1996. Biokemi. 2. udgave. FADL's Forlag, København, DK, 565 pp.

Noble, R.C. 1978. Digestion, absorption and transport of lipids in ruminant animals. Prog. Lipid Res. 17, 55-91.

Nolan, J.V. 1993, Nitrogen kinetics. In: Forbes, J.M. & France, J. (eds.). Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism. CAB international, Wallingford, UK, 123-143.

O'Mara, F.P., Stakelum, G.K., Dillon, P., Murphy, J.J. & Rath, M. 1997. Rumen fermentation and nutrient flows for cows fed grass and grass supplemented with molassed beet pulp pellets. J. Dairy Sci. 80, 2466-2474.

Pennington, R.J. 1952. The metabolism of short-chain fatty acids in the sheep 1. Fatty acid utilization and ketone body production by rumen epithelium and other tissues. Biochem. J. 51, 251-258.

Perry, K.W., Janes, A.N., Weekes, T.E.C., Parker, D.S. & Armstrong, D.G. 1994. Glucose and L-lactate metabolism in pregnant and in lactating ewes fed barley- or ground mazie-based diets. Exp. Physiol. 79, 35-46.

Peters, J.P., Shen, R.Y.W. & Chester, S.T. 1990. Propionic acid disappearance from the foregut and small intestine of the beef steer. J. Anim. Sci. 68, 3905-3913.

Pethick, D.W. & Dunshea, F.R. 1993. Fat metabolism and turnover. In: Forbes, J. M. & France, J. (eds.). Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism. CAB International, Wallingford, UK, 291-311.

Rechkemmer, G. 1991. Transport of weak electrolytes. In: Schultz, S.T., Field, M., & Frizzell, R.A. (eds.). Handbook of Physiology. The Gastrointestinal System IV. American Physiological Society. 371-388.

Reeds, P.J., Burrin, D.G., Jahoor, F., Wykes, L., Henry, J. & Frazer, E.M. 1996. Enteral glutamate is almost completely metabolized in first pass by the gastrointestinal tract of infant pigs. Am. J. Physiol. 270, E413-E418.

Reeds, P.J., Burrin, D.G., Stoll, B. & van Goudoever, J.B. 1999. Consequences and regulation of gut metabolism. In: Lobley, G.E., White, A. & MacRae, J.C. (eds.). Protein Metabolism and Nutrition. Wageningen Pers, Wageningen, 127-153.

Rémond, D., Bernard, L. & Poncet, C. 2000. Amino acid flux in ruminal and gastric veins of sheep: Effects of ruminal and omasal injections of free amino acids and carnosine. J. Anim. Sci. 78, 158-166.

Rémond, D., Chaise, J.P., Delval, E. & Poncet, C. 1993. Net transfer of urea and ammonia across the ruminal wall of sheep. J. Anim. Sci. 71, 2785-2792.

Rémond, D., Meschy, F. & Boivin, R. 1996. Metabolites, water and mineral exchanges across the rumen wall: mechanisms and regulation. Ann. Zootech. 45, 97-119.

Reynolds, C.K. 1995. Quantitative Aspects of Liver Metabolism in Ruminants. In: v. Engelhardt, W., Leonhard-Marek, S., Breves, G. & Giesecke, D. (eds.). Ruminants Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, D. 351-368.

Reynolds, C.K. & Huntington, G.B. 1988. Partition of portal-drained visceral flux in beef steers. 1. Blood flow and net flux of oxygen, glucose and nitrogenous compounds across stomach and post-stomach tissues. Brit. J. Nutr. 60, 539-551.

Reynolds, C.K., Huntington, G.B., Elsasser, T.H., Tyrrell, H.F. & Reynolds, P.J. 1989. Net metabolism of hormones by portal-drained viscera and liver of lactating Holstein cows. J. Dairy Sci. 72, 1459-1468.

Reynolds, C.K., Huntington, G.B., Tyrrell, H.F. & Reynolds, P.J. 1988a. Net portal-drained visceral and hepatic metabolism of glucose, L-lactate and nitrogenous compounds in lactating Holstein cows. J. Dairy Sci. 71, 1803-1812.

Reynolds, C.K., Huntington, G.B., Tyrrell, H.F. & Reynolds, P.J. 1988b. Net metabolism of volatile fatty acids, D-β-hydroxybutyrate, nonesterified fatty acids, and blood gasses by portal-drained viscera and liver of lactating Holstein cows. J. Dairy Sci. 71, 2395-2405.

Russel, J.B., Onodera, R. & Hino, T. 1991. Ruminal protein fermentation: new perspectives on previous contradictions. In: Tsuda, T., Sasaki, Y. & Kawashima, R. (eds.). Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants. Academic Press, Inc., San Diego, CA, 681-697.

Sands, J.M. 1999. Regulation of renal urea transporters. J. Am. Soc. Nephrol. 10, 635-646.

Schaumburg, H.H., Byck, R., Gerstl, R. & Mashman, J.H. 1969. Monosodium L-Glutamate: Its pharmacology and role in the Chinese resturant syndrome. Science. 163, 826-828.

Seal, C.J. & Parker, D.S. 1991. Isolation and characterization of circulating low molecular weight peptides in steer, sheep and rat portal and peripheral blood. Comp. Biochem. Physiol. B 99, 679-685.

Seal, C.J. & Reynolds, C.K. 1993. Nutritional implications of gastrointestinal and liver metabolism in ruminants. Nutr. Res. Rev. 6, 185-208.

Sehested, J., Andersen, J.B., Aaes, O., Kristensen, N.B., Diernæs, L., Møller, P.D. & Skadhauge, E. 2000. Feed-induced changes in the transport of butyrate, sodium and chloride ions across the isolated bovine rumen epithelium. Acta Agr. Scand. Sect. A 50, 47-55.

Sehested, J., Diernæs, L., Møller, P.D. & Skadhauge, E. 1999a. Ruminal transport and metabolism of short-chain fatty acids (SCFA) in vitro: effect of SCFA chain length and pH. Comp. Biochem. Physiol. A 123, 359-368.

Sehested, J., Diernæs, L., Møller, P.D. & Skadhauge, E. 1999b. Transport of butyrate across the isolated bovine rumen epithelium - interaction with sodium, chloride and bicarbonate. Comp. Biochem. Physiol. A 123, 399-408.

Shirazi-Beechey, S.P., Wood, I.S., Dyer, J., Scott, D. & King, T.P. 1995. Intestinal sugar transport in ruminants. In: v. Engelhardt, W., Leonhard-Marek, S., Breves, G. & Giesecke, D. (eds.). Ruminants Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, D. 117-133.

Sinclair, L.A., Garnsworthy, P.C., Newbold, J.R. & Buttery, P.J. 1995. Effects of synchronizing the rate of dietary energy and nitrogen release in diets with a similar carbohydrate composition on rumen fermentation and microbial protein synthesis in sheep. J. Agric. Sci. 124, 463-472.

Stevens, C.E. 1964. Transport of sodium and chloride by the isolated rumen epithelium. Am. J. Physiol. 206, 1099-1105.

Stevens, C.E. 1970. Fatty acid transport through the rumen epithelium. In: Phillipson, A.T. (ed.). Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant. Newcastle-upon-Tyne, UK, 101-112.

Stevens, C.E. & Stettler, B.K. 1966. Transport of fatty acid mixtures across rumen epithelium. Am. J. Physiol. 211, 264-271.

Stevens, C.E. & Stettler, B.K. 1967. Evidence for active transport of acetate across bovine rumen epithelium. Am. J. Physiol. 213, 1335-1339.

Steven, D.H. & Marshall, A.B. 1970. Organization of the rumen epithelium. In: Phillipson, A.T. (ed.). Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant. Newcastle-upon-Tyne, UK, 80-100.

Stinson, A.W. & Calhoun, M.L. 1993. Digestive system. In: Dellmann, H.-D. (ed.). Textbook of Veterinary Histology. 4ed. Lea & Febiger, Malvern, PA. 153-193.

Stoll, B., Burrin, D.G., Henry, J., Yu, H., Jahoor, F. & Reeds, P.J. 1999. Substrate oxidation by portal drained viscera of fed piglets. Am. J. Physiol. 277, E168-E175.

Storm, E. & Ørskov, E.R. 1983. The nutritive value of rumen micro-organisms in ruminants 1. Large-scale isolation and chemical composition of rumen micro-organisms. Brit. J. Nutr. 50, 463-470.

Strudsholm, F., Nielsen, E.S., Flye, J.C., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Kristensen, V.F., Hvelplund, T. & Hermansen, J.E. 1997. Fodermiddeltabel 1997. Sammensætning og foderværdi af fodermidler til kvæg. Rapport nr. 69, Landsudvalget for Kvæg, Århus, DK, 53 pp.

Tagari, H. & Bergman, E.N. 1978. Intestinal disappearance and portal blood appearance of amino acids in sheep. J. Nutr. 108, 790-803.

Thorlacius, S.O. & Lodge, G.A. 1973. Absorption of steam-volatile fatty acids from the rumen of the cow as influenced by diet, buffers and pH. Can. J. Anim. Sci. 53, 279-288.

Van der Walt, J.G., Baird, G.D. & Bergman, E.N. 1983. Tissue glucose and lactate metabolism and interconversions in pregnant and lactating sheep. Brit. J. Nutr. 50, 267-280.

Wallace, R.J. 1996. Ruminal microbial metabolism of peptides and amino acids. J. Nutr. 126, 1326S-1334S.

Waterlow, J.C., Garlick, P.J. & Millward, D.J. 1978. Protein turnover in mammalian tissues and in the whole body. 19 The effects of nutrition and hormones on protein turnover in the liver. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 697-746.

Watford, M. 1999. Is there a requirement for glutamine catabolism in the small intestine. Brit. J. Nutr. 81, 261-262.

Webb, K.E.Jr., Matthews, J.C. & DiRienzo, D.B. 1992. Peptide absorption: a review of current concepts and future perspectives. J. Anim. Sci. 70, 3248-3257.

Weekes, T.E.C. 1974. The in vitro metabolism of propionate and glucose by the rumen epithelium. Comp. Biochem. Physiol. B 49, 393-406.

Weekes, T.E.C. 1991. Hormonal control of glucose metabolism. In: Tsuda, T., Sasaki, Y. & Kawashima, R. (eds.). Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants. Academic Press, Inc., San Diego, CA, 183-196.

Weigand, E., Young, J.W. & McGilliard, A.D. 1972. Extent of propionate metabolism during absorption from the bovine ruminoreticulum. Biochem. J. 126, 201-209.

Weisbjerg, M.R., Børsting, C.F. & Hvelplund, T. 1992. Fatty acid metabolism in the digestive tract of lactating cows fed tallow in increasing amounts at two feed levels. Acta Agr. Scand. Sect. A 42, 106-114.

Windmueller, H.G. 1982. Glutamine utilization by the small intestine. Adv. Enzymol. Mol. Biol. 53, 201-237.

Wright, P.L., Clemett, J.A., Smith, K.F., Day, W.A. & Fraser, R. 1983. Hepatic sinusoidal endothelium in goats. Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci. 61, 739-741.

Wu, G. 1998. Intestinal mucosal amino acid catabolism. J. Nutr. 128, 1249-1252.

Wu, Z., Ohajuruka, O.A. & Palmquist, D.L. 1991. Ruminal synthesis, biohydration, and digestibility of fatty acids by dairy cows. J. Dairy Sci. 74, 3025-3034.

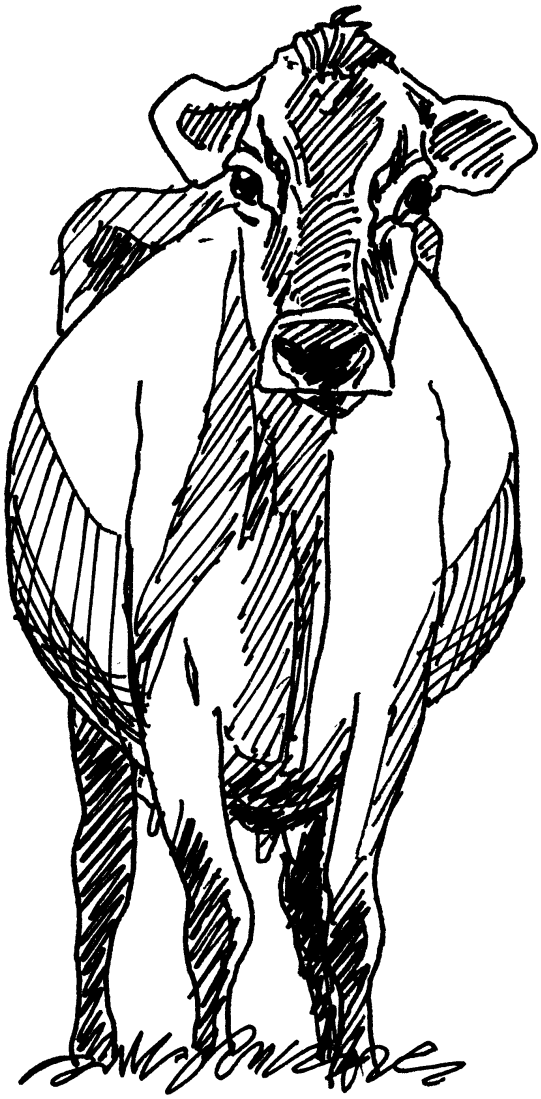
Wu, Z. & Palmquist, D.L. 1991. Synthesis and biohydrogenation of fatty acids by ruminal microorganisms in vitro. J. Dairy Sci. 74, 3035-3046.

Næringsstofomsætning i ekstrahepatiske væv

15

af Torben Gosvig Madsen og Mette Olaf Nielsen

Inst. for Anatomi og Fysiologi,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole

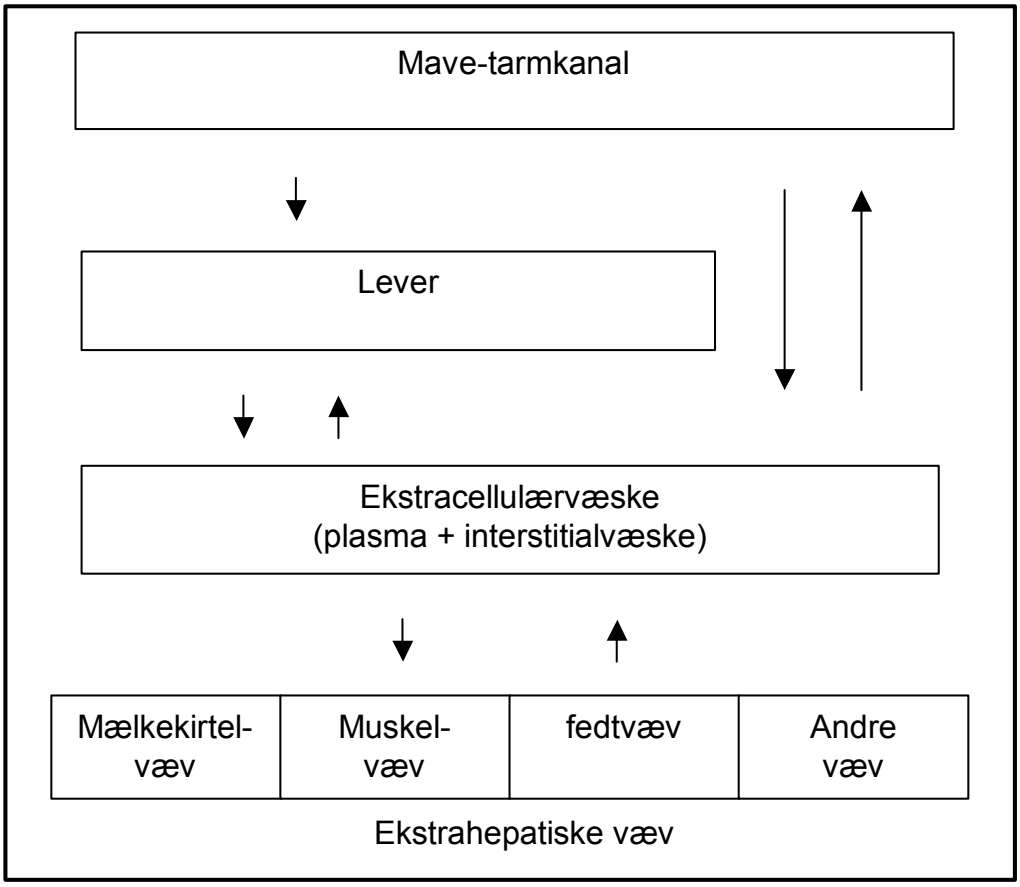


Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

15.1 Indledning

I det foregående kapitel er absorptionen fra mave-tarmkanalen og metabolismen af de enkelte næringsstoffer i mave-tarmkanal og i lever beskrevet. I dette kapitel beskrives næringsstoffernes videre skæbne. Forsyningen med næringsstoffer til de ekstrahepatiske væv, der her defineres som alle væv minus mave-tarmkanal og lever, sker i princippet fra en fælles pulje af næringsstoffer i ekstracellulærvæsken (ECV), som består af plasma og interstitialvæske. De ekstracellulære puljer af næringsstoffer kan således betragtes som en fælles madpakke for kroppens væv. Fordelingen af næringsstoffer mellem vævene vil afhænge af de enkelte vævs optag og forbrug af de pågældende næringsstoffer (se Figur 15.1).

Aflejringen af næringsstoffer i muskel- og fedtvæv eller udskillelse i mælkebestanddele er et resultat af nettooptagelse af næringsstoffer i vævene. Denne næringsstofoptagelse er dels reguleret af det hormonelle (også kaldet endokrine) system, men er også afhængig af den intracellulære omsætning af de enkelte næringsstoffer i de forskellige metaboliske processer, dvs. forbruget af næringsstoffer. Det er formålet med dette afsnit at beskrive, hvordan næringsstofferne fordeles i ECV, hvordan de optages og omsættes i de ekstrahepatiske væv, samt hvordan de vigtigste hormoner påvirker denne omsætning. Emnet begrænses dog her til de kvantitativt vigtigste ekstrahepatiske væv for en lakterende malkeko, dvs. muskel-, fedt- og mælkekirtelvæv.



Figur 15.1 *Overordnet skitse af de intermediære næringsstofstrømme fra mave-tarmkanal til de ekstrahepatiske væv.*

En bedre forståelse af de mekanismer, der styrer fordelingen af næringsstofferne, vil potentielt kunne føre til bedre estimater for produktionen i en given situation ud fra inputfaktorer såsom foderniveau og fodersammensætning, dyrets alder og laktationsstadium m.m. Mulighederne for at optimere med hensyn til evt. miljøbelastende stoffer og priser på foderemner og produkter vil således forbedres. Det ultimative mål er en model, der præcist kan beskrive malkekoens næringsstofomsætning i en hver situation. For at give et billede af, hvor langt denne proces er, og hvor der især mangler viden, vil der sidst i kapitlet angives estimater for næringsstofforbruget i de ekstrahepatiske væv for en ko, der vejer 550 kg og producerer 30 kg mælk dagligt. Disse estimater vil blive sammenholdt med de værdier, der blev estimeret i kapitel 14 for næringsstofforsyningen fra splanknikusgebetet.

15.2 Næringsstofpuljer og deres omsætning

Næringsstoffer tilføres den ekstracellulære pulje gennem absorption fra mave-tarmkanalen og den endogene udskillelse fra de forskellige kropsvæv (se Figur 15.1). De absorberede næringsstoffer indgår i de metaboliske processer i mave-tarmkanalen og i leveren, som det er beskrevet i kapitel 14, før de gennem *v. hepatica* og lymfesystemet føres ud i *v. cava* og med blodkredsløbet fordeles i ECV. Puljestørrelsen af de forskellige næringsstoffer i ECV vil således afhænge både af absorptionen fra mave-tarmkanalen samt den konstante udveksling af næringsstoffer mellem ECV og de forskellige ekstrahepatiske vævspuljer. Formålet med dette afsnit er derfor at give en grundlæggende forståelse af, hvorledes de vigtigste næringsstoffer forsynes til og omsættes i de ekstrahepatiske væv. Som nævnt ovenfor, beskrives kun omsætningen i de kvantitativt vigtigste væv, nemlig muskel-, fedt- og mælkekirtelvæv.

I beskrivelsen af den kvantitative omsætning af et næringsstof anvendes ofte begrebet fluks af det pågældende næringsstof. Ved fluks forstår man den mængde af et stof, der strømmer til eller fra en afgrænset pulje i et bestemt tidsrum. Næringsstoffluksen giver således et billede af den totale omsætning af det pågældende næringsstof, og hvis puljen f.eks. er et enkelt organ eller hele ECV, får man også et indtryk af den metaboliske aktivitet. For at opnå ligevægt i en pulje må næringsstoffluksen til og fra puljen nødvendigvis være lige stor. Beskrivelsen af fluksen for nogle af de kvantitativt vigtigste næringsstoffer gennem ECV og til og fra de enkelte ekstrahepatiske væv i forskellige situationer kan således være med til at øge forståelsen af, hvorledes metabolismen i de forskellige væv ændres afhængig af dyrets aktuelle situation.

For at dyrene kan fungere optimalt er det nødvendigt at opretholde et forholdsvist konstant kropsmiljø, f.eks. konstant pH, pCO_2, temperatur og Ca^{2+}, men også forholdsvis konstante næringsstofniveauer i ECV. Dette reguleres i høj grad via det endokrine system og blev i 1929 defineret som homeostase (Cannon, 1929). Den akutte regulering, der ligger til grund for opretholdelse af homoestasen, kan dog ikke forklare reguleringen af, hvordan fordelingen af næringsstoffer mellem vævspuljerne ændres med ændret metabolisk belastning, f.eks. gennem laktationen. Et koncept, der beskriver hvordan næringsstoffluks gennem ECV og til og fra de forskellige vævspuljer ændres over tid, således at dyrets fysiologiske situation tilgodeses, benævntes ifølge Bauman & Currie (1980) homeorhetisk tilpasning, og betyder reelt et nyt udgangspunkt for den homeostatiske tilpasning.

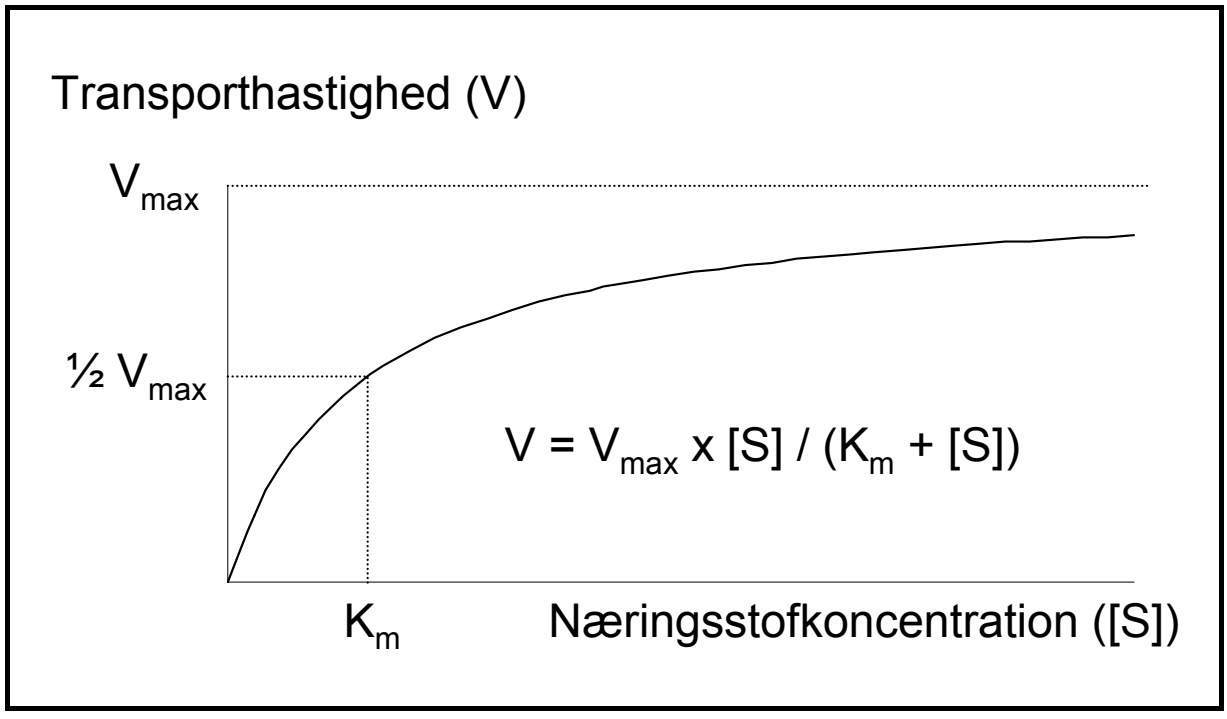
Puljer i ekstracellulær væske

De forskellige væv forsynes som nævnt med næringsstoffer fra puljerne i ECV. Nærings-

stofferne transporteres med blodbanen, hvorfra de flyder ud i den interstitielle væske og optages i de forskellige vævsceller. Optagelsen i vævscellerne afhænger således af, hvordan de forskellige næringsstoffer forcerer barriererne mellem blodkarsystemet og interstitialvæske og mellem interstitialvæske og det intracellulære væskerum (se Figur 15.3, 15.5 og 15.7). Transporten af næringsstoffer fra blodbanen til vævscellerne antages typisk at være passiv diffusion eller transportermedieret. De transportermedierede processer forventes at følge 1. ordens Michaelis-Menten kinetik, hvor transporthastighed for et næringsstof kan beregnes ud fra næringsstofkoncentrationen, samt V_{max}- og K_m-værdier, der afhænger af transportertype og antal (se Figur 15.2). K_m er Michaelis-Menten konstanten, der angiver den substratkoncentration, der svarer til en proceshastighed på halvdelen af den maksimalt opnåelige (V_{max}). I dette afsnit vil transporten fra blodbanen og optagelsen i vævscellerne for de vigtigste næringsstoffer blive behandlet.

Glukose

Glukose er et forholdsvis lille polært molekyle med høj vandopløselighed og transporteres derfor fuldstændig opløst i plasma. Kapillærerne er generelt permeable for små molekyler, og glukose fordeler sig derfor ved simpel diffusion ligeligt i plasma og interstitiel væske. På grund af glukoses polaritet passerer molekylet kun vanskeligt vævscellernes nonpolære membranstruktur. Glukoseoptagelsen i vævscellerne er derfor afhængig af transportproteiner (GLUT'er) lokaliseret i cellemembranen. Den intracellulære glukosekoncentration er lavere end koncentrationen i ECV, og transporten er derfor i reglen energiuafhængig, dvs. der er tale om faciliteret transport, som afhænger af koncentrationsgradienten over cellemembranen.



Figur 15.2 *Næringsstoftransporthastighed (V) som funktion af næringsstofkoncentrationen ([S]) beskrevet med 1. ordens Michaelis-Menten kinetik.*

Der findes forskellige isoformer af disse transportører, med forskellige V_{max}- og K_m-værdier. GLUT 1, der er lokaliseret i bl.a. yvervæv, placenta og de røde blodlegemer (se Tabel 15.1), har en K_m-værdi, som ligger omkring eller lidt under normalkoncentrationen af glukose i plasma. Det er således med til at sikre glukoseforsyningen til disse væv, da optagelseshastigheden normalt vil ligge på mere end 50 % af maksimalhastigheden. For GLUT 4, der i muskel- og fedtvæv er den vigtigste glukosetransportør, gælder, at transportproteinets funktionsdygtighed ikke kun afhænger af koncentrationen af glukose, men også af tilstedeværelsen af hormonet insulin (se afsnit om regulering af næringsstofomsætning). Optagelsen i de forskellige væv afhænger således af glukosekoncentrationen og insulinniveauet i ECV, hvor en lav glukosekoncentration vil favorisere optagelsen i de væv, hvor GLUT 1 er dominerende, dels fordi en lav glukosekoncentration resulterer i et lavt insulinniveau (se afsnit 15.4), men også fordi GLUT 1 har en lavere K_m-værdi end GLUT 4.

Estimater for glukosekoncentrationer og fluks gennem ECV er angivet i Tabel 15.2. Som det fremgår, falder glukosekoncentrationen normalt fra gold- til laktationsperioden samtidig med, at glukosefluksen stiger i takt med det øgede forbrug af glukose i mælkekirtlerne. Det diskuteres ofte, hvorvidt det er et øget forbrug (pull) eller en øget forsyning (push), der ændrer fluksen til mælkekirtlerne. I forbindelse med laktation vil det være rimeligt at sige, at fluksen til mælkekirtlerne afhænger af forbruget i mælkekirtlerne (altså en pull effekt), da fluksen stiger på trods af faldende glukosekoncentration i ECV. En stigning i forsyningen med glukogene substrater til leveren vil alt andet lige resultere i en forøget glukosekoncentration i ECV og dermed også insulinniveauet, hvilket vil stimulere optagelsen i muskel- og fedtvæv, der som nævnt er insulinafhængig, altså en push effekt i det tilfælde (se også afsnit 15.3).

Tabel 15.1 *Oversigt over de vigtigste glukosetransportører, der findes i det perifere væv og deres K_m-værdier (Bell et al., 1990; Zhao et al., 1996)*

	K_m (mM)	Væv
GLUT 1	1 – 4	Yvervæv
		Placenta
		Røde blodlegemer
		(Centralnervesystemet)
GLUT 2	12-20	Bugspytkirtlen (pankreas)
		Nyrer
GLUT 3	< 1	Centralnervesystemet
		(Placenta)
GLUT 4 [1)]	4 – 5	Muskelvæv
		Fedtvæv

[1)] insulinafhængig.

Tabel 15.2 *Plasmakoncentrationer og fluks gennem ekstracellulær væskepulje (ECV) for glukose, ikke forestrede fedtsyrer (NEFA), Triacylglycerol (TAG), acetat, 3-OH-butyrat og aminosyrerne metionin, fenylalanin og tyrosin hos drøvtyggere med angivelse af laktationsstadium, vægt og mælkeproduktion*

Næringsstof	Plasma koncentration	Fluks gennem ECV (mmol·dag^{-1}· kg BW^{-1})	Dyr	Laktationsstadium (uge post partum)	Vægt (kg)	Mælkeproduktion (kg)	Kilde
Glukose (mM)	2,58	158	Køer	4	534	30,8	1
	3,8	48	Køer	-3	685	-	2
	3,4	97	Køer	6	574	27,2	2
	2,8-2,9	24-29	Får	ID-IL**	46,7	-	3
NEFA (µM)	-	40	Geder	2-3	34,5	2,1	4
	-	16	Geder	~ 20	40,5	1,3	4
	328	21,0	Geder	2	52,9	2,25	5
	196	13,6	Geder	5	52,8	2,35	5
	186	12,4	Geder	11	53,6	2,06	5
TAG (µM)	155	-	Geder	5	58	2,8	6
	181	-	Geder	40	62	0,8	6
	65	-	Køer	15	-	22,0	7
Acetat (mM)	1,52	~344*	Køer	5	600*	22,1	8
	1,82	420	Får	4	51,4	1,44	9
	1,49	328	Får	12	53,1	0,78	9
	1,63	164	Får	ID-IL**	54	-	10
β-OH-butyrat (mM)	0,64-0,98	-	Køer	tidlig laktation	-	25***	11
	0,50	-	Køer	midt laktation	-	18***	11
	0,70-0,83	22-32	Får	- 6	72 -82	-	12
Metionin (µM)	34,8	1,78	Geder	ID-IL**	51,7	-	13
	17,2	2,91	Geder	2	53,0	3,9	13
Fenylalanin (µM)	21,9	3,82	Geder	ID-IL**	51,3	-	14
	17,7	5,65	Geder	3	53,3	2,44	14
Tyrosin (µM)	-	3,38	Får	ID-IL**	65,3	-	15
	-	4,79	Får	3	53,3	-	15
	-	4,46	Får	9	62,3	-	15

*) Levende vægt anslået til 600 kg. **) ID-IL = ikke drægtig – ikke lakterende. ***) ydelser estimeret ud fra en årsydelse på 5570 kg. 1) Bruckental et al. (1980); 2) Thilsted (1985); 3) Abdalla et al. (1986); 4) Madsen (1988); 5) Dunshea et al. (1990); 6) Madsen et al. (2002a); 7) Cant et al. (1993); 8) König et al. (1984); 9) Hough et al. (1986); 10) Pethick et al. (1981); 11) Whitaker et al. (1983); 12) Pethick & Lindsay (1982); 13) Champredon et al. (1990); 14) Baracos et al. (1991); 15) Bryant & Smith (1982).

Triacylglycerol
Triacylglycerol (TAG) er på grund af den nonpolære struktur ikke vandopløseligt, hvilket betyder, at det ikke kan transporteres frit i plasma. Dette løses ved dannelse af såkaldte lipoproteiner, der består af en blanding af TAG, kolesterol, kolesterolestre, fosfolipider og proteiner, der danner komplekser med en polær overflade, hvorved komplekset kan transporteres opslæmmet i plasma.

De næringsmæssigt vigtigste lipoproteiner hos drøvtyggere er chylomikroner og i mindre grad VLDL (very low density lipoprotein), der som beskrevet i kapitel 14 dannes i hhv. tarmepitel- og leverceller. På grund af størrelsen af disse komplekser diffunderer de ikke frit fra blodbanen til interstitielvæsken. Transporten ud af blodkarsystemet afhænger i første omgang af hydrolyse af triacylglycerol til frie fedtsyrer og glycerol, der kan passere kapillærvæggen. Hydrolysen katalyseres af et enzym kaldet lipoprotein lipase (LPL), der sidder i karvæggen i fedt- og mælkekirtelvæv. Er lipoprotein lipase aktiviteten ikke begrænsende, vil optagelsen afhænge af TAG-koncentrationen, hvilket normalt må forventes at være tilfældet for optagelsen i yvervæv hos lakterende køer og geder (Miller et al., 1991; Nielsen et al., 1994). Organismen kan derfor ved at sænke aktiviteten af LPL i fedtvæv øge forsyningen til og dermed optagelsen i mælkekirtlerne.

Transporten i interstitiel væske af de nonpolære fedtsyremolekyler, der frigives ved TAG-hydrolysen, er ikke fuldt klarlagt. På grund af den nonpolære egenskab findes fedtsyrerne kun opløst i meget lave koncentrationer, det er dog muligt, at transporten foregår associeret til albumin, der findes i små mængder i interstitiel væske (se Figur 15.4). Ved frigivelse af fedtsyrerne fra albumin i forbindelse med en membrankataliseret proces kan opnås en lokal koncentrationsgradient over cellemembranen, og fedtsyrerne kan således ved simpel diffusion transporteres ind i cellerne. Der er desuden i visse væv påvist transportproteiner, som kan være involveret i transporten over cellemembranen (Van Nieuwnhoven et al., 1996).

Det glycerol, der dannes ved hydrolyse af TAG, er som glukose et lille polært molekyle, der må forventes at blive transporteret i lighed med glukose, dvs. ved fri diffusion i ECV og evt. afhængig af et transmembran transportsystem ind i cellerne. Nettooptagelsen afhænger dog af den intracellulære aktivitet af enzymet glycerol kinase, der katalyserer glycerol metabolismen i cellerne (se afsnit om fedtvæv).

Det har ikke været muligt at finde relevante estimater for TAG-fluks gennem ECV, men fluksen stiger med øget fedtindtag gennem foderet, hvilket resulterer i højere plasmaniveauer og dermed optag i både fedt- og mælkekirtelvæv (Nielsen et al., 1994). Det vil derfor være rimeligt at beskrive en øget fluks som et resultat af en push effekt.

Frie fedtsyrer (ikke forestrede fedtsyrer)
Puljen af frie fedtsyrer, som også benævnes ikke forestrede fedtsyrer (NEFA), stammer normalt ikke direkte fra absorption fra mave-tarmkanalen, men er af endogen oprindelse. Der kan dog i specielle fodringssituationer med et højt indhold af fedtsyrer med en kædelængde < 12 C-atomer forekomme en absorption af disse kortere kædede fedtsyrer direkte til blodbanen, hvorved man ser en udskillelse af NEFA fra splanknikusgebetet. Da NEFA som omtalt er nonpolære molekyler, findes de kun frit i plasma i meget små mængder. NEFA transporteres i stedet kompleksbundet til plasmaproteiner, hovedsageligt albumin.

Optagelsen af NEFA i vævene afhænger af plasmakoncentrationen og foregår som beskrevet i det foregående afsnit. Ændringer i koncentrationen i ECV vil altså direkte have betydning for de perifere vævs NEFA-optagelse (push effekt). Tilførslen af NEFA til ECV sker hovedsageligt ved hydrolyse af fedtvævets TAG (se afsnit om fedtvæv) og muligvis i mindre grad fra hydrolyse af TAG i blodbanen. Koncentration og fluks af NEFA vil derfor være tæt forbundet med fedtvævets enzymregulerede lipolyse og kun i lille omfang afhænge af lipoproteinernes fluks. En kombination af størrelsen af dyrets fedtdepot og enzymaktiviteten i dette væv vil således være bestemmende for NEFA-fluksen gennem ECV.

Den øgede hydrolyse i fedtvævet, der ses i forbindelse med negativ energibalance, resulterer derfor i en øget NEFA-fluks gennem ECV og typisk også en stigende koncentration i plasma. Det afspejles i værdierne fra Tabel 15.2, hvor det ses, at både NEFA-fluks i ECV og koncentration falder gennem laktationen, i takt med at energibalancen må formodes at stige. Andelen i de samlede oxidationsprocesser, der dækkes af NEFA, ændres altså gennem laktationsperioden. I afsnittet om hormonregulering af stofskiftet (afsnit 15.3) beskrives det endokrine respons i forbindelse med en negativ energibalance, og hvordan det i fedtvæv giver anledning til en øget lipolyse.

Frie aminosyrer og små peptider

De kvantitativt vigtigste aminosyrer består af de 20, der indgår i proteinsyntesen. Disse aminosyrer opdeles ofte i essentielle aminosyrer, der må absorberes fra fordøjelseskanalen, og ikke-essentielle aminosyrer, som kroppen selv kan syntetisere. Vævene forsynes hovedsageligt med aminosyrer fra ECV-puljen af frie aminosyrer. Der er dog desuden indicier for, at i hvert fald mælkekirtelvæv også forsynes med aminosyrer fra ECV-puljen af små peptider (Backwell et al., 1996). Aminosyrerne er ligesom glukose små molekyler med mere eller mindre polære egenskaber og dermed alle vandopløselige med en ligelig fordeling i ECV til følge. På grund af deres polære egenskaber er transporten over vævscellernes membran, som for glukose, afhængig af transmembrane transportproteiner. Koncentrationen intracellulært er i reglen højere end den ekstracellulære koncentration, hvorfor den transmembranelle transport af aminosyrer ind i cellerne er en energikrævende proces. Christensen et al. (1990) lister en række på 13 forskellige membrantransportører, hvor 8 anføres at være Na-afhængige, dvs. sekundær aktiv transport drevet af Na-koncentrationsgradienten, der opretholdes af Na/K ATPase i cellemembranen.

Transportørerne er mere eller mindre specifikke for de enkelte aminosyrer, hvilket åbner muligheden for konkurrence mellem de aminosyrer, som transporteres af samme transportører. Det er dog i både muskel- og mælkekirtelvæv påvist, at optagelsen af essentielle aminosyrer afhænger lineært af koncentrationen i ECV (Harris et al., 1992; Guinard & Rulquin, 1994; Mackle et al., 2000), dvs. at transportkapaciteten ikke synes at være begrænsende for optagelsen.

I forbindelse med laktationens påbegyndelse stiger aminosyrefluksen gennem ECV, som det ses i Tabel 15.2, hvilket afspejler den øgede optagelse i mælkekirtlerne. I takt med at ydelsen falder og dermed aminosyreoptagelsen i mælkekirtlerne, ses også et fald i aminosyrefluksen. I muskelvæv vil der i modsætning til mælkekirtelvæv typisk ske en nedgang i forbruget af aminosyrer i forbindelse med laktationens påbegyndelse, hvilket kan resultere i mobilisering fra proteinpuljen i muskelvæv (nettofluks fra puljen), hvis ikke proteolysen nedsættes tilsvarende. Denne omfordeling af aminosyrefluk-

sen vil behandles nærmere i afsnittet om hormonel regulering (afsnit 15.3). I Tabel 15.3 kan man se, at der ikke sker nogen entydig ændring af koncentrationen af de enkelte aminosyrer fra tidlig til midt laktation, og Schwab et al. (1992) fandt heller ikke en entydig tendens for aminosyrekoncentrationerne gennem laktationen. Det er derfor i forbindelse med laktation svært at afgøre, om det er pull eller push effekter, der styrer fluksen, men da optagelsen som nævnt korrelerer positivt med plasmakoncentrationen, tyder det mest på en form for push effekt.

Tabel 15.3 *Aminosyrekoncentrationer i plasma og aminosyrefluks gennem ECV hos lakterende drøvtyggere*

Mean (SEM)	Laktationsstadium Køer (tidlig)[1)]	Køer (midt)[2)]	Geder (midt)[3)]	Fluks [3)] ($mmol \cdot dag^{-1} \cdot kg\ BW^{-1}$)
Vægt (kg)	552	509	75	
Mælkeproduktion (kg/d)	27,0	22,9	2,5	
Ikke-essentielle aminosyrer (µM)				
Alanin	249 (12)	236 (9)	110,0	11,7 (2,2)
Aspargine	60 (5)	52 (3)		
Aspartate	7 (1)	11 (1)		
Cystein	21 (1)	21 (5)		
Glutamin	294 (14)	155 (8)		
Glutamate	60 (2)	151 (8)		
Glycin	332 (26)	333 (12)		
Prolin	72 (5)	82 (4)	144,2	4,6 (1,2)
Serin	121 (9)	110 (5)	62,4	8,5 (0,9)
Tyrosin	52 (3)	48 (3)	52,9	2,2 (0,4)
Essentielle aminosyrer (µM)				
Arginin	62 (4)	65 (4)	90,5	5,5 (1,3)
Histidin	23 (4)	18 (5)	44,3	3,2 (0,7)
Isoleucin	100 (6)	124 (7)	61,7	4,7 (1,1)
Leucin	89 (5)	102 (6)	159,9	11,5 (3,2)
Lysin	72 (5)	82 (5)	65,2	4,3 (0,9)
Metionin	21 (1)	21 (1)	27,5	1,3 (0,4)
Fenylalanin	45 (2)	49 (2)	33,0	3,8 (0,9)
Treonin	105 (9)	104 (4)	37,6	4,3 (0,9)
Tryptofan	36 (2)	25 (2)		
Valin	189 (8)	201 (9)	142,1	5,9 (1,4)

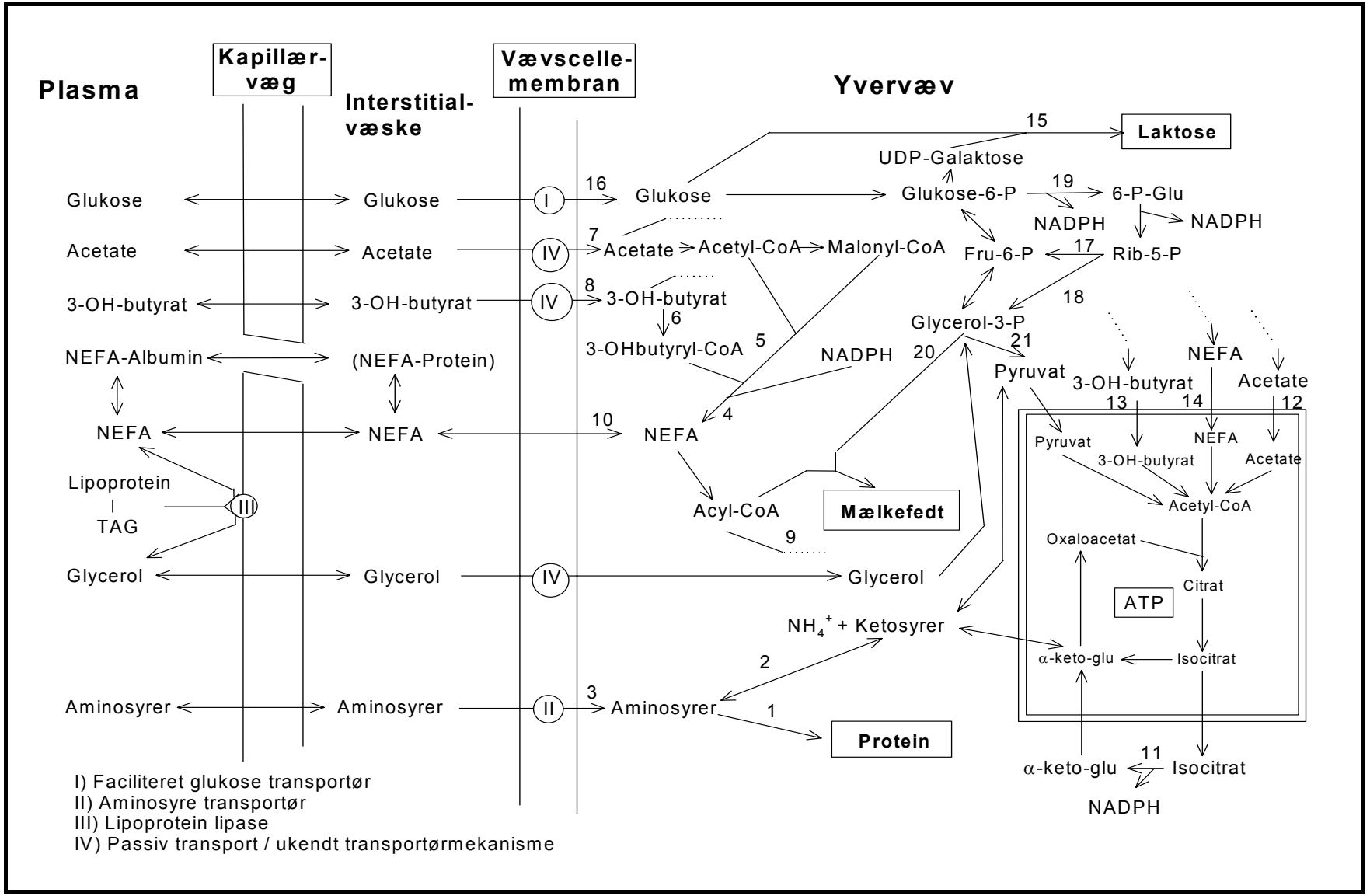
[1)] Korhonen et al. (2000); [2)] Vanhatalo et al. (1999); [3)] Bequette et al. (1997).

Acetat og ketonstoffer
Input af acetat og 3-OH-butyrat, det kvantitativt vigtigste ketonstof, sker hovedsageligt fra fordøjelseskanalen (vommen) og for 3-OH-butyrats vedkommende også fra lever som beskrevet i kapitel 14. Disse to næringsstoffer er ved fysiologisk pH overvejende hydrofile/polære molekyler, der transporteres opløst i plasma. Som for de andre små polære molekyler forventes de derfor at være homogent fordelt i ECV. Den transmembranelle transport i forbindelse med optagelsen i vævscellerne er ikke godt belyst, men det antages normalt, at transporten foregår ved simpel diffusion, hvilket stemmer godt overens med, at optagelsen bl.a. i yvervæv er påvist at afhænge lineært af koncentrationen i ECV (Miller et al., 1991). Det synes dog sandsynligt, at transporten kan være associeret til transportproteiner på grund af molekylernes polaritet, da molekylerne ved fysiologisk pH hovedsageligt vil være dissocieret.

En stigende foderoptagelse og dermed øget mikrobiel produktion af acetat og butyrat resulterer i en højere optagelse fra fordøjelseskanalen og dermed en øget fluks af acetat og 3-OH-butyrat i ECV. 3-OH-butyrat-fluksen afhænger dog også af output fra leveren (se kapitel 14). Som for NEFA ses derfor både, at fluks i ECV og plasmakoncentration af 3-OH-butyrat er negativt korreleret (indirekte eller direkte) til energibalancen og dermed positivt korreleret til mælkeydelsen, hvilket værdierne i Tabel 15.2 også afspejler. Der er således umiddelbart tale om en push effekt, hvor en øget frigivelse fra splanknikusgebetet resulterer i stigende koncentrationer i ECV og dermed i en større optagelse i bl.a. mælkekirtlerne, selvom forøget foderoptagelse er en indirekte effekt af forøget næringsstofforbrug i mælkekirtlerne.

Puljer i ekstrahepatiske væv
De ekstrahepatiske væv forsynes som beskrevet i de forudgående afsnit med næringsstoffer fra puljerne i ECV, hvilket betyder, at vævene må deles/konkurrere om næringsstofferne. Omsætningen og optagelsen af næringsstofferne i vævene vil blive beskrevet i dette afsnit. Fordelingen af næringsstofferne mellem vævene vil hovedsagelig blive omtalt i afsnittet, der omhandler næringsstofomsætningens regulering. Som nævnt i indledningen, er kun de kvantitativt mest betydende ekstrahepatiske vævspuljer for en malkeko medtaget.

Mælkekirtelvæv
Dette væv er hos lakterende dyr et yderst metabolisk aktivt organ, hvilket selvfølgelig skyldes produktionen af mælk. Mælkebestanddelene fedt, proteiner og laktose syntetiseres i de sekretoriske celler og secerneres til yveralveolerne, hvor den færdige mælk opbevares, indtil den malkes ud. Laktosekoncentrationen i mælken er ret konstant, da det anses for at være den væsentligste osmotiske enkeltfaktor i mælken. Syntesen af laktose vil således i høj grad være bestemmende for mælkevolumen. Forholdet mellem fedt, protein og laktose i mælken ser i nogen grad ud til at reflektere næringsstofsammensætningen i plasma (Cant et al., 1999), f.eks. ses et øget laktose:fedt- og laktose:proteinforhold og et øget fedt:laktose- og fedt:proteinforhold i forbindelse med hhv. en øget glukose og TAG-koncentration i plasma (DePeters & Cant, 1992; Purdie et al., 2000). Det er således muligt at manipulere med mælkens sammensætning, men det har dog vist sig hovedsageligt at gælde for mælkens indhold af fedt. De overordnede syntheseveje for næringsstofferne i de sekretoriske celler er illustreret i Figur 15.3.



Figur 15.3 *Næringsstofoptagelse og omsætning i mælkekirtelvæv hos lakterende drøvtyggere. Den dobbelt optrukne linie indikerer mitokondriemembranen og tallene (1-21) ved pilene refererer til afsnit 15.4, hvor kvantitative estimater angives for procesvejene.*

En stor del (50-90 %) af glukosefluksen i ECV omsættes hos lakterende køer i yvervævet og mellem 50-85 % af den i yveret optagne glukose forbruges til syntese af laktose (Bickerstaffe et al., 1974; Guinard & Rulquin, 1994b; Madsen et al., 2003). Laktose er et disakkarid bestående af et glukosemolekyle og et galaktosemolekyle, der sytetiseres ud fra glukose. Laktosesyntesen katalyseres af enzymkomplekset laktosesyntase, som består af en egentlig katalyserende enhed kaldet galaktosyltransferase, og co-faktoren α-laktalbumin, der er et af valleproteinerne. En del af glukosen oxideres desuden i pentosefosfatvejen, hvorved reducerende co-faktorer NADPH produceres. NADPH er som beskrevet i afsnittet om fedtvæv nødvendige co-faktorer for de novo syntesen at fedtsyrer. Glukose bidrager som beskrevet i afsnittet om fedtvæv også til syntesen af glycerol-3-fosfat og i begrænset omfang til ATP-produktionen i citronsyrecyklus. I modsætning til i fedtvæv er glukose ikke essentiel som precursor for glycerol-3-fosfat, da der i mælkekirtelvævet findes glycerol kinase aktivitet og dermed kan glycerol-3-fosfat syntetiseres ud fra frit glycerol. Ligesom i fedtvæv bidrager glukose ikke direkte til de novo syntesen af fedtsyrer (se afsnittet om fedtvæv). De de novo syntetiserede fedtsyrer består af mættede fedtsyrer med 4-16 C-atomer, hvor gennemsnittet ligger på ca. 12 (Hurtaud et al., 1998). Derved adskiller de novo fedtsyntesen i yvervæv sig fra syntesen i fedtvæv, hvor de novo syntesen stort set kun resulterer i fedtsyrer med kædelængder på 16-18 C-atomer. Fedtsyrerne, der tilføres fra TAG-puljen i plasma er derimod fortrinsvis langkædede og delvis umættede, det drejer sig hovedsageligt om $C_{16:0}$, $C_{18:0}$ og $C_{18:1}$. En del af de umættede fedtsyrer, der findes i mælken, er dog dannet i mælkekirtlerne ved dehydrogenering (Bickerstaffe et al., 1974).

Syntesen af triacylglycerol fra acyl-CoA og glycerol-3-fosfat i yvervæv adskiller sig ellers ikke fra syntesen i fedtvæv. Det må dog forventes, at lipolysen er minimal, da hovedparten af det syntetiserede triacylglycerol samles i miceller, der vandrer til den apikale membran og secerneres til mælkekirtelalveolerne ved afsnøring af en del af cellemembranen og dermed undgår de hydrolytiske enzymers aktivitet.

Sekretionen af mælkefedt vil afhænge af tilførslen til mælkekirtlerne, da den arteriovenøse difference over mælkekirtlerne for TAG, NEFA, acetat og 3-OH-butyrat alle korrelerer positivt til plasmakoncentrationen, som beskrevet tidligere i kapitlet. Det er muligt at estimere den del af mælkefedtet, der stammer fra de novo syntesen ud fra fordelingen af fedtsyrer, da de kortkædede fedtsyrer, og omkring halvdelen af $C_{16:0}$ fedtsyrerne i mælkefedtet forventes at være syntetiseret de novo (Dimick et al., 1970). På den baggrund vil ca. halvdelen af mælkefedtets fedtsyreindhold, målt i mol, være de novo syntetiseret (Guinard & Rulquin, 1994a; Hurtaud et al., 1998). Andelen af de novo vil afhænge positivt af (acetat + 3-OH-butyrat):(TAG + NEFA) forholdet i plasma (Palmquist, 1993).

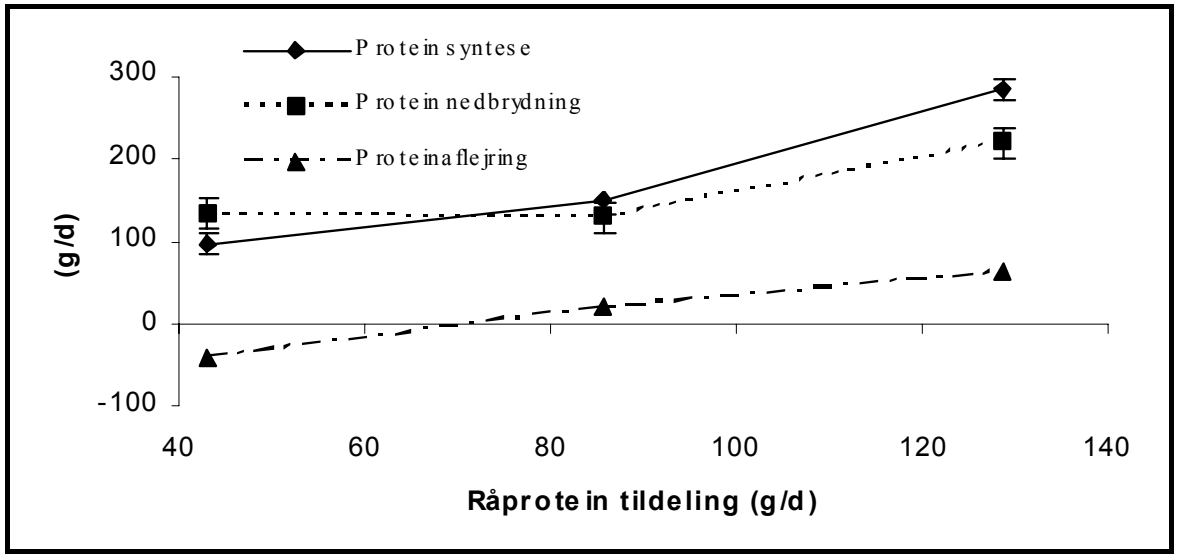
Proteinsyntesen i yvervævet adskiller sig ikke i væsentlig grad fra syntesen i muskelvæv (se afsnittet om muskelvæv). I modsætning til muskelvæv vil der dog være en væsentlig mindre proteolyse sammenholdt med proteinsyntese pga., at mælkeproteinerne efter syntese akkumuleres i sekretoriske visikler sammen med laktose. Visiklerne fusionerer med den apikale cellemembran, hvorefter indholdet tømmes ud i aleveole lumen. Mælkeproteiner er dermed ligesom fedt beskyttet mod hydrolysen. Oddy et al. (1988) estimerede proteolysen i mælkekirtlerne til at være omkring 1/3 af den totale proteinsyntese.

Optagelsen af en del af de essentielle aminosyrer sker i overskud i forhold til indholdet i det secernerede mælkeprotein, hvorimod ikke-essentielle aminosyrer optages i underskud (Bequette et al., 1998; Madsen et al., 2003). Der må derfor ske en del transaminering i yvervævet. En vis oxidation af aminosyrer, især de forgrenede aminosyrer, kan også forventes i mælkekirtlerne, men kvantitativt regnes det normalt ikke at overstige 10 % af den samlede optagelse. Det understøttes af en række studier, som viser, at den totale optagelse af frie aminosyrer fra plasma modsvarer 80-120 % af udskillelsen i mælkeprotein (Cant et al., 1993b; Guinard & Rulquin, 1994a). Dette forhold kan dog stige med stigende optagelse og fremskreden laktationsstadium, hvor ydelsen falder (Guinard & Rulquin, 1994a; Madsen, 2002). I de tilfælde, hvor optagelsen af frie aminosyrer ikke dækker udskillelsen i mælken, kan det forventes, at der har været et kvantitativt bidrag fra peptidpuljen i ECV (Backwell et al., 1996).

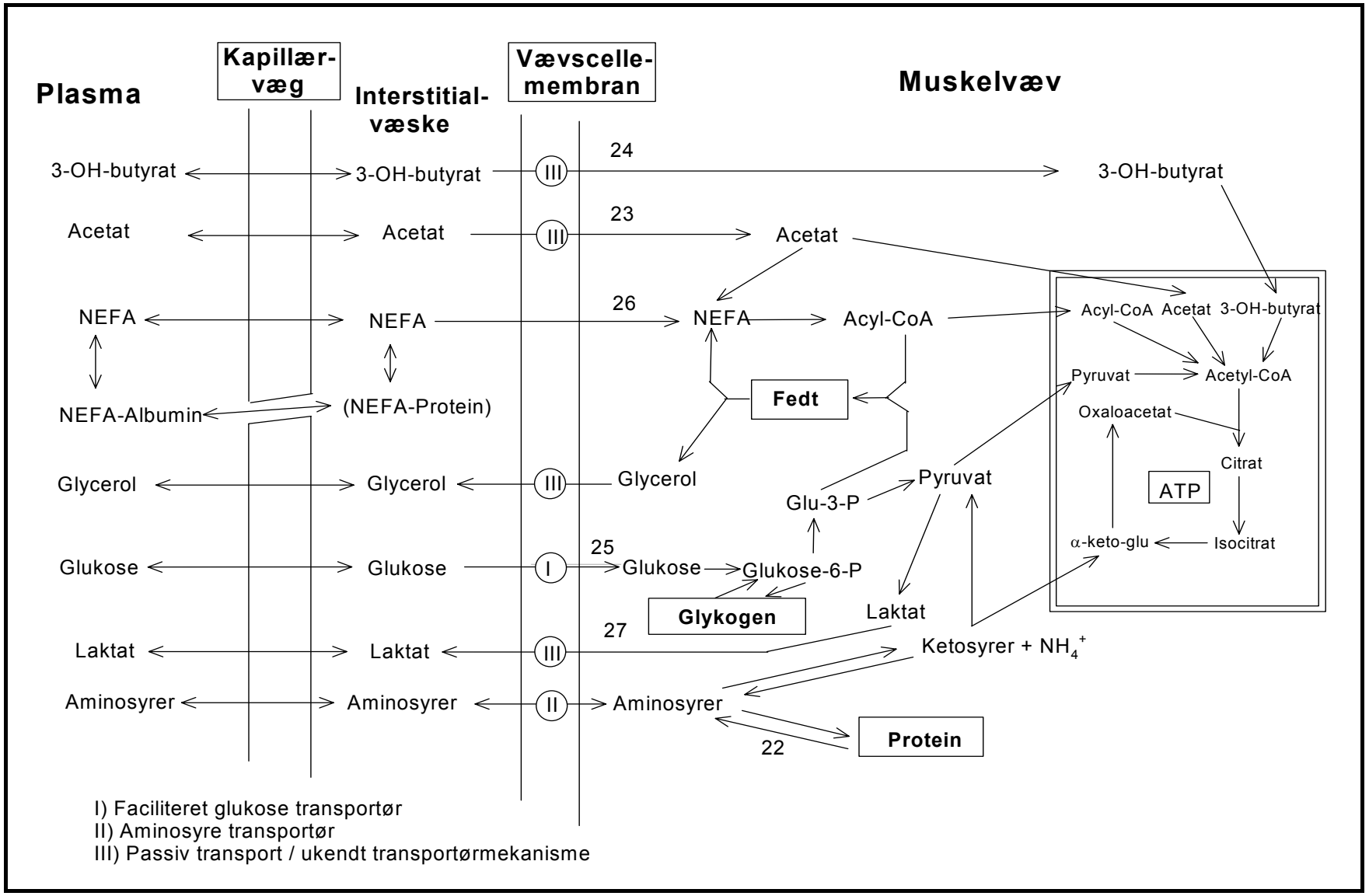
Muskelvæv

Muskelvæv består hovedsageligt af forskellige proteiner (f.eks. aktin og myosin), men der findes også glykogen og varierende mængder fedt. Proteinpuljen i muskelvævet udgør ca. 40 % af den totale krops proteinpulje (Lobley, 1994). Proteinet bliver syntetiseret ud fra aminosyrer, der optages fra puljen af frie aminosyrer i ECV. Processen for proteinsyntesen med translation af DNA og transskriptionen af mRNA er afhængig af tilstedeværelse af en række faktorer, der regulerer syntesen på forskellige niveauer, for en nærmere beskrivelse henvises til relevante lærebøger i biokemi.

Samtidig med syntesen af protein foregår der løbende en nedbrydning af proteinpuljen (proteolyse). Differencen mellem syntesen og proteolysen af protein er dermed lig med den aflejrede/mobiliserede mængde protein i puljen, dvs. proteinbalancen. Det er således i ligeså høj grad proteolysen som syntesen, der er bestemmende for, om der aflejres eller mobiliseres fra vævet (se Figur 15.4). Hos udvoksede dyr i energiligevægt vil syntese- og proteolysehastighed typisk være af samme størrelsesorden med en konstant proteinpulje til følge.



Figur 15.4 *Proteolyse- og proteinsyntesehastigheder i bagkroppen hos voksende får tildelt stigende mængde protein (Harris et al., 1992).*



Figur 15.5 *Næringsstofoptagelse og omsætning i muskelvæv hos drøvtyggere. Den dobbelt optrukne linie indikerer mitokondriemembranen, og tallene (22-27) ved pilene refererer til afsnit 15.4, hvor kvantitative estimater angives for procesvejene.*

Syntese-, proteolyse- og transportprocesserne i vævet kræver energi i form af ATP. Der er dog stadig usikkerhed om de faktiske størrelser, men ifølge Hanigan & Baldwin (1994) forbruges 5 ATP pr. dannet peptidbinding, og Lobley (1990) angiver, at proteolyse af peptidbindinger gennemsnitlig kræver 1 ATP pr. binding. Desuden er muskelfibrenes kontraktioner også en energikrævende proces, og omsætningen af de energigivende næringsstoffer i muskelvæv er derfor domineret af oxidationsprocesser. De vigtigste synteseveje er afbildet i Figur 15.5, hvor kontraktionsprocessen af muskelfibrene dog ikke er medtaget.

Den konstante proteinomsætning (syntese + proteolyse) kan ved første blik synes som energispild, men en række fordele kan dog opregnes. Der sker f.eks. hele tiden en vis denaturering af proteinerne, hvorved de kan miste deres funktionalitet. En specifik nedbrydning af de ufunktionelle proteiner og nysyntese af proteiner til erstatning for de nedbrudte er derfor hensigtsmæssig (Attaix et al., 1999). Varmen, der frigøres ved de energiforbrugende processer, bidrager til opretholdelse af den konstante kropstemperatur. Desuden kan proteolyse være med til at sikre forsyningen af aminosyrer til de vitale organer på bekostning af mindre vitale organer i mangelsituationer.

Langt den overvejende part af aminosyrer, der optages i muskelvæv fra ECV-puljen, forbruges til syntese af proteiner, og kun meget små mængder indgår i andre metabolismeveje (Madsen & Riis, 1990). Det kan dog i situationer med en meget ubalanceret forsyning til vævet (evt. glukoseunderskud) forventes, at aminosyrer (specielt de forgrenede aminosyrer) i muskelvæv forbruges i de oxidative processer i mitokondrierne og dermed bidrager til energiproduktionen. Forbruget i oxidationsprocesserne dækkes normalt overvejende af glukose, NEFA, acetat og ketonstoffer (3-OH-butyrat og acetoacetat). De enkelte næringsstoffers andel i oxidationsprocesserne varierer dog og afhænger bl.a. af intensiteten af muskelarbejdet, som det ses af Tabel 15.4.

Tabel 15.4 *Nettooptagelse af energigivende næringsstoffer i bagbenet hos får fodret på vedligeholdsniveau*[1)] *(Harris & Lobley, 1991)*

Næringsstof	Muskler ($\mu mol \cdot min^{-1} \cdot (kg\ væv)^{-1}$)	
	hvile	arbejde
Oxygen	123	734
Glukose	7 (29)	25 (20)
Laktat	2	-0,3
Acetat	25 (41)	28 (8)
NEFA	1 (13)	24 (75)
Ketonstoffer	5 (16)	8 (4)

[1)] Værdier i parenteser repræsenterer den procentdel af optaget oxygen, en fuldstændig aerob forbrænding af det pågældende næringsstof vil kræve.

Første trin i oxidation af glukose er glykolysen, som foregår i cellernes cytosol. Slutproduktet er pyruvat, som transporteres til mitokondrierne, decarboxyleres til acetyl-CoA, som derefter kan oxideres i citronsyrecyklus. Acetat og 3-OH-butyrat aktiveres til acetyl-CoA og 3-OH-butyryl-CoA, som kan indgå videre i syntesen af NEFA, dette behandles nærmere under fedtvævsafsnittet, men i muskelvæv omsættes langt hovedparten af disse to stoffer i mitokondrierne, hvor de oxideres i citronsyrecyklus. Den intracellulære pulje af NEFA aktiveres først til acyl-CoA, før det enten esterificeres med glycerol-3-fosfat til triacylglycerol eller transporteres til mitokondrierne og oxideres. Varierende mængder af acyl-CoA lagres som triacylglycerol i muskelvæv, men hovedparten forbruges under normale omstændigheder i oxidationsprocesserne. Omsætningen af tria-

cylglycerol foregår som i fedtvævet (se afsnit om fedtvæv). En del af glukosen oplagres i en glykogenpulje, som kan virke som en buffer ved pludselige store træk på glukosepuljen. Hydrolysen af glykogen resulterer dog ikke i, at glukose forlader muskelfibercellerne, da glykogen hydrolyseres til glukose-6-fosfat, og glukose-6-fosfataseaktivitet mangler i cellerne. I situationer med stort muskelarbejde kombineret med utilstrækkelig O_2-forsyning vil en del af forbrændingen foregå anaerobt, hvor laktat vil være slutproduktet af glukoseomsætningen, og man vil se en nettoudskillelse fra muskelvæv (se Tabel 15.4). Laktat transporteres til leveren, hvor det optages og indgår i glukoneogenesen, hvorefter det kan recirkuleres til muskulaturen i form af glukose. Denne cyklus kaldes for Cori cyklus.

I Tabel 15.5 er nogle værdier for fraktionel synteserate (FSR) af muskelprotein opført for malkegeder i goldperioden og tidlig laktation. Fraktionel synteserate betegner syntesen i forhold til puljestørrelsen over et bestemt tidsinterval. Det afrapporteres typisk som en procentdel af puljen pr. time eller dag.

Tabel 15.5 *Fraktionel syntesehastighed (FSR) af protein i mælkekirtel og muskelvæv i goldperioden og tidlig laktation hos malkegeder*

	Laktationsstadium	
FSR (%/d)	Gold	Tidlig
Mælkekirtel[1)]	8,70	41,6
Mælkekirtel[2)]	2,76	41,51
Bagben[1)]	2,14	1,93
Heldyr[2)]	1,25	0,87

1) Baracos et al. (1991)
2) Champredon et al. (1990).

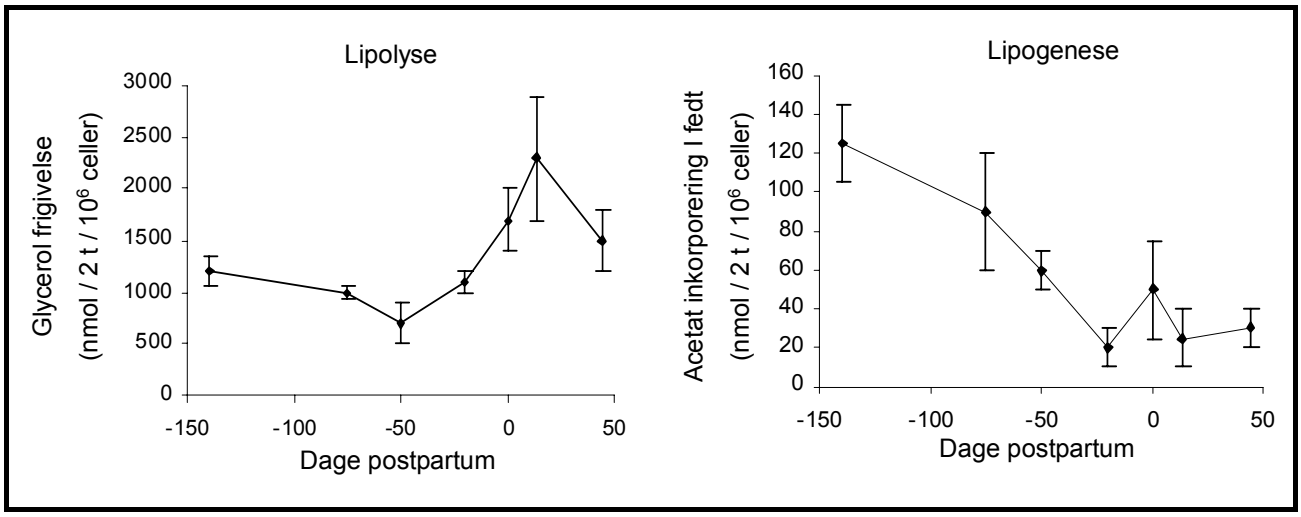
Som det fremgår af Tabel 15.5, stiger syntesehastigheden og FSR drastisk i mælkekirtlerne fra goldperioden til tidlig laktation samtidig med, at syntesehastighed og FSR i muskelvæv falder. Stigningen i mælkekirtlerne skyldes selvfølgelig hovedsageligt den påbegyndte syntese af mælkeprotein, men også en kraftig stigning i mængden af mælkekirtelvæv (Bequette et al., 1998). Denne store stigning følges af en højere aminosyrefluks gennem ECV, som tidligere beskrevet. Omfordeling mellem vævene, der er et resultat af de ændrede proteinsyntese- og proteolysehastigheder i vævene, resulterer i tidlig laktation ofte i et nettobidrag af aminosyrer fra muskelvæv (negativ proteinbalance), hvilket er med til at dække det øgede forbrug i mælkekirtlerne (se Tabel 15.6). Reguleringen af denne omfordeling behandles i næste afsnit.

Fedtvæv

Vævet består, som navnet indikerer, hovedsagelig af fedt i form af TAG. Denne pulje kan betragtes som et energidepot for organismen, hvor lagerbeholdningen, som i proteinpuljen afhænger af både opbygning (lipogenese) og nedbrydning (lipolyse) af TAG. Der er dog den væsentlige forskel til omsætningen i proteinpuljen, at ændringerne i hastigheder af lipogenese og lipolyse ofte er modsatrettede, og dermed bliver mulighederne for aflejring/mobilisering meget større. I Figur 15.6 ses f.eks., at omkring læmningstidspunktet, hvor får typisk vil være i energiunderskud, stiger lipolysen, hvorimod lipogenesen på dette tidspunkt ligger på sit laveste niveau. Det samme gør sig gældende for malkekøer, hvor den største forskel mellem lipogenese og lipolyse dog ligger lidt efter kælvning, hvor de vil være i størst energiunderskud (McNamara, 2000). Tallene fra Tabel 15.6, hvor den procentvise nedgang i fedtpuljen er større end for proteinpuljen, afspejler også dette forløb.

Tabel 15.6 *Vægtændringer fra drægtighed til tidlig og midt laktation hos malkekøer*

	Laktationsstadium (uger)						Kilde
	gold		tidlig		midt		
	kg	%	kg	%	kg	%	
Levende vægt	734		606		602		Komaragiri & Erdman,
Protein totalt	95	12,9	74	12,1	74	12,3	1997
Fedt totalt	143	19,4	97	16,1	83	13,8	
Levende vægt	606		563		609		Gibb et al.,
Protein totalt	84	13,9	79	13,9	83	13,5	1992
Fedt totalt	111	18,3	73	13,0	102	16,8	



Figur 15.6 *Værdier for lipogenese og lipolyse i fedtceller fra omentum gennem drægtighed og tidlig laktation hos får (mod. e. Guesnet et al., 1991).*

Tabel 15.7 *Effekt af behandling med somatotropin (ST) på lipogenese og lipolyse i fedtvæv hos lakterende køer og geder*

	Kontrol	ST-behandling		Kilde
Lipogenese	293 [a)]	9 [b)]	Køer	Lanna et al., 1995 [1)]
	990 [a)]	415 [b)]	Geder	Vernon et al., 1995 [2)]
Lipolyse	285	390	Køer	Lanna et al., 1995
	70	58	Geder	Vernon et al., 1995

Værdier inden for samme linie med forskellige bogstaver er signifikant forskellige, $P < 0,05$.

1) lipogenese og lipolyse er angivet som hhv. nmol acetat inkorporeret i fedtsyrer og glycerol frigivet pr. time/g væv.

2) lipogenese og lipolyse er angivet som hhv. nmol acetat inkorporeret i fedtsyrer og glycerol frigivet pr. time/ 10^6 celler.

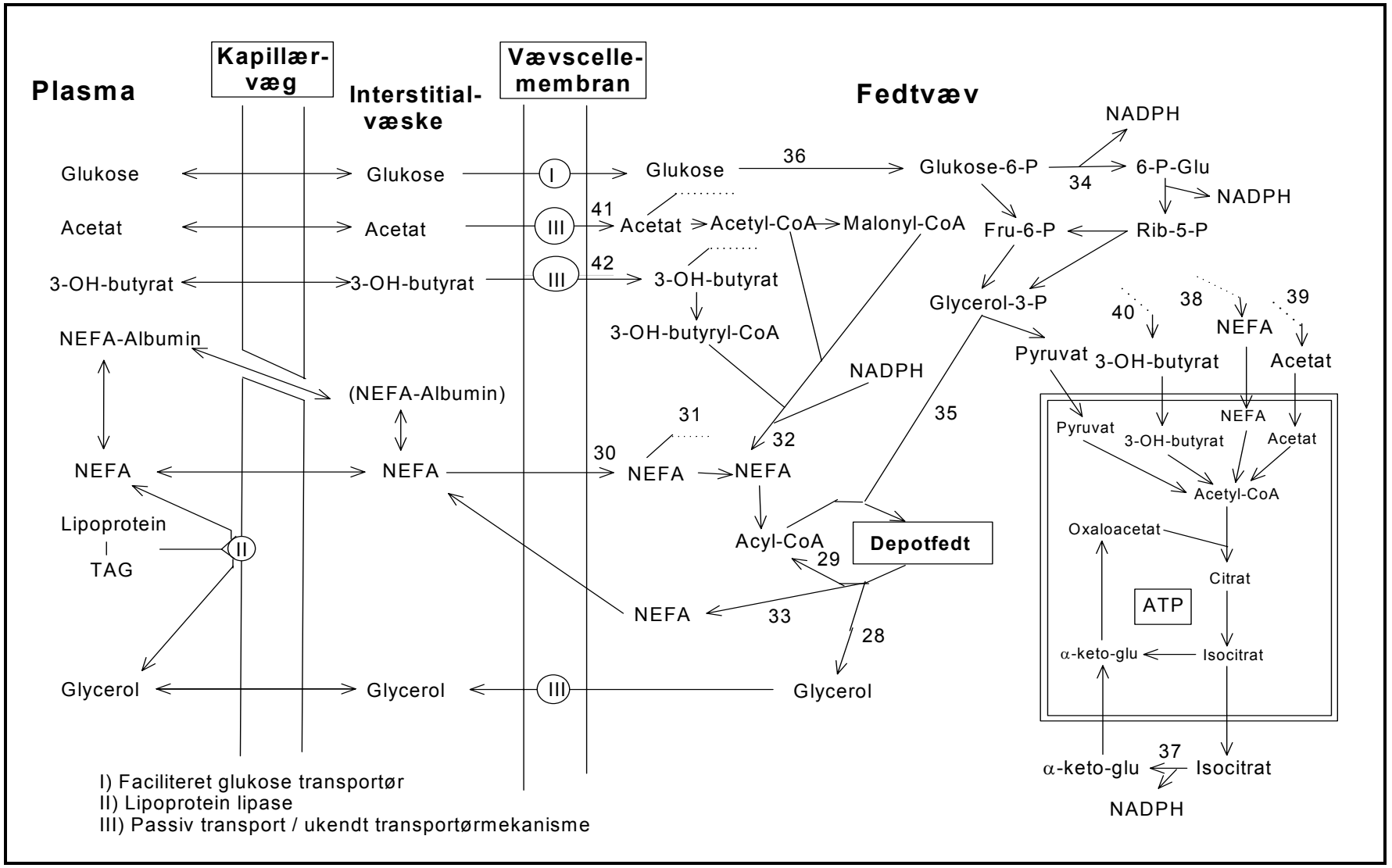
I Tabel 15.7 er angivet værdier for lipolyse- og lipogenesehastigheder i et forsøg, hvor effekten af somatotropin (ST) blev undersøgt. Ved et stigende ST-niveau, som f.eks. ses i tidlig laktation, vil lipogenesen mindskes, hvilket resulterer i en nettoudskillelse af NEFA. Reguleringen af syntese- og lysehastighederne behandles senere i kapitlet under behandlingen af den endokrine regulering.

Metabolismen i fedtvæv er derfor ikke overraskende domineret af den konstante lipogenese og lipolyse af triacylglycerol. En vigtig funktion i den forbindelse er fedtvævets endogene frigivelse af frie fedtsyrer (NEFA), der dels stammer fra hydrolysen af TAG i vævet og dels fra hydrolysen af lipoproteinernes triacylglycerol i kapillærvæggen, jf. afsnittet om lipoproteiner i ECV. De vigtigste synteseveje i fedtvævet er illustreret i Figur 15.7.

Syntesen af triacylglycerol foregår ud fra tre NEFA, der aktiveres til acyl-CoA og dernæst forbindes med glycerol-3-fosfat ved esterbindinger. Der er tre kilder til den intracellulære pulje af NEFA; 1) optagelse fra puljen af lipoproteiner i ECV, 2) de novo syntese af NEFA og 3) lipolyse af triacylglycerol i vævet.

Substrater til de novo syntesen af NEFA består hos drøvtyggere af acetat og 3-OH-butyrat, som aktiveres til CoA-derivater i cellernes cytosol og derefter optræder som hhv. de første 2 og 4 kulstofatomer i de syntetiserede NEFA. I forbindelse med forlængelsen af fedtsyren forbruges kun acetyl-CoA, der dog først må omdannes til malonyl-CoA, som reagerer med acyl-CoA (herunder acetyl-CoA og 3-OH-butyryl-CoA) og forlænger kulstofkæden med 2 kulstofatomer. Den acetyl-CoA, der dannes i mitokondrierne ved eksempelvis oxidation af glukose og fedtsyrer, passerer ikke frit mitokondriemembranen og bidrager derfor ikke direkte til puljen i cytoplasma, hvor de novo NEFA-syntesen foregår. Dette omgås hos enmavede dyr, ved at acetyl-CoA reagerer med oxaloacetat og danner citrat (første del af citronsyrecyklus), der kan passere membranen til cytosolen, hvor citrat igen spaltes til acetyl-CoA og oxaloacetat. Denne proces katalyseres af enzymet ATP-citratlyase, men hos drøvtyggere er dette enzym stort set ikke til stede i cytoplasmaet (Bauman & Davis, 1974), hvilket medfører, at glukose hos drøvtyggere i modsætning til enmavede ikke bidrager kvantitativt til syntesen af NEFA. Glukose er dog på trods af, at det ikke indgår i de novo syntesen, et essentielt substrat i forbindelse med triacylglycerol syntesen hos drøvtyggere. Det skyldes, at glycerol hos drøvtyggere ikke omdannes til glycerol-3-fosfat i fedt- og muskelvæv, da aktiviteten af enzymet glycerol kinase, der katalyserer processen, er meget lav eller slet ikke findes (Shirley et al., 1973). Den glycerol, der frigives ved lipolysen, transporteres derfor ud af cellen til ECV.

Energiforbruget i fedtvævet dækker både det almindelige vedligehold af cellerne og de novo syntesen af NEFA. De novo syntesen kræver foruden ATP også de reducerende co-faktorer, NADPH. Hos drøvtyggere bidrager acetat og 3-OH-butyrat som de overvejende substrater til produktionen af disse energistoffer. De to molekyler aktiveres i mitokondrierne til acetyl-CoA og oxideres i citronsyrecyklen, hvorved ATP tilvejebringes. Desuden bidrager acetat og 3-OH-butyrat i isocitrat cyklus til produktionen af NADPH, ved at isocitrat transporteres til cytoplasmaet, hvor det oxideres til α-ketogluterat, og i den forbindelse reduceres $NADP^+$ til NADPH. Processen katalyseres af enzymet NADP-isocitrat dehydrogenase, der er at finde i fedtvævets cytoplasma.



Figur 15.7 *Næringsstofoptagelse og omsætning i fedtvæv hos drøvtyggere. Den dobbelt optrukne linie indikerer mitokondriemembranen, og tallene (28-42) ved pilene refererer til afsnit 15.4, hvor kvantitative estimater angives for procesvejene.*

NADPH dannes desuden i pentosefosfatvejen, hvor glukose oxideres til ribulose-5-fosfat under dannelse af to NADPH-molekyler. Ribulose-5-fosfat omdannes derefter i forskellige synteseveje til fruktose-6-fosfat og glyceraldehyd-3-fosfat, som begge er metabolitter i glykolysen.

15.3 Hormonel regulering af næringsstofomsætning

Forsyningen af næringsstoffer til de perifere væv varierer afhængig af fodringen, og behovene varierer med den situation, dyrene er i (f.eks. ændringer i vækstrate og drægtigheds-laktationscyklus). Der er således brug for mekanismer, der akut kan opretholde ligevægtene (homeostase) eller bevæge til nye ligevægte (homeorhese), som tilgodeser behovsændringer. I produktionsøjemed er de vigtigste faser drægtigheds- og laktationsperioden samt dyrenes tilvækstperiode. Da fokus her er på lakterende dyr, vil der lægges hovedvægt på næringsstofreguleringen i denne situation. Der er mange aspekter involveret i reguleringen, men der er nok ingen tvivl om, at det endokrine system spiller en hovedrolle. De vigtigste hormonelle virkningsmekanismer og samspillet mellem næringsstofforsyning, dyrets fysiologiske tilstand og sekretion af hormonerne beskrives i det følgende.

Det endokrine system

Det endokrine system består af hormoner, der dannes og udskilles fra de endokrine organer og føres med blodbanen til målorganet, hvor de binder til receptorer og dermed påvirker forskellige reaktionsprocesser. Hormoner kan opdeles i to hovedgrupper, nemlig peptid/proteinhormoner og steroidhormoner. Ud over disse to hormontyper er der i forbindelse med næringsstofomsætning en vigtig tredje type nemlig tyroidhormonerne triiodotyronin (T_3) og tyroxin (T_4), som er aminosyrederivater.

Virkningsmekanismen for steroidhormonerne og tyroidhormoner minder meget om hinanden. Ved målorganet passerer de over cellemembranen og bindes i cytoplasmaet eller i cellekernen til en receptor. Dette hormon-receptorkompleks bindes derefter til DNA i kernen, hvorved transskriptionen af specifikke mRNA øges og dermed bl.a. syntesen af specifikke enzymer, der påvirker metabolismen i cellen. Proteinhormonerne fungerer lidt anderledes, da de ikke umiddelbart kan passere cellernes membraner. De reagerer i stedet med specifikke receptorer på overfladen af cellernes plasmamembran, hvilket påvirker metabolismen intracellulært via sekundære messengers.

Den hormonelle påvirkning vil derfor afhænge af antallet af receptorer i de forskellige væv og forsyningen af hormonet, der igen er afhængig af koncentration og blodtilstrømning til vævene/organerne. Desuden kan vævenes følsomhed (receptorantal og ændringer i de intracellulære mekanismer) ændres ved forskellige påvirkninger, det være sig andre hormoner eller næringsstoffer (Lobley, 1998). I Tabel 15.8 er nævnt en række væsentlige hormoner og deres effekter på metabolismen i de ekstrahepatiske væv.

Tabel 15.8 *Endokrine effekter af forskellige hormoner i fedt-, muskel- og yvervæv*

Hormon	Væv	Effekt[1)]	Proces	Virkningsmekanisme
Insulin	Fedtvæv	↓	Lipolyse	inhibering af hormon sensitiv lipase
		↑	Triacylglycerolsyntese	forøget lipoprotein lipase aktivitet
		↑	Glukoseoptagelse	via GLUT4
	Muskelvæv	↓	Proteolyse	mindre protease mRNA syntese
		↑	Proteinsyntese	forøget aminosyreoptagelse
		↑	Glukoseoptagelse	via GLUT4
	Yvervæv	-	Glukoseoptagelse	Via GLUT 1 (insulin uafhængig)
		(↑)	Proteinsyntese	Evt. krydsreaktion med IGF-1 receptorer
Glukagon	Fedtvæv	(↑)	Lipolyse	forøget hormon sensitiv lipaseaktivitet
Somatotropin	Fedtvæv	↑	Lipolyse	forøget effekt af katekolaminer
		↓	Triacylglycerolsyntese	mindsket lipoprotein lipaseaktivitet
	Muskelvæv	↓	Glukoseoptagelse	mindsket insulinsensitivitet
		↑	Proteolyse	via IGF-1 ?
		↑	Proteinsyntese	
	Yvervæv	-		ingen receptorer
IGF-1	Fedtvæv	-		ingen receptorer
	Muskelvæv	↑	Proteinaflejring	
		↓	Proteolyse	
	Yvervæv	↑	Mælkesyntese	blodflow til organ, generel aktivitet
Katekolaminer	Fedtvæv	↓	Triacylglyserolsyntese	
		↑	Lipolyse	binder til β-receptorer
	Muskelvæv	↑	Glykogenolyse	
	Yvervæv	↓	Mælkesyntese	lavere blodflow
T_3 & T_4	Fedtvæv	↑	Lipolyse	
		-	Lipogenese	
	Muskelvæv	↑	Proteolyse	
		↑	Proteinsyntese	
	Yvervæv	?		Receptorer ?

[1)] Henholdsvis stimulerende (↑), inhiberende (↓) eller ingen (-) effekt på den pågældende proces.

Insulin

Insulin er et peptidhormon, der dannes og udskilles fra β-celler i de langerhanske øer i pankreas. Den vigtigste stimulerende faktor for sekretion af insulin er glukose. Derudover stimulerer også aminosyrer, forskellige

tarmhormoner (GIP, gastrin og CCK) og glukagon udskillelsen, hvorimod pankreashormonet somatostatin inhiberer udskillelsen. Propionat er også påvist som en potent stimulator, men da propionat normalt kun findes i meget små mængder i ECV pga. den høje first pass clearance i leveren, spiller den ikke nogen stor rolle for insulinsekretionen.

Der kan nævnes en række effekter af insulin i de ekstrahepatiske væv. Den nok bedst beskrevne effekt er kontrollen af glukosekoncentrationen, hvor insulin sammen med glukagon opretholder et forholdsvist konstant glukoseniveau i ECV. Glukoses stimulerende effekt på insulinsekretionen vil således stimulere glukoseoptagelse i fedt- og muskelvæv via opregulering af antallet af aktive glukosetransportører (GLUT4) i cellemembranerne i muskel- og fedtvæv (Baldwin, 1993). Desuden virker insulin inhiberende på leverens produktion af glukose i glukoneogenesen og ved glykogenolyse. Effekterne i leveren er dog ikke så fremherskende hos drøvtyggere som hos enmavede (se kapitel 14).

I yvervæv påvirker insulin dog ikke glukoseoptagelsen (Hove, 1978; Nielsen et al., 2001), hvilket skyldes, at GLUT4 kun i meget begrænset omfang er til stede i dette væv. Dette medfører, at glukoseoptagelse i yvervæv favoriseres, når glukose og dermed også insulinkoncentrationer i plasma er lave, som det ses hos højtydende køer. Desuden falder insulinfølsomheden i muskel- og fedtvæv i tidlig laktation (Vernon, 1989), og dermed skal der højere insulinkoncentrationer til at stimulere en given glukoseoptagelse. Dette er ligeledes med til at favorisere næringsstofforsyningen til mælkekirtlerne i tidlig laktation.

Insulin ser heller ikke ud til at have nogen indflydelse på yverets metabolisme af de andre vigtige energigivende metabolitter, så som acetat, 3-OH-butyrat og triacylglycerid (Laarveld et al., 1985). Der er dog undersøgelser, der tyder på en positiv effekt af insulin på proteinsyntesen i mælkekirtlerne. Disse undersøgelser har dog, ved hjælp af hyperinsulinemic-euglycemicteknikken, hævet insulinniveauet betydeligt over normal fysiologisk niveau (Mackle et al., 2000), hvilket vil sløre billedet af insulins effekt ved normale fysiologiske niveauer, da insulin ved høje koncentrationer vil kunne reagere med IGF-1 receptorerne.

Insulin medvirker også i reguleringen af fordelingen af næringsstoffer mellem fedt- og muskelvæv. Insulin stimulerer bl.a. fedtdeponeringen gennem positive effekter på lipogenesen og ved inhibering af hormon sensitiv lipase (HSL). Et højt insulinniveau vil derfor generelt øge aflejringen forholdsvist mere i fedtvæv sammenlignet med muskelvæv. Der er dog også undersøgelser, der tyder på, at insulin har en inhiberende effekt på proteolysen, hvilket vil øge proteinaflejringen i muskelvæv (Oddy, 1993; Lobley, 1998).

Glukagon

Som insulin er glukagon et peptidhormon. Det findes i to former, der udskilles fra hhv. α-celler i de langerhanske øer i pankreas og fra tarmslimhinden. Sekretionen stimuleres ved lav glukosekoncentration, men sekretionen er dog ikke, i så høj grad som insulin, styret af glukosekoncentrationen hos drøvtyggere. Desuden stimulerer aminosyrer, SCFA og tarmhormonet CCK-sekretionen af glukagon, hvor CCK-udskillelsen stiger ved stigende proteintilstrømning til tarmen. Glukagon spiller som nævnt en vigtig rolle i reguleringen af glukosekoncentrationen, hvor glukagon i den forbindelse i høj grad virker antagonistisk i forhold til insulin. Det er derfor også vigtigt at se på koncentrationsforholdet mellem disse to hormoner frem for

koncentrationen af det enkelte hormon. Glukagons vigtigste mekanisme er stimulering af glukoneogenesen og glykogenolysen i leveren, hvorved syntese og udskillelse af glukose til ECV stiger (se kapitel 14). Glukagon har desuden muligvis en vis akut lipolytisk effekt gennem stimulering af HSL (Pethick & Dunshea, 1993), der er dog tvivl om, hvor stor denne effekt er hos drøvtyggere. Glukagon spiller derfor sandsynligvis ikke en stor rolle i fordelingen af næringsstoffer mellem de forskellige ekstrahepatiske væv.

Triiodotyronin (T_3) og Tyroxin (T_4)
Disse to hormoner dannes i skjoldbruskkirtlen (*thyroidea*) ud fra aminosyren tyrosin og jod. Sekretionen fra skjoldbruskkirtlen reguleres ved et feedback-system, hvor hypotalamushormonet thyrotropin-releasing hormone (TRH) stimulerer udskillelsen af tyroid stimulerende hormon (TSH) fra hypofysen, som igen stimulerer sekretionen af tyroidhormonerne. De virker til gengæld inhiberende på hypotalamus og hypofysen, og dermed har man et såkaldt negativt feedback-system. Niveauerne i plasma påvirkes af energibalancen og temperaturen, hvor energibalancen og temperaturer korrelerer positivt hhv. negativt på T_3- og T_4-niveauerne (Riis, 1983; Baishya et al., 1996). Det giver god mening, da T_3 og T_4 generelt øger metabolismen og dermed energiforbruget og varmeproduktionen. T_4 forekommer i mange gange højere koncentration i plasma end T_3, men det er T_3, der er den biologisk mest aktive form. I virkningsvævene sker der en udbredt omdannelse af T_4 til T_3 ved hjælp af såkaldte deiodinaser. I den sammenhæng er det interessant at nævne, at der eksisterer en vekselvirkning mellem tyreodeahormon og somatotropinvirkning, idet somatotropin stimulerer aktiviteten af disse deiodinaser, og dermed også tyreodeahormonvirkningen, mens T_3 stimulerer ST-virkning via en øget syntese af ST-receptorer (i hvert fald i leveren) og dermed indirekte endokrin virkning af IGF-1 (Sève & Ponter, 1997).

Tyroidhormonernes generelle stimulering af metabolismen i vævene er medvirkende til stimulering af væksten, da høje omsætningshastigheder er forbundet med vækst og vice versa. Men i modsætning til den stimulerende effekt på de katabolske processer, er effekterne på de anabolske processer betinget af en tilstrækkelig stor næringsstoftilførsel. Det betyder, at i situationer med stigende T_3- og T_4-niveauer uden en stigende næringsstoftilførsel, vil det overvejende være de katabolske effekter, der slår igennem, hvorved balancen forrykkes, og dyret går mod en mobilisering af fedt- og proteinpuljerne i fedt- og muskelvæv. Hermed forøges den endogene tilførsel til ECV-puljen af bl.a. aminosyrer og NEFA, hvilket sandsynligvis er grunden til den stimulerende effekt, eksogent tilskud af T_3 og T_4 har på mælkeydelsen (Davis et al., 1988).

Umiddelbart postpartum, hvor dyrene typisk vil være i negativ energibalance, vil man dog normalt se et fald i koncentrationen af T_3 og T_4 og dermed et fald i metabolismen og energiforbruget i fedt- og muskelvæv (Thilsted, 1985; Dalvi et al., 1995). Faldet i T_3- og T_4-niveauet sikrer således, at dyrenes vægttab i tidlig laktation begrænses og medfører samtidig, at en større andel af energitilførslen er til rådighed for mælkekirtlerne. Tyroidhormonerne spiller således en vigtig rolle i den homeorhetiske tilpasning til laktation.

Katekolaminer (adrenalin og noradrenalin)
Disse to hormoner er ligesom tyroidhormonerne tyrosinderivater. De udskilles til kredsløbet fra binyremarven og i noradrenalins tilfælde også fra noradrenerge nervespidser. Katekolaminerne virker gennem α- og β-receptorer i cellemembranen, og deres metabolske effekter er bl.a. stimulering af

glykogenolyse i lever og skeletmuskulatur samt en øget lipolyse i fedtvæv. Stimulering af de to typer receptorer resulterer ofte i modsatrettede effekter, hvilket også er tilfældet i fedtvæv, hvor stimulering af α- og β-receptorer resulterer i hhv. en inhiberende og stimulerende effekt på lipolysen i fedtvæv via HSL (Lanna et al., 1995). Det er således fordelingen mellem de to receptortyper, der bestemmer effekten af katekolaminerne i et væv. De to hormoner betragtes normalt som stresshormoner, men er medtaget i denne sammenhæng pga. af deres lipolytiske effekt, der til dels reguleres af somatotropin (se nedenstående afsnit). Det er også denne effekt, der udnyttes, når der i visse lande eksogent indgives β-agonister, som stimulerer β-receptorerne, hvorved aktiviteten af HSL stiger, og lipolysen dermed øges. Hermed opnår man, at tilvæksten i højere grad sker i muskelvæv frem for i fedtvæv.

Somatotropin (væksthormon) og insulin-like growth factor-1

Somatotropin (ST) og insulin-like growth factor-1 (IGF-1) er begge peptidhormoner. De omtales her samlet, dels fordi udskillelsen af de to hormoner er tæt forbundet, og dels fordi IGF-1 er ansvarlig for hovedparten af ST's vækststimulerende effekter.

Udskillelsen af ST sker fra hypofyseforlappen, og sekretionen reguleres fra hypotalamus af growth hormone-releasing hormone (GRH) og somatostatin, der stimulerer hhv. inhiberer udskillelsen. Desuden påvirker IGF-1 sekretionen af ST, dels ved en direkte inhiberende effekt på udskillelsen af ST fra hypofysen og dels ved en stimulerende effekt på somatostatinudskillelsen fra hypotalamus. Regulering af udskillelsen af ST og IGF-1 udgør således et negativt feedback-system.

Den endokrine udskillelse af IGF-1 sker hovedsageligt fra leveren ved ST-stimulering af ST-receptorer, men ST stimulerer også den parakrine syntese i de fleste, hvis ikke alle, væv i organismen. Der er påvist både høj- og lav-affinitetsreceptorer for ST (Gluckman & Breier, 1989), hvor binding af ST til høj-affinitetsreceptorerne afhænger af et højt insulinniveau. Et lavt insulinniveau, som det typisk ses i tidlig laktation, vil således reducere binding af ST til leverceller og dermed resultere i et fald i IGF-1-syntese og sekretion fra leveren. Det vil igen medføre en mindre inhibering af ST-sekretionen fra hypofyseforlappen, og resultatet vil blive en situation med højt ST-niveau og et lavt IGF-1-niveau, som det netop ses i tidlig laktation (Pethick & Dunshea, 1996; Lobley, 1998). For vekselvirkninger med tyreodeahormonsystemet (se ovenfor).

Somatotropin

Den generelle antagelse er som nævnt, at IGF-1 i høj grad medierer effekterne af ST, men en mere direkte påvirkning af ST på en række reaktioner i vævene er dog også påvist. I fedtvæv er det påvist, at ST stimulerer lipolysen og mindsker lipidsyntesen, hvilket er en følge af en mindsket insulinfølsomhed, samt lavere LPL og acetyl-coenzym A carboxylaseaktivitet i fedtvæv (Lanna et al., 1995; Beswick & Kennelly, 2000). Desuden øger ST katekolaminernes lipolytiske effekt i fedtvævet, sandsynligvis gennem en nedregulering af α-receptorerne og dermed adenosins inhibering af HSL (Lanna et al., 1995). ST's negative effekt på LPL-aktiviteten ses dog ikke i yvervæv, hvilket kan skyldes manglende funktionelle receptorer for ST i dette væv (Bauman & Vernon, 1993). I muskelvæv virker ST generelt stimulerende på proteinomsætningen med en øget retention til følge, dog under forudsætning af en

tilstrækkelig energi- og især proteinforsyning (Lobley, 1998). Det er dog stadig uklart hvor meget, der er direkte effekter af ST og hvor meget af effekten, der er medieret af IGF-1 (se senere). Det er desuden påvist, at insulinniveauet i plasma har tendens til at falde i forbindelse med indgivelse af ST til lakterende dyr (McDowell et al., 1987), hvilket alt andet lige vil resultere i en faldende glukoseoptagelse i muskel- og fedtvæv, men som beskrevet tidligere ikke i mælkekirtelvæv. Stigningen i ST-niveauet, der ses i forbindelse med laktationens påbegyndelse, vil således øge NEFA-udskillelsen og mindske optagelsen af TAG i fedtvæv samt mindske glukoseoptagelsen i muskel- og fedtvæv og dermed forøge forsyningen af disse næringsstoffer til mælkekirtelvævet. De direkte effekter af ST spiller således en vigtig rolle i den homeorhetiske tilpasning til laktation.

IGF-1

Som nævnt medieres en stor del af ST's effekter gennem IGF-1. Størsteparten af IGF-1 er i plasma associeret til forskellige specifikke IGF-bindingsproteiner (IGFBP), der alle har en højere affinitet for IGF-1 end vævsreceptorerne (Cohick, 1998). Det afspejler sig også i halveringstiderne ($T_{½}$) for IGF-1, hvor $T_{½}$ for frit IGF-1 er i størrelsesordenen 3-4 min, hvorimod den for IGF-1 bundet til IGFBP1/IGFBP2 eller IGF-1 bundet til IGFBP3 er hhv. 45-60 min og 14 timer (Hodgkinson et al., 1987; Davis et al., 1989). Da de biologiske effekter af IGF-1 i målorganerne afhænger af IGF-1's kobling til vævsreceptorerne, vil effekterne af IGF-1 således afhænge af fordelingen mellem de forskellige IGFBP'ers og vævenes evne til at frigøre IGF-1 fra bindingsproteinkomplekset.

IGF-1 ser ikke ud til at have nogen væsentlig indflydelse på omsætningen i fedtvævet, eftersom der ikke findes IGF-1-receptorer i vævet (Bauman & Vernon, 1993). I muskelvæv ser IGF-1 i modsætning til ST kun ud til at stimulere proteinsyntesen (Lobley, 1998). Hvorvidt IGF-1-responset er af endokrin eller parakrin natur er dog stadig noget uklart (Lobley, 1998). Som det eneste hormon, man kender, er IGF-1 i stand til at stimulere celledeling i knoglernes vækstzone, epifyseskiven, og dermed længdevækst (Eriksen et al., 1996). IGF-1 spiller således indirekte en essentiel rolle for muskelvækst ved at stimulere knoglevæksten (Subburaman & Baylink, 1999). Et stigende niveau af ST vil pga. de føromtalte effekter i fedt- og muskelvæv og den øgede IGF-1-udskillelse forskyde balancen for aflejringen i kropsdepoterne til fordel for aflejring i muskelvævet. Det er bl.a. det, der udnyttes kommercielt, når der indgives ST eksogent til slagtedyr.

Man har ikke kunnet påvise funktionelle ST-receptorer i yvervæv, hvorfor ST-effekter i yvervæv i høj grad menes at være medieret gennem IGF-1. Det er påvist, at IGF-1 øger mRNA-indhold i yvervævets epitelceller og dermed kapaciteten for proteinsyntese (Bauman & Vernon, 1993). Det åbner samtidig muligheden for en generel aktivitetsstigning i yveret pga. en øget enzymaktivitet i yveret. Der er bl.a. påvist en øget aktivitet af nøgleenzymerne i de novo fedtsyntesen (acetyl-coenzym A carboxylase og fedtsyresyntase) ved ST-behandling (Bauman & Vernon, 1993; Nielsen & Riis, 1993). IGF-1 er også et potent mitogen for epitelcellerne i mælkekirtlerne og virker desuden inhiberende på apoptose (programmeret celledød) i denne celletype (Cohick, 1998). Herudover er der påvist øget blodforsyning til yveret ved stigende IGF-1-niveauer (Prosser et al., 1994; Nielsen et al., 1995), hvilket til dels kan tilskrives en direkte dilaterende effekt af IGF-1 i blodkarrene og dels en indirekte effekt af højere aktivitet i organet.

Det kan i første omgang synes ulogisk at IGF-1 skulle spille en væsentlig rolle i regulering af mælkesyntesen, da der som nævnt i tidlig laktation, hvor ydelsen er højest, ses en nedgang i IGF-1-koncentrationen i plasma. Forklaringen på dette fænomen kan muligvis henføres dels til IGF-1's effekter på mitose, der hovedsagelig kan relateres til goldperioden, hvor yverudviklingen i høj grad sker, og dels til IGF-1's inhiberende effekt på apoptose i midt og sen laktation. IGF-1-koncentrationen ses netop at stige gennem laktationsperioden og er normalt på sit højeste niveau i goldperioden (Nielsen et al., 2001). Desuden kan kompleksbinding til de forskellige IGFBP i plasma spille en rolle. Baumrucker & Erondu (2000) har påvist, at mælkeproteinet laktoferin også har funktion som membranreceptor for IGFBP3. Binding af IGFBP3 til laktoferin nedsætter affiniteten af IGFBP3 for IGF-1, så IGF-1 kan frigives og i stedet bindes til receptorer i mælkekirtlerne. Både i goldperioden og i forbindelse med ST-behandling ses netop at en større del af IGF-1 er bundet til IGFBP3 (Riis et al., 1998). Effekten af IGF-1 i goldperioden og ved ST-behandling vil således hovedsagelig komme til udtryk i mælkekirtelvævet, hvilket kan være med til at forklare den observation, at køerne ved ST-behandling de første uger går mod mere negativ energibalance på trods af, at IGF-1 normalt anses for at være et anabolisk hormon. Der er dog stadig mange uafklarede spørgsmål mht. til samspillet mellem ST, IGF-1 og bindingsproteinerne.

Leptin og glukocorticoider

Leptin er et peptidhormon, som blev beskrevet så sent som i 1994. Det er blevet betragtet som et anti-fedme hormon, da genetisk defekt hos mus i genet obese eller *ob*, som koder for leptin, medfører mangelfuld evne til appetitregulering, nedsættelse af organismens energiomsætning og udvikling af overdreven fedme (Ahima & Flier, 2000).

Glukocorticoider er steroidhormoner, som dannes i binyrebarken, og kortisol er den dominerende form hos kvæg. Binyrebarkhormonerne betragtes normalt som stresshormoner, men har også en vis betydning for tilpasning af metabolismen til faste eller negativ energibalance. I den forbindelse lader virkningerne af leptin og kortisol til at være indbyrdes forbundet, og de behandles derfor sammen.

Leptin

Det er kun et par år siden, der blev udviklet analysemetoder til studier af leptin hos drøvtyggere. En stor del af vores viden om den fysiologiske betydning af leptin stammer derfor fra undersøgelser hos gnavere og mennesker og må tages med et vist forbehold. Der er imidlertid næppe tvivl om, at leptin også hos drøvtyggere spiller en vigtig rolle for tilpasning af metabolismen til underernæring, hvor det er involveret i både appetitregulering og regulering af energiforbrug i organismen.

Leptin produceres væsentligst i hvidt fedtvæv, men leptingenet udtrykkes også i placentale og føtale væv, mælkekirtlerne og en lang række andre væv, hvor parakrin leptinsyntese derfor kan finde sted. Syntesen af leptin i fedtvæv hos drøvtyggere stiger 1) på langt sigt med kroppens indhold af fedt, dvs. adipocytstørrelsen, og 2) på kortere sigt med øget fodringsniveau og dagslængde (Chilliard et al., 2001).

Der er påvist leptinreceptorer i flere væv hos får, bl.a. hypotalamus, hypofyseforlappen, hvidt fedtvæv samt mælkekirtlerne. Hjernen, dvs. hypotalamus og hypofysen, lader til at være et vigtigt målorgan for leptin, og perifert cirkulerende leptin kan passere blod-hjernebarrieren via en speciel transportmekanisme.

Ved faste vil fedt mobiliseres fra fedtvæv via tidligere beskrevne mekanismer. Dermed reduceres adipocytstørrelse og fedtvævets syntese og udskillelse af leptin. Den reducerede binding af leptin til specifikke receptorer i neuroner i hypotalamus stimulerer syntesen af to neuropeptider (neuropeptid Y, NPY, og Agouti-related peptid, AGRP), som har markant stimulerende virkning på appetit, og samtidig nedreguleres dannelsen af to andre faktorer (proopiomelanocortin, POMC, og cocaine- and amfetamine-related transcript, CART), som har en kraftigt hæmmende virkning på appetitten (Ahima & Flier, 2000). Dette forklarer den lipostatiske teori bag foderoptagelsesregulering, dvs. hvordan organismen tilstræber at opretholde et konstant fedtindhold via tilpasning af energiindtag til energiudgifter.

Leptin indvirker desuden på syntesen af en række overordnede hormoner i hypotalamus. Syntesen af somatostatin og GHRH (se under somatotropin) vil hhv. øges og nedsættes, TRH nedsættes og Corticotropin-releasing hormone (CRH) stimuleres, når leptinbinding i hypotalamus nedsættes. I kombination med effekter direkte på hypofyseniveau (nedsat sekretion af ST, TSH og øget sekretion af ACTH) er det medvirkende til, at plasmakoncentrationer af ST, IGF-1 og tyreodeahormoner reduceres under faste, mens kortisolniveauer normalt vil stige.

Nedsat leptinbinding i hypotalamus er også forbundet med nedsat syntese af det overordnede kønshormon Gonadotropin Releasing Hormon (GnRH), som igen styrer syntesen af de to overordnede kønshormoner Follikelstimulerende hormon (FSH) og Luteiniserende hormon (LH) i hypofysen. Det er nok en væsentlig forklaring på den velkendte sammenhæng mellem et dyrs kropsvægt (fedningsgrad) og tidspunktet for pubertetens indtræden samt på problemet med anøstrus hos individer i kraftig negativ energibalance (Ganong, 1999), som eksempelvis visse køer i tidlig laktation.

De bedst kendte perifere virkninger af leptin omfatter nedsat insulinfølsomhed i perifere væv, og leptin hæmmer triglyceridsyntese og stimulerer lipolyse i fedtvæv og stimulerer fedtsyreoxidation i muskelvæv. Det vil sige i høj grad anti-insulin effekter, der resulterer i omfordeling af fedtstofskiftet, om end der er stillet spørgsmålstegn ved, hvor stor den fysiologiske betydning af dette er hos ikke-fede drøvtyggere (Chilliard et al., 2001).

Kortisol

Kortisol er som nævnt et steroidhormon og cirkulerer derfor i plasma bundet til et specifikt bindingsprotein, corticosteroidbinding globulin (CBG). Det giver en forholdsvis lang halveringstid (60-90 min) i forhold til de andre såkaldte stresshormoner, katekolaminerne. Syntese og udskillelse fra binyrebarken reguleres ved et feedback-system svarende til det for tyreodeahormonerne. Hormonet CRH fra hypotalamus stimulerer udskillelsen af ACTH (Adrenocorticotropic hormone) fra hypofysen, som igen stimulerer sekretionen af kortisol i binyrebarken. Kortisol har omvendt en negativ feedback inhiberende effekt på både CRH- og ACTH-udskillelse fra hhv. hypotalamus og hypofyse.

Kortisol indvirker på den fysiologiske funktion af en lang række organer i organismen i sin egenskab af stresshormon, men det er kun de metabolske effekter, der vil blive omtalt her. Kortisol stimulerer glukoneogenese, og aminosyrekatabolisme i leveren stimulerer proteolyse i muskelvæv og sikrer dermed tilførsel til leveren af glukogene substrater. Samtidig nedsættes glukoseoptag i perifere væv, formodentlig pga. hæmning

af den indledende fosforylering af glukose (Ganong, 1999). Kortisol stimulerer lipolyse i fedtvæv og dermed mobilisering af fedtsyrer fra fedtvæv både direkte, men også indirekte, ved at forstærke virkningen af katekolaminerne. Alt sammen effekter der skal ses i sammenhæng med behovet for at prioritere og sikre næringsstofforsyning til muskler under f.eks. flugt eller andet fysisk arbejde.

Ud over psykiske forhold kan næringsstofstatus i organismen indvirke på reguleringen af kortisolsyntese. Det er nok i høj grad et indirekte resultat af leptins indflydelse på syntesen af CRH og/eller ACTH. På den måde tegner der sig et billede af, at leptin spiller sammen med kortisol i homeorhetisk tilpasning af næringsstofomsætning til næringsstoftilførsel eksemplificeret her ved længerevarende negativ energibalance, hvor 1) plasma leptin nedsættes og dermed stimuleres foderoptagelse hvis muligt, og 2) leptin-kortisolsamspillet bidrager til opretholdelse af glukosehomeostasen ved et leptin induceret nedsat perifert glukoseoptag og oxidation, en kortisol induceret øget hepatisk glukoneogenese ud fra aminosyrer, en kortisol og leptin induceret fedtmobilisering samt en omstilling af stofskiftet til fedtsyrefrem for glukoseoxidation.

15.4 Kvantitativ energi- og N-omsætning hos den lakterende ko

Med baggrund i de beskrevne omsætningsmekanismer og regulering af stofskiftet er det formålet med dette afsnit at estimere den kvantitative næringsstofomsætning i mælkekirtelen samt i muskel- og fedtvæv. Det vil blive gjort for modelkoen (se kapitel 1), der vejer 550 kg og dagligt yder 30 kg mælk for således at kunne sammenholde resultaterne med de i kapitel 14 angivne værdier for nettobidrag af næringsstoffer fra splanknikusgebetet til de ekstrahepatiske væv. Med denne sammenligning ønskes at give et indblik i, hvor der endnu mangler viden for at det ultimative mål, som er en model, der præcist kan beskrive malkekoens næringsstofomsætning i en hver situation, er nået. Beregningerne af de enkelte omsætningshastigheder hænger alle sammen i en lille model opbygget i Excel, og der vil derfor pga. afrundinger visse steder være små uoverensstemmelser i de viste regneeksempler. I Figur 15.3, 15.5 og 15.7 er de enkelte processveje skitseret og nummereret og for at lette overskueligheden, refereres der i det følgende til disse tal, når næringsstofforbruget i den pågældende reaktion estimeres. For yderligere beregninger af den kvantitative næringsstofomsætning hos modelkoen henvises til kapitel 21.

Produktion

En daglig mælkeydelse på 30 kg med et indhold af 3,4 % protein, 4,2 % fedt og 4,8 % laktose, svarende til det gennemsnitlige indhold i mælk fra køer af SDM-racen, resulterer i en produktion af protein, fedt og laktose på hhv. 1020, 1260 og 1440 g pr. dag. I tidlig og sen laktation vil der være hhv. mobilisering og tilvækst i muskel- og fedtvæv og i sen drægtighed et kvantitativt betydende forbrug af næringsstoffer til fosterproduktionen, men da koen i dette eksempel antages at være i midt laktation, regnes der hverken med tilvækst eller mobilisering fra muskel- og fedtvæv. Næringsstofforbrug til drægtighed henregnes under øvrigt væv, som bl.a. også dækker over knogler, hud og blod. Der vil dog ikke blive foretaget estimater for næringsstofomsætning/-forbrug i puljen af øvrigt væv, da det kvantitativt ikke spiller samme rolle som de medtagne væv. De overordnede estimater for næringsstofforsyning til og forbrug i ekstrahepatiske væv er angivet i Tabel 15.9.

Tabel 15.9 *Estimater for frigivelse fra splanknikusgebetet af de kvantitativt vigtigste næringsstoffer til ekstrahepatiske væv (kapitel 14) samt estimater for nettoforbrug i mælkekirtel, muskel- og fedtvæv hos en ko, der vejer 550 kg og yder 30 kg mælk dagligt*

	C-atomer	Molvægt (g/mol)	Splanknikus[1] (mol/d)	Mælkekirtel (mol/d) (Tabel 15.10)	Muskelvæv (mol/d) (Tabel 15.12)	Fedtvæv (mol/d) (Tabel 15.13)	Balance[2] (mol/d)
Acetat	2	60	63,8	27,0	9,8	13,1	13,8
3-OH-butyrat + (butyrat)	4	104 (88)	5,5	2,7	2,8	2,6	-2,6
Glukose[3]	6	180	14,5	11,2	1,5	2,9	-1,1
NEFA	17	270	-1,00	0,0	0,7	-1,9	0,2
TAG	54	848	1,1	0,9	0,0	0,2	0,0
EAA	5,7	139	3,7	5,4	0,0	0,0	-1,7
NEAA	3,8	114	4,0	3,6	0,0	0,0	0,4
Glycerol	3	92	-	0,0	0,0	-4,4	4,4
Laktat	3	90	-1,2	0,0	-1,2	0,0	0,0
Energi[4] (MJ)			152	114 (75)	23 (15)	13 (9)	2 (1)

1) Estimater fra kapitel 14 omregnet til molsubstrat ud fra det angivne antal C-atomer pr. molekyle (negative værdier indikerer nettoforbrug i splanknikus)

2) Balancen afgiver difference mellem forsyning fra splanknikusgebetet og forbrug i mælkekirtel, muskelvæv og fedtvæv

3) Til det i kapitel 14 estimerede glukosebidrag fra splanknikusgebetet er propionatbidraget samt den mængde glycerol, der frigives fra fedtvæv lagt til, da begge substrater forventes omdannet til glukose i leverens glukoneogenese

4) Tal i parentes er % af energi frigivet fra splanknikus.

Tabel 15.10 *Estimater for det totale næringsstofforbrug i mælkekirtelvæv, hvor fordeling mellem syntese af fedt, protein og laktose i 30 kg mælk og oxidation er angivet, samt produktion af ATP og NADPH[1]*

	Forbrug[2]	Syntese[3] (mol/d)			Oxidation	Produktion[4] (mol/d)	
	(mol/d)	Fedt	Protein	Laktose	(mol/d)	ATP	NADPH
Acetat	27,0	13,5	-	-	13,5	110	8,4
3-OH-butyrat	2,7	1,4	-	-	1,4	29	1,7
Glukose	11,2	0,5	-	8,4	2,3	46	12,9
TAG	0,9	0,7	-	-	0,2	61	2,8
EAA	5,4	-	5,4	-	-	-	-
NEAA	3,6	-	3,6	-	-	-	-

1) Se tekst for beregninger

2) Forbrug i syntese og oxidationsprocesserne

3) Direkte genfinding i synteseprodukterne fedt, protein og laktose

4) Produktion af ATP og NADPH i oxidationsprocesserne.

Mælkekirtel

I dette afsnit behandles først mælkekirtlernes kvantitative andel af næringsstofforbruget, da det er det kvantitativt bedst beskrevne væv. Der findes en del studier, hvor næringsstofoptagelsen i mælkekirtlerne er sammenholdt med mælkeproduktionen. Sammenholdes det med den foreliggende viden om enzymaktiviteter i forskellige situationer, kan et billede af næringsstoffernes metabolisme i mælkekirtlerne dannes med en rimelig sikkerhed. Omsætningen af næringsstofferne i mælkekirtlernes metaboliske processer er vist i Figur 15.3 (procesvej 1-21 beskrives nærmere i dette afsnit), og de kvantitative estimater er angivet i Tabel 15.10.

Den syntetiserede mængde mælkeprotein på 1020 g svarer til 9,0 mol aminosyrer (1, se Figur 15.3), når der regnes med en gennemsnitsvægt på 113 g/mol aminosyre i mælkeprotein. Som beskrevet i afsnittet om mælkekirtlerne, ses i reglen i modsætning til de ikke-essentielle aminosyrer (NEAA) en meroptagelse af nogle af de essentielle aminosyrer (EAA) i forhold til udskillelse i mælken. Især de forgrenede aminosyrer (isoleucin, leucin og valin) og arginin optages i overskud (Mepham, 1982; Cant et al., 1993b; Guinard & Rulquin, 1994a; Bequette et al., 1998). Overskuddet af EAA forventes at bidrage til syntesen af NEAA og kun i mindre grad at blive deamineret og bidrage til ATP-produktionen (2). Da det i beregningerne her antages, at nettoaminosyreforbruget i mælkekirtlerne stammer fra puljen af frie aminosyrer i ECV, vil det samlede aminosyreoptag i mælkekirtlerne fra denne pulje derfor svare til forbruget til syntese, dvs. 9,0 mol/d (3). Forholdet mellem optagelsen i mælkekirtlerne af EAA og NEAA ligger typisk mellem 0,65:0,35 og 0,55:0,45 (Cant et al., 1993b; Guinard & Rulquin, 1994a; Madsen et al., 2003). Antages forholdet at ligge på 0,6:0,4 giver det et samlet forbrug i mælkekirtlerne af EAA og NEAA på hhv. 5,4 og 3,6 mol/d, hvilket jo er noget højere end den mængde, der i kapitel 14 er angivet at være til rådighed fra splanknikusgebetet.

Mælkefedt består hovedsageligt af TAG, og regnes der med en gennemsnitlig molvægt på 768 g/mol (svarer til en gennemsnitlig fedtsyrekædelængde på 14 C), svarer mælkens indhold på de 1260 g til 1,6 mol TAG ~ 4,9 mol fedtsyrer. TAG-syntesen sker som beskrevet ud fra absorberede fedtsyrer (NEFA, Chylomicronfedt og VLDL) og fedtsyrer synteseret de novo ud fra acetat og 3-OH-butyrat. Antages det, at fedtsyrerne C_4 til C_{14} og halvdelen af C_{16} er syntetiseret fra acetat og 3-OH-butyrat (Bickerstaffe et al., 1974) kan de novo syntesen ud fra sammensætningen af mælkefedtsyrerne estimeres til at udgøre mellem 45-60 mol % (DePeters et al., 2001; Hurtaud et al., 1998; Misciattelli et al., 2001). I nærværende eksempel antages, at 55 % af fedtsyrerne syntetiseres de novo, da der i kapitel 14 er angivet en forholdsvis høj frigivelse af acetat til ECV (Tabel 15.9). De resterende 45 mol % af fedtsyrerne antages at stamme fra fedtsyrer absorberet fra blodbanens pulje af TAG.

De 55 % de novo syntetiserede fedtsyrer svarer til 2,7 mol med en forventet gennemsnitlig kædelængde på 12 C-atomer (4). 3-OH-butyrat bidrager som beskrevet kun til de første 4 C-atomer, og det sker ifølge Bauman & Davis (1975) i ca. halvdelen af tilfældene. Forbruget af acetat og 3-OH-butyrat til de novo syntesen af 2,7 mol C12 beregnes derfor til at være hhv. 13,5 og 1,4 mol (5 & 6). Ifølge Annison (1974) oxideres 11-55 % af den acetat, der optages. Her i eksemplet antages det derfor, at 50 % er oxideret, hvilket vil sige, at der optages 13,5 x 2 = 27,0 mol/d (7). For 3-OH-butyrat antages ligeledes, at halvdelen af den optagne mængde oxideres, hvilket vil sige, at der optages 1,4 / (1 – 0,5) = 2,7 mol/d (8).

Andelen af fedtsyreoptagelsen fra TAG-puljen i ECV, og som genfindes i mælkefedtet, ansættes som nævnt her til 45 mol % svarende til 4,9 – 2,7 = 2,2 mol fedtsyrer dagligt (~0,7 mol TAG). Disse fedtsyrer antages at have en gennemsnitlig kædelængde på 17 C-atomer. En del af de absorberede fedtsyrer oxideres i vævet, hvilket her er sat til 20 % (9). Det er gjort ud fra forholdet mellem udskillelse i mælken, beregnet som 45 mol % af total fedtsyrer, og estimater for nettooptagelse af fedtsyrer i mælkekitlen i forsøgene afrapporteret af Cant et al. (1993b) og Madsen et al. (2003). Estimatet for oxidering af fedtsyrerne ligger på niveau med modelberegninger fra Danfær (1983) og Danfær (1990), men højere end estimatet fra Hanigan & Baldwin (1994), der kun estimerede en oxidation på 10 %. Det daglige optag af TAG fra blodbanen ansættes dermed til 2,2 / (1 – 0,2) = 2,8 mol ~ 0,9 mol TAG (10).

I forbindelse med de novo syntesen af fedtsyrer forbruges 2 NADPH for hver kædeforlængelse samt 1 NADPH til reduktion af 3-OH-butyrat, når det indgår i syntesen. Det giver i alt for de 2,7 C12 fedtsyrer, der syntetiseres de novo, 25,8 mol NADPH (1,35 x 5 x 2 (acetyl-CoA som start) + 1,35 x 1 + 1,35 x 4 x 2 (bytyryl-CoA som start)). Forbruget af NADPH dækkes ifølge Bauman & Davis (1975) ligeligt fra pentosefosfatcyklus og isocitratcyklus, hvilket vil sige, 12,9 mol acetyl-CoA må omsættes i denne cyklus (11). Acetat, 3-OH-butyrat og TAG omdannes til acetyl-CoA, før de oxideres i mitokondriernes citronsyrecyklus og evt. indgår i isocitratcyklus. De forventes derfor at bidrage til NADPH-produktionen i forhold til deres bidrag til acetyl-CoA-puljen, dvs. med hhv. 9,0 (56 %) 2 x 1,4 (17 %) og 0,2 x 3 x 8 (27 %) mol/d (12, 13 og 14). Omsætningen i isocitratcyklus reducerer produktionen af ATP fra oxidationen af acetyl-CoA med i alt 12,9 x 3 = 38,7 mol ATP.

Til syntesen af mælkens indhold af 1440 g laktose (4,2 mol laktose) forbruges 8,4 mol glukose (15). Da glukoseforbruget til laktosesyntese ansættes til at udgøre 75 % af det samlede forbrug i mælkekirtlerne (Annison et al., 1974; Cant et al., 1993b; Guinard & Rulquin, 1994bc), må der dermed dagligt optages 11,2 mol glukose, og der vil således være 3,3 mol tilovers til andre formål. I forhold til midt laktation vil man i tidlig og sen laktation typisk se, at hhv. en større og mindre procentdel af glukosen forbruges til laktosesyntese. Som nævnt antages det, at glukose omsat i pentosefosfatcyklus bidrager med produktionen af halvdelen af de 25,8 mol NADPH, altså i alt 12,9 mol/d. Det forventes, at maximalt 2/3 af glukosemolekylerne, der indgår i pentosefosfatcyklus recirkuleres til fruktose-6-P (17) og videre til glukose-6-P, da den dannede glyceraldehyd-3-P forventes at blive videre oxideret i glykolysen eller brugt til syntese af α-glycerol-P (18). Fuldstændig oxidation af 2,1 mol glukose i pentosefosfatcyklus vil således dække produktionen af de 12,9 mol NADPH og desuden bidrage med 2,1 mol glyceraldehyd-3-P (19). Glyceroloptagelsen antages at svare til den mængde, der forbruges til esterificering af de fra blodet absorberede fedtsyrer, dvs. kun α-glycerol-P til esterificering af de novo syntetiserede fedtsyrer skal dannes i vævet ud fra glukose. Til denne syntese forbruges i alt 2,7/3 = 0,9 ~ 0,5 mol glukose (20). Det antages således her, at de resterende 0,2 mol glukose samt de 2,1 mol glyceraldehyd-3-P bliver oxideret i glykolysen og videre i citronsyrecyklus og derigennem bidrager til vævets energiforsyning (21).

Energiforbrug til syntesen af protein beregnes ud fra en forventet proteinsyntese på 1,5 gange den mængde, der genfindes i mælkeprotein (Oddy et al., 1988; Bequette et al., 1998), dvs. en syntese af 9,0 mol x 1,5 peptidbindinger og dermed også hydrolyse af 0,5 x 9,0 mol peptidbindinger. ATP-forbru-

get til hhv. syntese og hydrolyse af peptidbindinger ansættes til 5 og 1 (Lobley, 1990; Hanigan & Baldwin, 1994), og det samlede forbrug af ATP i forbindelse med proteinsyntesen bliver således 72,0 mol ATP pr. dag. Forbruget af ATP til fedtsyntesen beregnes ud fra forbruget til aktivering af acetat og 3-OH-butyrat i de novo syntesen og aktivering af de langkædede fedtsyrer fra blodet (2 mol ATP pr. mol), dvs. i alt (13,5 mol acetat + 1,35 mol 3-OH-butyrat + 2,2 fedtsyrer) x 2 = 34,1 mol ATP. Til syntesen af et mol laktose forbruges 3 mol ATP (Kuhn & White, 1977), hvilket vil sige, der i alt forbruges 3 x 4,2 = 12,6 mol ATP. Det samlede ATP-forbrug til syntesereaktionerne udgør således 119 mol ATP. Den samlede produktion af ATP ved oxidation af aminosyrer, acetat, 3-OH-butyrat, glukose og NEFA kan beregnes til 248 mol, hvor der er taget hensyn til forbruget til NADPH-produktion. Differencen mellem forbruget til syntesereaktionerne og produktionen giver et indtryk af mælkekirtlernes høje metaboliske aktivitet. Det fremgår af Tabel 15.9, at af den samlede energiforsyning til ekstrahepatiske væv går helt op til 75 % til mælkekirtlerne. Sammenlignes brændværdierne af næringsstofferne, der optages i mælkekirtlerne (114 MJ/d) med brændværdien af mælken (30,6 kg EKM x 3,14 MJ/kg EKM = 96 MJ), ses, at 84 % genfindes i mælken, hvilket er lidt mere end de 75 %, som refereret af Danfær (1983).

Muskelvæv

I modsætning til mælkekirtlerne kan muskelvæv ikke afgrænses til et organ, og dermed bliver estimaterne for næringsstofforbruget i vævet også mere usikre. En lang række af de in vivo forsøg, der er foretaget for at måle næringsstofforbrug i muskelvæv, er foretaget på bagbenet, hvor det er muligt at måle blodtilførsel på et velafgrænset væv. Problemet med disse målinger er, hvis det specifikt er muskelvæv, der ønskes undersøgt, at bagbenet ikke udelukkende er muskelvæv. Ifølge Boisclair et al. (1993) er vævssammensætningen i bagbenet hos stude hhv. 61 % muskelvæv, 10 % bindevæv, 18 % ben, 7 % hud og 2 % fedtvæv. På trods af disse usikkerheder konkluderer Oddy & Owens (1996) dog, at estimater for metabolisme i bagbenet giver troværdige resultater for metabolismen i kroppens muskelvæv som helhed.

Næringsstoffernes omsætning i muskelvævets metaboliske processer er illustreret i Figur 15.5 (procesvej 22-27 beskrives nærmere i dette afsnit), og kvantitative estimater for næringsstofomsætningen er angivet i Tabel 15.11. Da der som nævnt ikke regnes med tilvækst hos modelkoen, vil syntesen af protein være af samme størrelsesorden som proteolysen. Syntesen angivet som fraktionel synteserate (FRS) varierer fra < 1 % til > 2 % pr. dag for forskellige typer af muskelvæv og er desuden også afhængig af energiniveau, forsyning med protein og laktationsstadium (se afsnit om muskelvæv). I dette eksempel er FRS anslået til at være 1,5 % pr. dag (Lobley, 1990; Lescoat et al., 1997; Misciattelli, 2001).

Tabel 15.11 *Fordelingen af næringsstoffer til energiproduktionen i hhv. kontrolperiode og periode med somatotropinbehandling, angivet for bagbensmuskulatur hos køer i midt laktation (McDowell et al., 1987)*

	Energiforbrug (%)	
	Kontrol	Somatotropin
Acetat	33	39
3-OH-butyrat	27	25
Glukose	14	3
NEFA	26	33
Laktat	-	-

Proteinpuljen udgør omkring 13 % af levendevægt i midt laktation (se Tabel 15.6), dvs. 72 kg for en 550 kg ko. De 72 kg findes hovedsagelig i muskelvæv, men en signifikant del vil dog også findes i bindevæv. Det antages dog for at simplificere beregningerne, at hele proteinpuljen er muskelvæv. Det giver derfor en daglig proteinsyntese, og da koen antages at være i ligevægt, også en proteolyse på 1073 g, hvilket svarer til 9,3 mol aminosyre i muskelvævet, når der regnes med en gennemsnitlig vægt af aminosyrerne på 115 g (22, se Figur 15.5). Antages det, at ATP-forbruget til syntese og proteolyse svarer til hhv. 5 og 1 mol ATP pr. peptidbinding, som angivet for mælkekirtlerne, giver det et forbrug på 56 mol ATP/d. Da syntese og proteolyse ifølge Harris et al. (1989) for bundne dyr kun udgør omkring 20 % af det samlede energiforbrug i muskelvæv, vil det samlede energiforbrug være på minimum 280 ATP/d. Er dyrene f.eks. opstaldet i løsdriftsstalde eller er på afgræsning, vil energiforbruget i muskelvæv som følge af den fysiske aktivitet således kunne stige.

Muskelvævets energiforbrug dækkes, som det ses i Tabel 15.12, af acetat, 3-OH-butyrat, glukose og NEFA. Fordelingen mellem omsætningen af disse næringsstoffer afhænger af energiforbruget i muskelvævet, hvor NEFA vil dække en større andel under hårdt muskelarbejde (Jarrett et al., 1976; Harris & Lobley, 1991).

Fordelingen mellem optagelsen af acetat, 3-OH-butyrat, glukose og NEFA er her ansat til at dække hhv. 35, 25, 10 og 30 % af ATP-forbruget. Det er gjort ud fra resultaterne angivet i Tabel 15.11 og resultater for optag i bagbensmuskulatur hos får i hvile og under arbejde (Harris & Lobley, 1991). Det giver som angivet i Tabel 15.12 i alt en daglig optagelse på 9,8 mol acetat, 2,8 mol 3-OH-butyrat 1,5 mol glukose og 0,7 mol NEFA (hhv. 23, 24, 25 & 26) og en udskillelse af 1,2 mol laktat (27), da det estimeres at 40 % af glukosen forbrændes anaerobt.

Tabel 15.12 *Estimater for forbrug af næringsstoffer i muskelvæv, samt næringsstoffernes bidrag til ATP-produktionen hos en ko, der vejer 550 kg, hvor proteinpuljen er estimeret til 72 kg*[1)]

	Forbrug	ATP-produktion	
	(mol/d)	(mol/d)	(%)
Acetat	9,8	98	35
3-OH-butyrat	2,8	70	25
Glukose	1,5	33	10
NEFA	0,7	84	30
Aminosyrer	0,0	0	-
Laktat	-1,2	-	-
Total	-	285	100

1) Se tekst for beskrivelse af beregnet forbrug og ATP-produktion.

Fedtvæv

Som for muskelvæv er der ikke tale om et enkelt organ, men depoter forskellige steder i kroppen. Det er derfor også her svært at give præcise estimater for næringsstofomsætning. Der er dog foretaget en del in vitro studier på fedtvævsbiopsier, hvor syntesen af triacylglycerol er målt sammen med omsætningen af de forskellige næringsstoffer. Det er dog altid farligt at overføre in vitro estimater direkte til kvantitative estimater for omsætningen in vivo. Estimaterne for hydrolyse af TAG in vivo bygger på målinger af glycerolfluksen til ECV, hvilket antages at svare til frigivelsen fra fedtvævet, da glycerol, som beskrevet i afsnittet om fedtvævet, ikke recirkuleres til TAG i fedtvæv. Omsætning i fedtvævets metaboliske processer er illustreret i Figur 15.7 (procesvej 28-42 beskrives nærmere i dette afsnit), og kvantitative estimater for næringsstofomsætningen er angivet i Tabel 15.13.

Tabel 15.13 *Estimater for næringsstofforbrug i fedtvæv hos en ko, der vejer 550 kg (88 kg fedtvæv), hvor fordeling mellem produktion af triacylglycerol (TAG) og oxidation er angivet samt produktion af ATP og NADPH*[1)]

	Forbrug [2)]	TAG-syntese	Oxidation	Produktion [3)] (mol/d)	
	(mol/d)	(mol/d)	(mol/d)	ATP	NADPH
Acetat	13,1	9,2	3,9	27	3,9
3-OH-butyrat	2,6	0,7	1,9	37	3,9
Glukose	2,9	2,2	0,7	-	8,9
TAG	0,22	0,18	0,04	14	1,1
NEFA	-1,9	-1,9	-	-	-
Glycerol	-4,4	-4,4	-	-	-

1) Se tekst for nærmere beskrivelse af beregninger
2) Forbrug til TAG-syntese og i oxidationsprocesserne
3) Produktion af ATP og NADPH i oxidationsprocesserne.

I den valgte situation regnes der med en fedtvævspulje på 88 kg, dette svarer til 16 % af levendevægt (Tabel 15.6). Ifølge McNamara (2000) frigives der 2,07 mmol·time^{-1} glycerol fra nedbrydningen af TAG pr. kg fedtvæv (se også Figur 15.6). Det resulterer for modelkoen i en daglig lipolyse af 4,4 mol TAG (28, se Figur 15.7), svarende til 13,1 mol fedtsyrer (29+33). Det er noget højere, end hvad Danfær (1990) estimerede, men på linie med estimater fra Dunshea et al. (1990) og Miller (1995). Da koen forventes at være i ligevægt, må triacylglycerolsyntesen være af samme størrelsesorden som lipolysen. De 13,1 mol fedtsyrer stammer fra optagelse af TAG fra ECV-puljen, de novo syntese af fedtsyrer samt reesterificeringen af fedtsyrer frigivet fra hydrolyse af fedtvævets TAG-pulje. Optagelsen af TAG fra ECV er her estimeret til 0,22 mol/d ~ 0,66 mol fedtsyrer (30), således at der opnås ligevægt mellem frigivelse fra splanknikusgebetet og forbrug i fedt- og mælkekirtelvæv. Estimatet for TAG-optagelsen ligger noget højere end de 0,06 mol/d, som Baldwin et al. (1976) angiver. Det antages som i mælkekirtelvæv, at 20 % af den optagne TAG oxideres, dvs. 0,04 (31).

Af de 13,1 mol fedtsyrer, der forbruges i TAG-syntesen, ansættes de novo syntesen til at bidrage med 10 % (32), dvs. i alt 1,3 mol C_{16} (Baldwin & Smidt, 1983; Miller, 1995), og den samlede reesterificering af fedtsyrer må derfor antage en værdi på 13,1 – 3 x (0,22 – 0,04) fra TAG-optagelse – 1,3 fra de novo syntesen = 11,2 mol/d og frigivelsen af NEFA til ECV derfor 13,1 – 11,2 = 1,9 mol/d (33). Antages det, at NEFA-frigivelsen fra fedtvævet er eneste kilde til ECV-fluksen, svarer de 1,9 mol NEFA til en fluks på 16,7 mmol/d/BW^{0,75}, hvilket ligger lidt højere end de 12,4 mmol/d/BW^{0,75} Dunshea (1990) fandt for geder i midt laktation, men noget lavere end de 40 mmol/d/BW^{0,75}, Madsen (1988) rapporterede for geder i tidlig laktation. Hvis forbruget af acetat og 3-OH-butyrat til de novo syntesen af de 1,3 mol C_{16} fedtsyrer beregnes som i mælkekirtelafsnittet, hvor 3-OH-butyrat antages at bidrage med de første 4 C-atomer i halvdelen af tilfældene, udgør forbruget af acetat og 3-OH-butyrat i alt hhv. 9,2 og 0,7 mol/d.

Fedtvævets forbrug af glukose antages her udelukkende at gå til NADPH-produktion i pentosefosfatcyklus og syntese af α-glyce-

rol-P til esterificering. Denne antagelse bygger på drøvtyggernes manglende evne til at omdanne glukose til fedtsyrer (se afsnit om fedtvæv) og på, at optagelsen pga. fortsat lavt insulinniveau forventes at ligge på et minimum. Antages det, at glukoseoxidation i pentosefosfatcyklus, ligesom i mælkekirtlerne, bidrager med 50 % af reduktionen af $NADP^+$ til NADPH, vil nettoforbruget af glukose i pentosefosfatcyklus til produktion af 8,9 mol NADPH udgøre 1,5 mol/d (34). De 1,5 mol glyceraldehyd-3-P, der dermed dannes, forventes at bidrage til syntesen af de 4,4 mol α-glycerol-P, der forbruges til TAG-syntesen (35). Det samlede glukoseforbrug i fedtvævet andrager derfor som et minimum 2,9 mol/d (36).

Isocitratcyklus antages at bidrage med de resterende 8,9 mol af NADPH-produktionen. Der skal således omsættes 8,9 mol acetyl-CoA i citronsyre/isocitratcyklus (37). Oxidation af TAG bidrager med 1,1 mol til acetyl-CoA-puljen, og antages det, at den resterende del dækkes ligeligt af acetat og 3-OH-butyrat, forbruges hhv. 3,9 og 2,0 mol/d (39 & 40). Det samlede forbrug af acetat og 3-OH-butyrat til oxidation og de novo syntese udgør således i fedtvæv hhv. 13,1 og 2,6 mol/d (41 & 42).

Der forbruges 22 mol ATP pr. dag til syntesen af fedtsyrer. Den samlede produktion af ATP ved oxidation af acetat, 3-OH-butyrat og NEFA kan beregnes til 78 mol/d, hvor der er taget hensyn til forbruget til NADPH-produktion. De resterende 56 mol ATP må således gå til at dække vævets øvrige behov i forbindelse med stofskifteprocesserne, så som interne transport processer og opretholdelse af Na^+ og K^+ gradienten over cellemembranen.

Balance mellem frigivelse fra splanknikusgebetet og forbruget i det ekstrahepatiske væv

Ud fra modelberegningerne, som det fremgår af Tabel 15.9, fremkommer en positiv balance for acetat, NEFA og NEAA på hhv. 13,8 mol/d, 0,2 mol/d og 0,4 mol/d, når forbruget i muskel-, fedt- og mælkekirtelvævene fratrækkes frigivelsen fra splanknikus. TAG balancerer, hvorimod der på dagsbasis for 3-OH-butyrat, glukose og EAA ses en negativ balance på hhv. 2,6 mol, 1,1 mol og 1,7 mol. Estimaterne for omsætningen af NEFA, TAG, glukose og NEAA ser således ud til at passe rimeligt med estimaterne fra kapitel 14. Dog vil et mindre overskud være nødvendigt til at dække forbruget i de øvrige væv, som ikke her er behandlet. Det ser straks lidt værre ud for acetat, 3-OH-butyrat og EAA-balancen. Modellen redegør ikke for mere end knap 80 % af den mængde acetat, der er angivet at være til rådighed fra splanknikus, hvorimod 3-OH-butyrat og EAA-forbruget i vævene er estimeret til at være hhv. 47 og 46 % højere end frigivelsen fra splanknikus. Grunden til disse uoverensstemmelser må selvsagt ligge i enten estimaterne for frigivelse fra splanknikus eller forbrug i muskel-, fedt- og mælkekirtelvæv.

Antages estimatet for frigivelse af acetat fra spanknikus at holde, kan det nok forventes, at optagelsen i bl.a. mælkekirtlerne vil ligge lidt højere, end det her er antaget, da optagelsen i vævet i høj grad er korreleret med koncentrationen i ECV. Den ret høje energiudnyttelse i mælkekirtlen kunne også godt tyde på, at optagelsen af energi er underestimeret. Et forøget optag af acetat vil dog med al sandsynlighed resultere i en lidt højere produktion af fedt, end de 1260 g/d, der her er antaget. Det må også gentages, at

estimaterne for optagelsen i muskelvæv er behæftet med forholdsvis store usikkerheder, dels pga. af, at estimaterne er fremkommet fra forsøg på en uhomogen pulje (bagbensvæv) og derfra ekstrapoleret til hele puljen, og dels fordi energiforbruget og dermed næringsstofoptagelsen varierer alt efter graden af muskelarbejde. Endelig kunne en del af acetatoverskuddet også tænkes at blive aflejret som fedt, hvormed antagelsen om balance i fedtvævet ikke holder. Med hensyn til 3-OH-butyrat må estimaterne for forbruget i de enkelte væv nødvendigvis være overestimeret, hvis det igen antages, at estimatet for frigivelse fra splanknikus holder. Man vil nok forvente en generel nedsat optagelse i de enkelte væv, da også 3-OH-butyrat optaget i de enkelte væv afhænger af koncentrationen i ECV. Det vil også stemme godt overens med forventningen om et højere acetatoptag i de enkelte væv, således at acetat bidrager med en højere andel til oxidation og de novo fedtsyresyntese. Underskuddet på de 2,6 mol 3-OH-butyrat kan dog kun gøre rede for 5,2 mol af acetatoverskuddet på de 13,8 mol.

Estimatet for EAA-forbruget i de ekstrahepatiske væv synes svært at nedjustere, da det allerede i modellen er sat til et minimum, hvor forbruget i muskel- og fedtvæv er sat til nul, og optagelsen i mælkekirtlerne stort set svarer til udskillelsen i mælken. Det må derfor nok konkluderes, at estimatet for frigivelse fra splanknikus til puljen af frie EAA i ECV er underestimeret, da det er svært at forestille sig, at optagelsen af EAA i vævene fra ECV's peptidpulje er af en størrelsesorden, der kan redegøre for differencen mellem forsyning til og optag fra ECV. Heller ikke en mobilisering fra muskelvæv synes plausibel, da det ville svare til en daglig mobilisering på ca. 200 g protein. Under alle omstændigheder må det konstateres, at vor viden om den kvantitative omsætning af EAA på heldyrsniveau ikke helt hænger sammen.

15.5 Afsluttende diskussion og konklusion

Metabolismen af de vigtigste organiske næringsstoffer i muskel- og fedtvæv samt mælkekirtelvæv hos lakterende køer er i nærværende kapitel blevet beskrevet. De vigtigste regulerende faktorer for fordelingen af næringsstofferne mellem de enkelte væv er ligeledes behandlet. Ud fra denne gennemgang er der opstillet en model, hvor der er angivet kvantitative estimater for omsætningen af næringsstofferne i muskel-, fedt- og mælkekirtelvæv hos en ko i midt laktation med en daglig mælkeproduktion på 30 kg. Disse estimater refererer til estimater for næringsstoffrigivelse fra splanknikusgebetet, der igen bygger på den fodring, der er beskrevet i kapitel 1. En ændring af fodringen vil selvfølgelig påvirke næringsstofforsyning til og dermed omsætning i de ekstrahepatiske væv, men effekter af specifikke foderrationsændringer har dog været uden for dette kapitels fokusområde.

Som beskrevet vil næringsstofferne i ECV fordeles med blodet og absorberes i vævene, hvor de lagres i muskelvævets proteinpulje, fedtvævets pulje af TAG, udskilles i mælken som protein, fedt og laktose eller bidrager til energiforsyningen gennem oxidation. Næringsstoffluksen i de enkelte væv og dermed også i ECV afhænger således af den stadige omsætning, der sker i puljerne i muskel- og fedtvæv samt produktionen af mælk. Det kan konkluderes, at mælkekirtlerne hos lakterende drøvtyggere spiller en central rolle i næringsstofmetabolismen i de ekstrahepatiske væv. Beregnes næringsstoffernes brændværdier ses, at 75 % af den energi, der er til rådighed for ekstrahepatisk væv, i den givne situation optages og omsættes i mælke-

kirtlerne. Mælkekirtlernes store træk på næringsstofpuljerne i ECV ses især for aminosyrerne, da der ikke regnes med en nettooptagelse i muskel- og fedtvæv, men også for glukose ses, at mælkekirtlerne forbruger en meget stor andel af ECV-puljen.

I modsætning til hos enmavede dyr dækkes en stor del af vævenes energiforbrug af acetat og 3-OH-butyrat. Modelberegningerne viser således, at de to næringsstoffer i de beskrevne væv bidrager med omkring 60 % af den totale ATP-produktion. Acetat og 3-OH-butyrat bidrager desuden som substrater i de novo fedtsyntesen i fedt- og mælkekirtelvæv. Forøges energiforbruget, vil man derfor forvente, at optagelsen af acetat og 3-OH-butyrat i vævene stiger, da optagelsen afhænger af koncentrationsgradienten over cellemembranen. Således vil koncentrationsniveauerne for tyroidhormonerne (T_3 og T_4), der i muskel- og fedtvæv stimulerer næringsstofomsætningen og dermed energiforbruget, forventes at påvirke optagelsen af acetat og 3-OH-butyrat i disse væv. Det fald i koncentration af T_3 og T_4, der typisk ses i tidlig laktation, er ligeledes med til at mindske næringsstofforbruget i muskel- og fedtvæv og dermed vigtige brikker i den homeorhetiske omfordeling af næringsstofferne fra ikke mammært væv til mælkekirtelvæv, der sker i forbindelse med påbegyndelsen af laktationen.

Vævenes optagelse af aminosyrer sker hovedsageligt fra puljen af frie aminosyrer i ECV og muligvis i mindre grad fra puljen af små peptider. Aminosyrerne omsættes i syntesen og hydrolysen af protein og bidrager i modsætning til i leveren kun i mindre omfang til energiproduktionen i de ekstrahepatiske væv. Hastighederne af hhv. syntese og proteolyse er bestemmende for aflejring/-mobilisering fra proteindepoterne og dermed nettoforbruget af aminosyrer i de pågældende væv. Da T_3 og T_4's stimulerende effekt på de anaboliske processer i muskel- og fedtvæv, i modsætning til effekten på de kataboliske processer, afhænger af tilstrækkelig næringsstofforsyning, vil et fald i aminosyreforsyningen til muskelvæv resultere i en faldende nettooptagelse af aminosyrer i muskelvæv. Samme tendens ses ikke for IGF-1, der generelt har en anabolsk virkning i muskel- og mælkekirtelvæv. Der er dog for IGF-1 en vigtig vekselvirkning med dets forskellige bindingsproteiner, som ser ud til at kunne kanalisere virkningen af IGF-1 til specifikke væv. F.eks. ses at syntesehastighederne i mælkekirtlerne i den præparturiente periode stiger uafhængig af de øvrige væv, hvilket menes til dels at være medieret af IGF-1. I forbindelse med laktationens påbegyndelse falder koncentrationen af både tyroidhormonerne og IGF-1, hvilket sammen med effekten af begrænset næringsstofforsyning i tidlig laktation vil begrænse omsætningen i muskelvæv og dermed forbruget af aminosyrer i dette væv. En større andel af aminosyrepuljen i ECV vil dermed være til rådighed for mælkekirtlerne. Tyroidhormonerne og IGF-1 spiller således vigtige roller for ændringer i fordelingen af aminosyrer i forbindelse med laktationens begyndelse og for IGF-1 også en rolle i udviklingen af yveret før laktationens påbegyndelse (se kapitel 16 for nærmere beskrivelse).

Glukose bidrager også til energiforsyningen af vævene, men dog i mindre omfang end acetat og 3-OH-butyrat. Især i tidlig laktation vil oxidationen af glukose falde, da optagelsen i muskel- og fedtvæv afhænger af insulinniveauet, som typisk er lavt i tidlig laktation. Glukoseoptagelsen i mælkekirtlerne er derimod ikke insulinafhængig, og insulinniveauet er således med til at regulere fordelingen af glukose mellem muskel- og fedtvæv på den ene side og mælkekirtelvæv på den anden side. Insulin bliver dermed et centralt hormon i forbindelse med den homeorhetiske tilpasning til laktationen, da

netop glukoseforsyningen og optagelsen i mælkekirtlerne er så central i mælkesyntesen. I mælkekirtlerne forbruges glukose hovedsageligt til syntesen af laktose, som er en af de vigtigste osmotiske faktorer i mælken og dermed bestemmende for ydelsesniveauet. Glukose bidrager dog også som i fedtvæv til TAG-syntesen gennem syntesen af glycerol-3-P. Der er derimod hverken i fedt- eller mælkekirtelvæv hos drøvtyggere, i modsætning til hos enmavede, et bidrag af C-atomer fra glukose til selve syntesen af fedtsyrer.

I modsætning til acetat, 3-OH-butyrat, aminosyrer og glukose optages TAG ikke i alle væv. Det skyldes, at optagelsen af TAG, der i blodbanen transporteres i lipoproteinkomplekser, afhænger af hydrolysen af TAG til glycerol og fedtsyrer. Enzymet LPL katalyserer denne proces, men da der ingen væsentlig LPL-aktivitet er i muskelvæv, absorberes og omsættes TAG stort set kun i fedt- og mælkekirtelvæv. TAG bidrager hovedsageligt med fedtsyrer til lipogenesen, men er også med til at dække energiforbruget i fedt- og mælkekirtelvæv gennem β-oxidation af fedtsyrerne til acetyl-CoA, som oxideres videre i citronsyrecyklus. Fordelingen af TAG-optagelsen i hhv. fedt- og mælkekirtelvæv ændres med stigende ST-niveau, da det tyder på, at ST inhiberer LPL's effekt i fedtvæv men ikke i mælkekirtelvæv. Omvendt stimulerer insulin LPL-aktiviteten i fedtvæv. Stigende ST og faldende insulinniveauer, som typisk ses i tidlig laktation, spiller altså således også med i den homeorhetiske tilpasning til laktationen.

I modsætning til TAG stammer hovedparten af NEFA-tilførslen til ECV ikke fra absorption fra fordøjelseskanalen, men i stedet fra lipolysen af fedtvævets TAG-depoter. NEFA bidrager med en stor del af energiforsyningen til muskelvæv og optages desuden hovedsageligt i leveren (se kapitel 14), hvorimod det er værd at lægge mærke til, at der med undtagelse af ved høje NEFA-niveauer typisk ikke er en nettooptagelse af NEFA i mælkekirtlerne. Lipolysen i fedtvævet og dermed udskillelsen af NEFA til ECV katalyseres af enzymet HSL. Insulin og ST påvirker lipolysen hhv. negativt og positivt gennem effekter på HSL og derigennem aflejringen i fedtvævet. Det vil derfor forventes, at lipolysen og dermed udskillelsen af NEFA til ECV ændres gennem laktationen, med den højeste fluks i tidlig laktation, hvor niveauerne af insulin og ST er hhv. lav og høj. Mobilisering fra fedtvævet og dermed NEFA dækker en stor del af det energiunderskud, som ses for lakterende køer i tidlig laktation. Altså er både insulin og ST også i denne sammenhæng vigtige for dyrenes tilpasning til laktationen.

Ved sammenligning af modelestimaterne fra dette kapitel med estimaterne for frigivelse af næringsstoffer fra splanknikusgebetet (se kapitel 14) fremgår det, at for specielt acetat, 3-OH-butyrat og EAA stemmer estimaterne ikke overens. Det ser således ud som om, vores viden om den kvantitative omsætning for specielt disse næringsstoffer er mangelfuld. Modelberegningerne indeholder selvfølgelig usikkerheder, der gør det svært at give en sådan forenklet konklusion, men det må dog alligevel forventes, at det er for disse næringsstoffer, der hersker den største usikkerhed omkring omsætningen. For acetat er det nærliggende at antage, at det specielt er forbruget i muskelvæv, der ikke stemmer pga. usikkerhederne i energiforbruget i netop dette væv. Med hensyn til EAA og muligvis også 3-OH-butyrat tyder det derimod på, at vor viden om omsætningen i splanknikusgebetet er den største hindring for balance i regnskabet.

15.6 Referencer

Abdalla, A.L., Murray, P.M. & Rose, J.B. 1986. Glucose entry rates in ewes given intravenous infusion of glucose or acetate. Proc. Nutr. Soc. Aust. 11, 123.

Ahima, R.S. & Flier, J.S. 2000. Leptin. Annu. Rev. Physiol. 62, 413-437.

Annison, E.F., Bickerstaffe, R. & Linzell, J.L. 1974. Glucose and fatty acid metabolism in cows producing milk of low fat content. J. Agr. Sci. 82, 87-95.

Attaix, D., Combarat, L. & Taillandier, D. 1999. Mechanisms and rugulation in protein degradation. In: Lobley, G.E., White, A. & MacRae, J.C. (eds.). Protein metabolism and nutrition. EAAP Publication No. 96, Wageningen Pers, Wageningen, Holland, 51-68.

Backwell, F.R.C., Bequette, B.J., Wilson, D., Metcalf, J.A., Franklin, M.F., Beever, D.E., Lobley, G.E. & MacRae, J.C. 1996. Evidence for the utilization of peptides for milk protein synthesis in the lactating dairy goat in vivo. Amer. J. Physiol. 271, R955-60.

Baishya, N., Harts, I.C., Leaver, J.D. & Pope, G.S. 1996. Possible roles for prolactin, thyroxine and insulin in the growth of heifers before and during early pregnancy. Brit. Vet. J. 152, 709-717.

Baldwin, R.L. & Smith, N.E. 1983. Adaptation of metabolism to various conditions: Milk production. In: Riis, P.M. (ed.). Dynamic biochemistry of animal production. Elsevier, Amsterdam, 359-388.

Baldwin, R.L., Yang, Y.T., Crist, K. & Grichting, G. 1976. Theoretical model of ruminant adipose tissue metabolism in relation to the whole animal. Fed. Proc. 35, 2314-2318.

Baldwin, S.A. 1993. Mammalian passive glucose transporters: members of an ubiquitous family of active and passive transport proteins. Biochem. Biophys. Acta. 1154, 17-49.

Baracos, V.E., Brun-Bellut, J. & Marie, M. 1991. Tissue protein synthesis in lactating and dry goats. Brit. J. Nutr. 66, 451-465.

Baumrucker, C.R. & Erondu, N.E. 2000. Insulin-like growth factor IGF system in the bovine mammary gland and milk. J. Mam. Gland Biol. Neopla. 5, 53-64.

Bauman, D.E. & Currie, W.B. 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: A review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. J. Dairy Sci. 63, 1514-1529.

Bauman, D.E. & Davis, C.L. 1974. Biosynthesis of milk fat. In: Larson, B.L. & Smith, V.R. (eds.). Lactation, Vol. 2. Academic Press, New York, 31-76.

Bauman, D.E. & Davis, C.L. 1975. Regulation of lipid metabolism. In: McDonald, I.W. & Warner, A.C.I. (eds.). Digestion and metabolism in the ruminant. Univ. New England Publ. Unit, armidale, 496-509.

Bauman, D.E. & Vernon, R.G. 1993. Effects of exogenous bovine somatotropin on lactation. Ann. Rev. Nutr. 13, 437-461.

Bell, G.I., Kayano, T., Buse, J.B., Burant, C.F., Takeda, J., Lin, D., Fukumoto, H. & Seino, S. 1990. Molecular biology of mammalian glucose transporters. Diabetes Care 13, 198-208.

Bequette, B.J., Backwell, F.R.C., Calder, A.G., Metcalf, J.A., Beever, D.E., MacRae, J.C. & Lobley, G.E. 1997. Application of a U-^{13}C-labeled amino acid tracer in lactating dairy goats for simultaneous measurements of the flux of amino acids in plasma and the partition of amino acids to the mammary gland. J. Dairy Sci. 80, 2842-2853.

Bequette, B.J., Backwell, F.R.C. & Crompton, L.A. 1998. Current concepts of amino acid and protein metabolism in the mammary gland of the lactating ruminant. J. Dairy Sci. 81, 2540-2559.

Beswick, N.S. & Kennelly, J.J. 2000. Influence of bovine growth hormone and growth hormone-releasing factor on messenger RNA abundance of lipoprotein lipase and steroyl-CoA desaturase in the bovine mammary gland and adipose tissue. J. Anim. Sci. 78, 412-419.

Bickerstaffe, R., Annison, E.F. & Linzell, J.L. 1974. The metabolism of glucose, acetate, lipids and amino acids in lactating dairy cows. J. Agr. Sci. 82, 71-85.

Boisclair, Y.R., Bell, A.W. & Bauman, D.E. 1993. Chronic catheterization of external iliac vessels in growing cattle. J. Appl. Physiol. 74, 444-449.

Bruckental, I., Oldham, J.D. & Sutton, J.D. 1980. Glucose and urea kinetics in cows in early lactation. Br. J. Nutr. 44, 33-45.

Bruss, M. L. 1989. Ketogenesis and ketosis. In: Kaneko, J.J. (ed.). Clinical Biochemistry of Domestic Animals. Academic Press, Inc., London, UK, 86-105.

Bryant, D.T.W. & Smith, R.W. 1982. The effect of lactation on protein synthesis in ovine skeletal muscle. J. Agr. Sci. 99, 319-323.

Cannon, W.B. 1929. Organization for physiological homeostasis. Physiol. Rev. 9, 399-431.

Cant, J.P., DePeters, E.J. & Baldwin, R.L. 1993a. Mammary uptake of energy metabolites in dairy cows fed fat and its relationship to milk protein depression. J. Dairy Sci. 76, 2254-2265.

Cant, J.P., DePeters, E.J. & Baldwin, R.L. 1993b. Mammary amino acid utilization in dairy cows fed fat and its relationship to milk protein depression. J. Dairy Sci. 76, 762-774.

Cant, J.P., Qiao, F. & Toerien, C.A. 1999. Regulation of mammary metabolism. In: Lobley, G.E., White, A. & MacRae, J.C. (eds.). Protein metabolism and nutrition. EAAP Publication No. 96, Wageningen Pers, Wageningen, Holland, 203-220.

Champredon, C., Debras, E., Mirand, P.P. & Arnal, M. 1990. Methionine flux and tissue protein synthesis in lactating and dry goats. J. Nutr. 120, 1006-1015.

Chilliard, Y., Bonnet, M., Delavaud, C., Faulconnier, Y., Leroux, C., Djiane, J. & Bocquier, F. 2001. Leptin in ruminants. Gene expression in adipose tissue and mammary gland, and regulation of plasma concentration. Domest. Anim. Endocrinol. 21, 271-295.

Christensen, H.N. 1990. Role of amino acid transport and countertransport in nutrition and metabolism. Phys. Reviews 70, 43-77.

Cohick, W.S. 1998. Role of the insulin-like growth factors and their binding proteins in lactation. J. Dairy Sci. 81, 1769-1777.

Dalvi, S.H., Deshmukh, B.T., Mantri, A. & Talvelkar, B.A. 1995. Concentration of blood serum thyroid hormones during late pregnancy, parturition and early lactation of crossbred cows. Indian J. Anim. Sci. 65, 15-19.

Danfær, A. 1983. Næringsstoffernes intermediære omsætning. In: Østergaard, V. & Neimann-sørensen, A. (eds.). 551. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg. Frederiksberg Bogtrykkeri, København, Danmark, 12.1-12.61.

Danfær, A. 1990. A dynamic model of nutrient digestion and metabolism in lactating dairy cows. Beretning 671 Statens husdyrbrugsforsøg, Frederiksberg Bogtrykkeri, København, Danmark, 509.

Davis, S.R., Collier, R.J., McNamara, J.P., Head, H.H. & Sussman, W. 1988. Effects of thyroxine and growth hormone treatment of dairy cows on milk yield, cardiac output and mammary blood flow. J. Anim. Sci. 66, 70-79.

Davis, S.R., Hodgkinson, S.C., Moore, L.G. & Gluckman, P.D. 1989. Improved estimates of clearance of 131 i-labelled insulin-like growth factor-I carrier protein complexes from blood plasma of sheep. J. Endocrinol. 123, 469-475.

DePeters, E.J. & Cant, J.P. 1992. Nutritional factors influencing the nitrogen composition of bovine milk: A review. J. Dairy Sci. 75, 2043-2070.

DePeters, E.J., German, J.B., Taylor, S.J., Essex, S.T. & Perez-Monti, H. 2001. Fatty acid and triglyceride composition of milk fat from lactating Holstein cows in response to supplemental canola oil. J. Dairy Sci. 84, 929-936.

Dimick, P.S., McCarthy, R.D. & Patton, S. 1970. Milk fat synthesis. In: Phillipson, A.T. (ed.). Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Oriel Press, Newcastle, UK, 529-541.

Dunshea, F.R., Bell, A.W. & Trigg, T.E. 1990. Non-esterified acid and glycerol kinetics and fatty acid re-esterification in goats during early lactation. Brit. J. Nutr. 64, 133-145.

Eisemann, J.H., Hammond, A.C. & Rumsey, T.S. 1989. Tissue protein synthesis and nucleic acid concentrations in steers treated with somatotropin. Brit. J. Nutr. 62, 657-671.

Eriksen, E.F., Kassem, M. & Langdahl, B. 1996. GH, insulin-like factors and bone remodelling. Eur. J. Clin. Invest. 26, 525-534.

Ganong, W.F. 1999. Review of medical physiology. 19th edition. Appleton & Lange, Stamford, USA, 393-432.

Gibb, M.J., Ivings, W.E., Dhanoa, M.S. & Sutton, J.D. 1992. Changes in body composition of autumn-calving Holstein-Friesian cows over the first 29 weeks of lactation. Anim. Prod. 55, 339-360.

Gluckman, P.D. & Breier, B.H. 1989. The regulation of the growth hormone receptor. In: Heap, R.B., Prosser, C.G. & Lamming, G.E. (eds.). Biotechnology in growth regulation. Butterworth & Co. Ltd, London, UK. 27-33.

Guesnet, P.M., Massoud, M.J. & Demarne, Y. 1991. Regulation of adipose tissue metabolism during pregnancy and lactation in the ewe: The role of insulin. J. Anim. Sci. 69, 2057-2065.

Guinard, J. & Rulquin, H. 1994a. Effect of graded levels of duodenal infusions of casein on mammary uptake in lactating cows. 2. Individual amino acids. J. Dairy Sci. 77, 3304-3315.

Guinard, J. & Rulquin, H. 1994b. Effect of graded levels of duodenal infusions of casein on mammary uptake in lactating cows. 1: Major nutrients. J. Dairy Sci. 77, 2221-2231.

Guinard, J. & Rulquin, H. 1994c. Effects of graded amounts of duodenal infusion of lysine on the mammary uptake of major milk precursors in dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 3565-3576.

Hannigan, M.D. & Baldwin, R.L. 1994. A mechanistic model of mammary gland metabolism in the lactating cow. Agr. Syst. 45, 369-419.

Harris, P.M., Garlick, P.J. & Lobley, G.E. 1989. Interactions between energy and protein metabolism in the whole body and hind limb of sheep in response to intake. In: van der Honig, Y. & Close, W.H. (eds.). Energy Metabolism of Farm Animals. Euro. Assoc. Anim. Prod. Publ. 43, Pudoc, Wageningen, Holland, 167-170.

Harris, P.M. & Lobley, G. E. 1991. Amino acid and energy metabolism in the peripheral tissue of ruminants. In: Tsuda, T., Sasaki, Y. & Kawashima, R. (eds.). Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants. Academic Press, New York, USA, 201-230.

Harris, P.M., Skene, P.A., Buchan, V., Milne, E., Calder, A.G., Anderson, S.E. Connell, A. & Lobley, G.E. 1992. Effect of food intake on hind-limb and whole-body protein metabolism in young growing sheep: chronic studies based on arterio-venous techniques. Brit. J. Nutr. 68, 389-407.

Hodgkinson, S.C., Davis, S.R., Burleigh, B.D., Henderson, H.V. & Gluckman, P.D. 1987. Metabolic clearance rate of insulin-like rowth factor-I in fed and starved sheep. J. Endocrinol. 115, 233-240.

Hough, G.M., McDowell, G.H., Annison, E.F. & Williams, A.J. 1986. Acetate metabolism in pregnant and lactating ewes. Proc. Nutr. Soc. Aust. 11, 140.

Hove, K. 1978. Effects of hyperinsulinaemia on lactose secretion and glucose uptake by the goat mammary gland. Acta. physiol. scand. 104, 422-430.

Hurtaud, C., Rulquin, H. & Vérité, R. 1998. Effects of level and type of energy source volatile fatty acids or glucose on milk yield, composition and coagulating properties in dairy cows. Reprod. Nutr. Dev. 38, 315-330.

Jarrett, I.G., Filsell, O.H. & Ballard, F.J. 1976. Utilisation of oxidisable substrates by the sheep hind limb: effects of starvation and exercise. Metabolism 25, 523-531.

King, K.R., Gooden, J.M. & Annison, E.F. 1985. Acetate metabolism in the mammary gland of the lactating ewe. Aust. J. Biol. Sci. 38, 23-31.

Komaragiri, M.V.S. & Erdman, R.A. 1997. Factors affecting body tissue mobilization in early lactation dairy cows. 1. Effect of dietary protein on mobilization of body fat and protein. J. Dairy Sci. 80, 929-937.

Korhonen, M., Vanhatalo, A., Varvikko, T. & Huhtanen, P. 2000. Responses to graded postruminal doses of histidine in dairy cows fed grass silage diets. J. Dairy Sci. 83, 2596-2608.

Kuhn, N.J. & White, A. 1977. The role of nucleoside dephosphatase in a uridine nucleotide cycle associated with lactose synthesis in rat mammary gland Golgi apperatus. Biochem. J. 168, 423-433.

König, B., Oldham, J.D. & Parker, D.S. 1984. The effect of abomasal infusion of casein on acetate, palmitate and glucose kinetics in cows during early lactation. Brit. J. Nutr. 52, 319-328.

Laarveld, B., Chaplin, R.K. & Brockman, R.P. 1985. Effects of insulin on the metabolism of acetate, β-hydroxybutyrate and triglycerides by the bovine mammary gland. Comp. Biochem. Physiol. 82B, 265-267.

Lanna, D.P., Houseknecht, K.L., Harris, D.M. & Bauman, D.E. 1995. Effect of somatotropin treatment on lipogenesis, lipolysis, and related cellular mechanisms in adipose tissue of lactating cows. J. Dairy Sci. 78, 1703-1712.

Lescoat, P., Sauvant, D. & Danfær, A. 1997. Quantitative aspects of protein fractional synthesis rates in ruminants. Reprod. Nutr. Dev. 37, 493-515.

Lobley, G.E. 1990. Energy metabolism reactions in ruminant muscle: responces to age, nutrition and hormonal status. Reprod. Nutr. Dev. 30, 13-34.

Lobley, G.E. 1994. Amino acid and protein metabolism in the whole body and individual tissues of ruminants. In: Aslund, J.M. (ed.). Principles of Protein Nurition in Ruminants. CRS Press, Boca Raton, FL, USA, 147-178.

Lobley, G.E. 1998. Nutritional and hormonal control of muscle and peripheral tissue metabolism in farm species. Livest. Prod. Sci. 56, 91-114.

Mackle, T.R., Dwyer, D.A., Ingvartsen, K.L., Chouinard, P.Y., Ross, D.A. & Bauman, D.E. 2000. Effects of insulin and postruminal supply of protein on use of amino acids by the mammary gland for milk protein synthesis. J. Dairy Sci. 83, 93-105.

Madsen, A. 1988. In vivo rates of fat synthesis and fluxes of free fatty acids in lactating goats. J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. 59, 123-131.

Madsen, T.G. 2002. Regulation of mammary nutrient uptake and metabolism in ruminants. Ph.d.-afhandling, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København, Danmark, 153.

Madsen, T.G., Misciattelli, L., Hvelplund, T. & Nielsen, M.O. 2003. Infusion of isoglucogenic mixtures of protein and propionic acid in dairy cows: effect on systemic concentrations and mammary uptake of amino acids and other nutrients. Under udarbejdelse.

Madsen, A. & Riis, P.M. 1990. Consumption of nutrients in extrahepatic, non-mammary body tissue. In: Riis, P.M., Danfær, A., Hvelplund, T., Madsen, A., Madsen, J., Nielsen, M.O., Petersen, P.H., Sejersen, K. & Thilsted, S.H. (eds.). 666. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg: A model for the efficient use of new information within physiology, nutrition and breeding of dairy cows. Frederiksberg Bogtrykkeri, København, Danmark, 35-48.

McDowell, G.H., Gooden, J.M., Leenanuruksa, D., Jois, M. & English, A.W. 1987. Effects of exogenous growth hormone on milk production and nutrient uptake by muscle and mammary tissues of dairy cows in mid-lactation. Aust. J. Biol. Sci. 40, 295-306.

McNamara, J.P. 2000. Integrating the effect of genotypes and nutrition on utilization of body reserves during lactation of dairy cattle. In: Cronjé, P.B. (ed.). Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction. CABI Publishing, London, UK, 353-370.

Mepham, T.B. 1982. Amino acid utilization by lactating mammary gland. J. Dairy Sci. 65, 287-298.

Miller, P.S. 1995. Dynamic models of ruminant adipose tissue metabolism. In: Baldwin, R.L. (ed.). Modelling ruminant digestion and matabolism. Chapman & Hall, London, UK, 319-369.

Miller, P.S., Reis, B.L., Calvert, C.C., DePeters, E.J. & Baldwin, R.L. 1991. Patterns of nutrient uptake by the mammary glands of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 74, 3791-3799.

Misciattelli, L. 2001. Amino acid digestion and metabolism in the lactating dairy cow. Ph.d.-afhandling, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København, Danmark, 175.

Nielsen, M.O. & Jakobsen, K. 1994. Changes in mammary uptake of free fatty acids, triglyceride, cholesterol and phospherlipid in relationship to milk synthesis during lactation in goats. Comp. Biochem, Physiol. 109A, 857-867.

Nielsen, M.O., Madsen, T.G. & Hedeboe, A.M. 2001. Regulation of mammary glucose uptake in goats: role of mammary gland supply, insulin, IGF-1 and synthetic capacity. J. Dairy Res. 68, 337-349.

Nielsen, M.O. & Riis, P.M. 1993. Somatotropin, insulin-like growth factor-I and the mammary gland regulation of nutrient and energy metabolism during early lactation. Acta Vet. Scand. 89, Suppl. 47-54.

Nielsen, M.O., Schleisner, C., Jakobsen, K. & Andersen, P.H. 1995. The effect of mammary O_2 uptake, CO_2 and H^+ production on mammary blood flow during pregnancy, lactation and somatotropin treatment in goats. Comp. Biochem. Physiol. A. 112, 591-599.

Oddy, V.H. 1993. Regulation of muscle protein metabolism in sheep and lambs: Nutritional, endocrine and genetic aspects. Aust. J. Agr. Res. 44, 901-913.

Oddy, V.H., Lindsay, D.B. & Fleet, I.R. 1988. Protein synthesis and degradation in the mammary gland of lactating goats. J. Dairy Res. 55, 143-154.

Oddy, V.H. & Owens, P.C. 1996 Insulin-like growth factor I inhibits degradation and improves retention of protein in hindlimb muscle of lambs. Am. J. Physiol. 271, E973-E982.

Palmquist, D.L. & Beaulieu, A.D. 1993. Feed and animal factors influencing milk fat composition. J. dairy Sci. 76, 1753-1771.

Pethick, D.W. & Dunshea, F.R. 1993. Fat metabolism and turnover. In: Forbes, J.M. & France, J. (eds.). Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism. CAB International, Cambridge, UK, 291-312.

Pethick, D.W. & Dunshea, F.R. 1996. The partitioning of fat in farm animals. Proc. Nutr. Soc. Aust. 20, 3-13.

Pethick, D.W. & Lindsay, D.B. 1982. Metabolism of ketone bodies in pregnant sheep. Brit. J. Nutr. 48, 549-563.

Pethick, D.W., Lindsay, D.B., Barker, P.J. & Northrop, A.J. 1981. Acetate supply and utilization by the tissue of sheep in vivo. Brit. J. Nutr. 46, 97-110.

Prosser, C.G., Davis, S.R., Farr, V.C., Moore, L.G. & Gluckman, P.D. 1994. Effects of close-arterial external pudic infusion of insulin-like growth factor-II on milk yield and mammary blood flow in lactating goats. J. Endocrinol. 142, 93-99.

Purdie, N.G., Trout, D.R., Cant, J.P. & Poppi, D.P. 2000. Mammary response to short term close arterial infusions of selected amino acid profiles and acetate. J. Dairy Sci. 83, Suppl. 1, 167.

Riis, P.M. 1983. Adaptation of metabolism to various conditions: Nutritional and other environmental conditions. In: Riis, P.M. (ed.). Dynamic biochemistry of animal production. Elsevier, Amsterdam, Holland, 319-357.

Riis, P.M., Nielsen, M.O. & Jacobsen, J. 1998. Effect of lactation, pregnancy and somatotropin treatment on plasma IGF-1 concentrations, IGF-1 partition between binding protein groups and binding proteins in goats. Acta Agric. Scand. A. 48, 19-27.

Shirley, J.E., Emery, R.S., Convey, E.M. & Oxender, W.D. 1973. Enzymatic changes in bovine adipose and mammary tissue, serum and mammary tissue hormonal changes with initiation of lactation. J. Dairy Sci. 56, 569-574.

Schwab, C.G., Bozak, C.K., Whitehouse, N.L. & Olson, V.M. 1992. Amino acid limitation and flow to the duodenum at four stages of lactation. 2. Extent of lysine limitation. J. Dairy Sci. 75, 3503-3518.

Sève, B. & Ponter, A.A. 1997. Nutrient-hormone signals regulating muscle protein turnover in pigs. Proc. Nutrition Soc. 56, 565-580.

Subburaman, M. & Baylink, D. 1999. IGF system components and their role in bone metabolism. In: Rosenfeld, R.G. & Roberts, C.T. (eds.). The IGF system, Molecular Biology, Physiology, and Clinical Applications. Humana Press, New Jersey, USA., 457-496.

Thilsted, S.H. 1985. Regulation of the partition of nutrients in the dairy cow in late pregnancy and early lactation. Zeitchrift Tierphys. Tierernah. Futtermit. 53, 10-18.

Van Nieuwenhoven, F.A., Van der Vusse, G.J. & Glatz, J.F.C. 1996. Membrane associated and cytoplasmic fatty acid-binding proteins. Lipids 31, Suppl. 223-227.

Vanhatalo, A., Huhtanen, P., Toivonen, V. & Varvikko, T. 1999. Response of dairy cows fed grass silage diets to abomasal infusions of histidine alone or in combinations with methionine and lysine. J. Dairy Sci. 82, 2674-2685.

Vernon, R.G. 1989. Endocrine control of metabolic adaptation during lactation. Proc. Nutr. Soc. 48, 23-32.

Vernon, R.G., Faulkner, A., Finley, E., Watt, P.W. & Zammit, V.A. 1995. Effets of prolonged treatment of lactating goats with bovine somatotropin on aspects of adipose tissue and liver metabolism. J. Dairy Res. 62, 237-248.

Whitaker, D.A., Kelly, J.M. & Smith, E.J. 1983. Subclinical ketosis and serum beta-hydroxybutyrate levels in dairy cattle. Brit. vet. J. 139, 462-463.

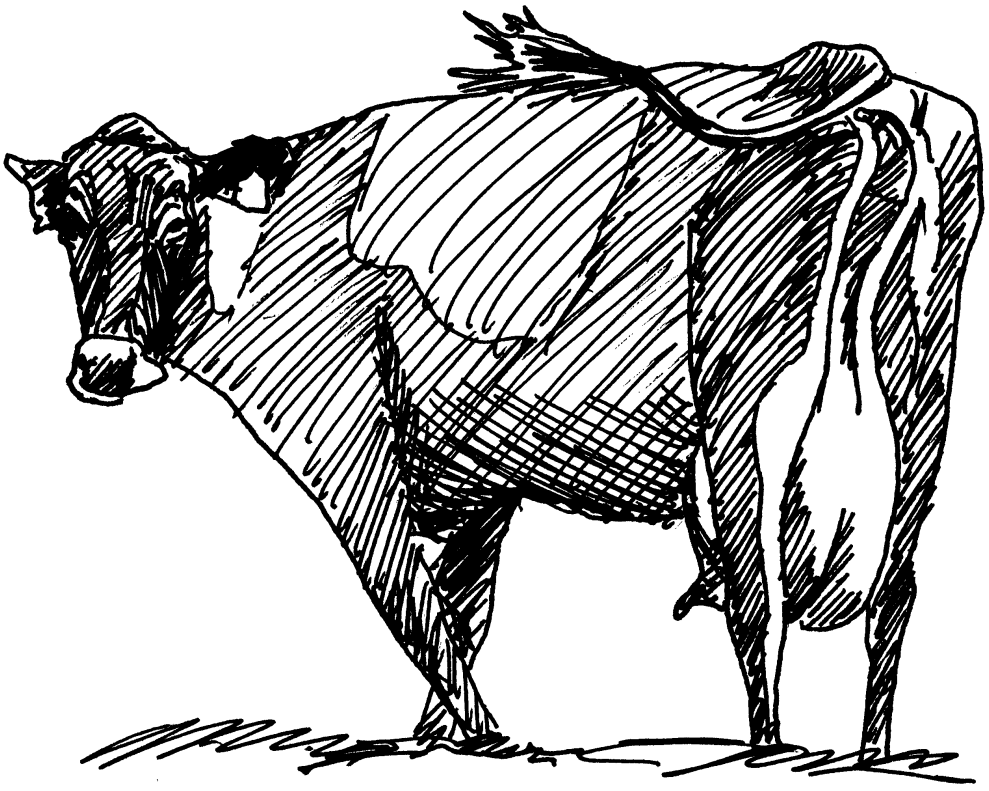
Zhao, F.-Q., Dixon, W.T. & Kennelly, J.J. 1996. Localization and gene expression of glucose transporters in bovine mammary gland. Comp. Biochem. Physiol. 115B,127-134.

Fodringens betydning for mælkekirtlernes vækst og udvikling

16

af Kristen Sejrsen, Stig Purup, Mogens Vestergaard og Martin Tang Sørensen

Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning



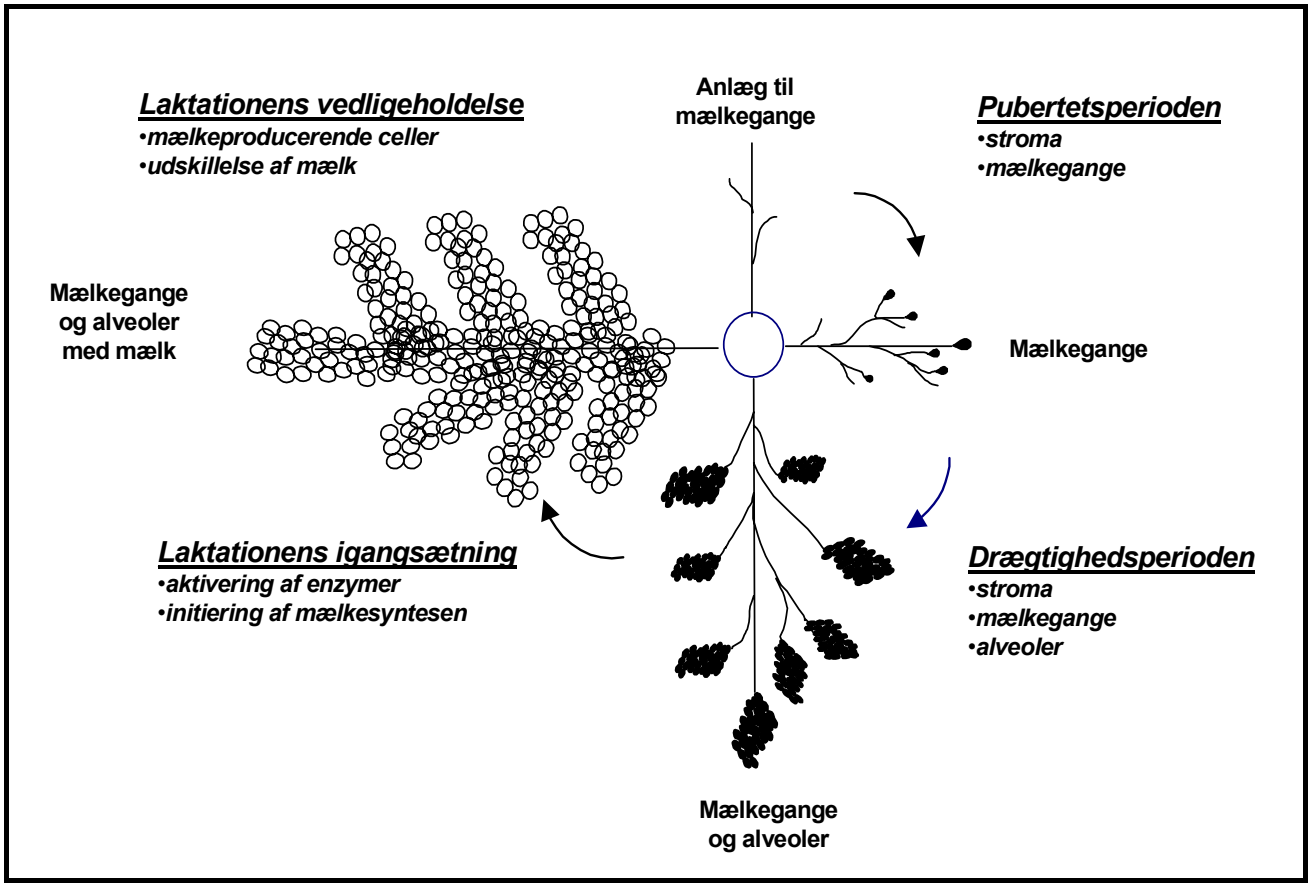
Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

16.1 Indledning

Yveret er i sagens natur et essentielt organ for malkekoen, og overordnet set er ydelsen begrænset dels af yverets syntesekapacitet, dels af koens evne til at tilfredsstille yverets næringsstofbehov. Forholdende vedrørende yverets næringsstofforsyning er indgående behandlet i de foregående afsnit. Formålet med dette kapitel er at beskrive, hvilke faktorer under opvæksten og i drægtigheds/laktationscyklus, der har betydning for yverets syntesekapacitet. I den første del af kapitlet beskrives mælkekirtlernes normale vækst og udvikling. I det andet afsnit gennemgås undersøgelser til belysning af ernæringens indflydelse på mælkekirtlernes vækst og udvikling, herunder den fysiologiske baggrund for fodringens indflydelse på mælkekirtlernes vækst og udvikling.

16.2 Mælkekirtlernes vækst og udvikling

Yveret er et sekundært kønsorgan og en del af det reproduktive system. Dets vækst og udvikling er derfor knyttet til den kønslige udvikling og foregår i fosterstadiet, i forbindelse med puberteten, i drægtighedsperioden, i selve laktationsperioden og i goldperioden. Figur 16.1 viser en skematisk fremstilling af de forskellige faser i mælkekirtlernes vækst og udvikling og hvilke vævstyper, der er i yveret i de forskellige udviklingstrin (se nedenfor).

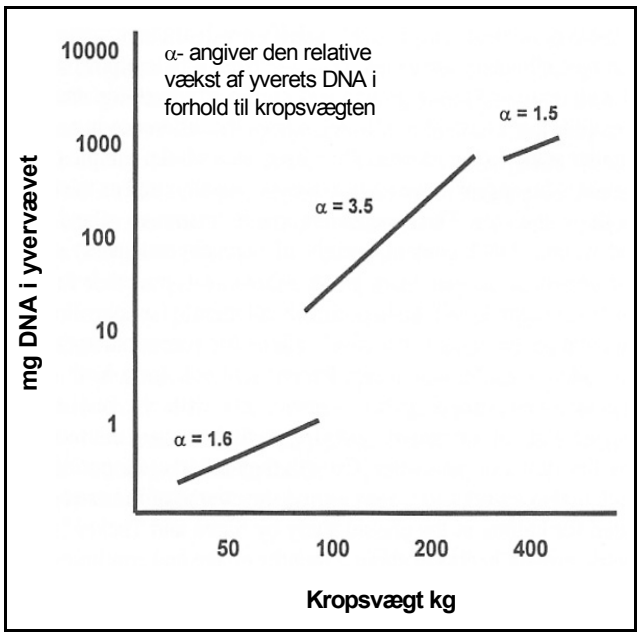


Figur 16.1 *Parenkymets sammensætning i de forskellige faser af mælkekirtlernes udvikling (mod. e. Lyons et al., 1958).*

Fra fosterstadiet til første drægtighed

Yverets grundstruktur og dets ydre form dannes i fosterstadiet. I fosterstadiet består yverets vækst først og fremmest af fedt- og bindevæv, tilsammen kaldet *stroma*. Derimod er parenkymet stadig rudimentært ved fødslen og vedbliver med at være rudimentært i de første 2-3 måneder efter fødslen. *Parenkym* er et udtryk, der omfatter de celler, der i senere udviklingstrin udvikler sig til en del af selve det mælkeproducerende apparat, nemlig mælkegangene og de egentlig mælkeproducerende celler, alveolecellerne.

Ved 2-3 måneders alderen – altså lang tid før første brunst – begynder mælkekirtlerne at vokse allometrisk (se Figur 16.2). At væksten er allometrisk betyder, at yveret vokser med relativt større hastighed end resten af kroppen.

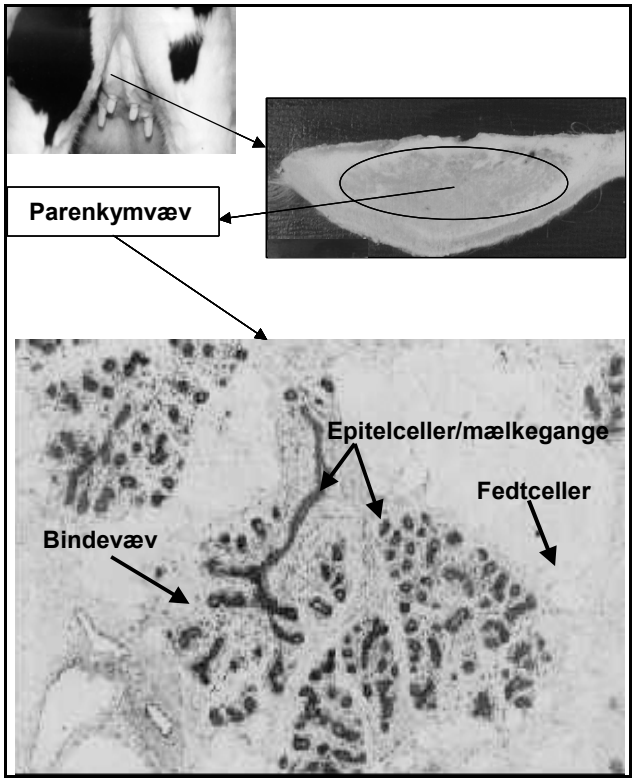


Figur 16.2 *Mælkekirtlernes vækst i forhold til kroppens vækst (Sinha & Tucker, 1969).*

Den allometriske vækst af parenkymet i pubertetsperioden blev først observeret i kvier af Sinha & Tucker (1969), men er senere bekræftet i adskillige andre undersøgelser, inklusive flere danske (f.eks. Sejrsen & Foldager, 1992). Den allometriske vækst afsluttes i forbindelse med kønsmodenhedens indtræden, men der sker dog en vis nettotilvækst i de første brunstperioder.

I den allometriske periode er der hurtig vækst af både parenkym og stroma. Parenkymets vækst foregår ved, at der dannes mælkegange, som forgrener sig ind i stromaet. Parenkymcellerne i mælkegangene danner et to-laget epitel. Selvom mælkegangene vokser ved at forgrene sig ind i stromaet, når de aldrig at fylde hele stromaet. Yveret består derfor dels af stroma med et vist indhold af mælkegange, dels af stroma uden parenkym. Den del af stromaet, som indeholder mælkegange – altså parenkymet – kaldes for *parenkymvævet*. Dvs. at parenkymvævet indeholder både parenkym og stroma. Parenkymvævet er den mørke del af vævet i tværsnittet af et kvieyver vist i Figur 16.3. Den del af stromaet, som ikke indeholder parenkymvæv, benævnes også som det *extra-parenkymale væv*.

Ved afslutningen af den allometriske vækstperiode vejer yveret 2-3 kg. Heraf udgør parenkymvævet kun ½-1 kg. Parenkymvævet består sædvanligvis af 10-20 % parenkym/-epitelceller, 40-50 % bindevævsceller og 30 til 40 % fedtceller (Sejrsen et al., 1982; Purup et al., 1993). Figur 16.3 viser også et histologisk snit, der viser de forskellige celletyper. Den relative andel af parenkym i parenkymvævet er forholdsvis konstant – i hvert fald i relation til ændringer i fodernivеauet i opvækstperioden.



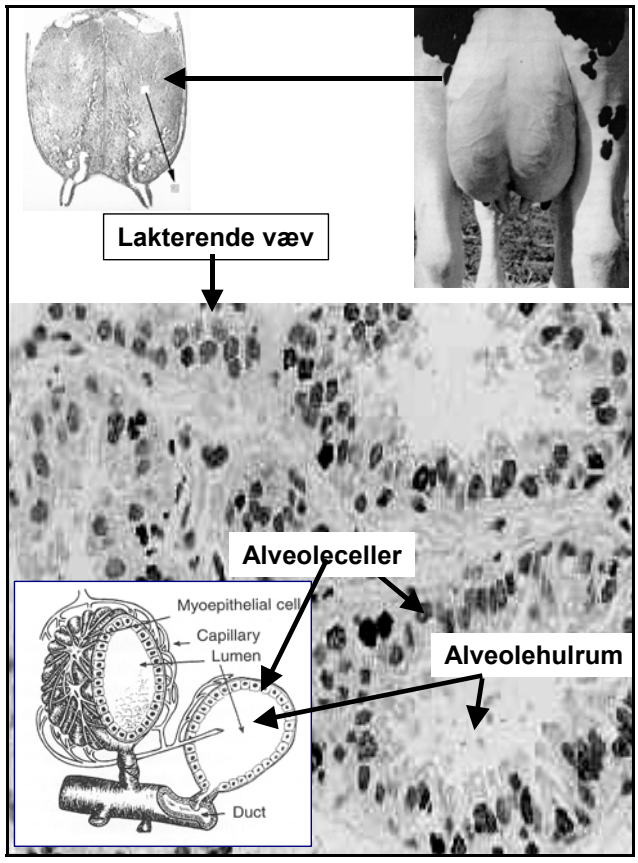
Figur 16.3 *Mælkekirtlernes sammensætning hos kvier før første brunst.*

At den allometriske vækstfase hos kvæg er tæt knyttet til den kønslige udvikling understreges af, at fjernelse af ovarierne i de første leveuger medfører en næsten total blokering af mælkekirtlernes vækst (Wallace, 1953; Purup et al., 1993). Dertil kommer, at den allometriske vækst slutter i forbindelse med kønsmodenhedens indtræden eller i løbet af de første brunstperioder (Sinha & Tucker, 1969). Fjernelse af ovarierne blokerer også mælkekirtlernes vækst hos rotter og mus, men mærkeligt nok synes mælkekirtlernes vækst hos lam ikke at påvirkes af fjernelse af ovarierne (Wallace, 1953; Ellis et al., 1998). Forklaringen på denne forskel kendes ikke, men den understreger, at man skal være forsigtig med at konkludere fra en art til en anden, selv mellem så beslægtede arter som får og kvæg.

I perioden efter første brunst og indtil starten af første drægtighed vokser yveret i samme takt som resten af kroppen, og der er ingen yderligere ændring af mælkekirtlernes sammensætning (Sinha & Tucker, 1969; Sejrsen et al., 1982).

Drægtighedsperioden og laktationens igangsætning

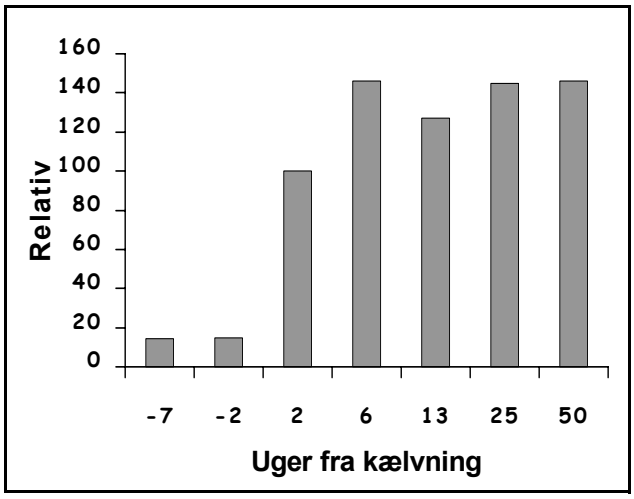
Mælkekirtlernes vækst i drægtighedsperioden er eksponentiel (Poffenbarger & Swanson, 1979). I begyndelsen af drægtighedsperioden er der først og fremmest en fortsat vækst af stromaet, og mælkegangene/parenkymet forgrener sig yderligere ind i stromaet. Først i den sidste del af drægtighedsperioden sker der en omfattende dannelse af alveoler – en samling af differentierede epitelceller, der er orienteret således, at mælken udskilles ind mod alveolernes hulrum (se Figur 16.4).



Figur 16.4 *Mælkekirtlernes sammensætning hos lakterende køer.*

Det fuldt udviklede yver kan veje mere end 30 kg (Capuco et al., 2001). Parenkymvævet i det fuldt udviklede yver indeholder ifølge Harrison et al. (1983) 40-50 % parenkym, ca. 40 % bindevæv, ca. 15 % hulrum og næsten ingen fedtceller.

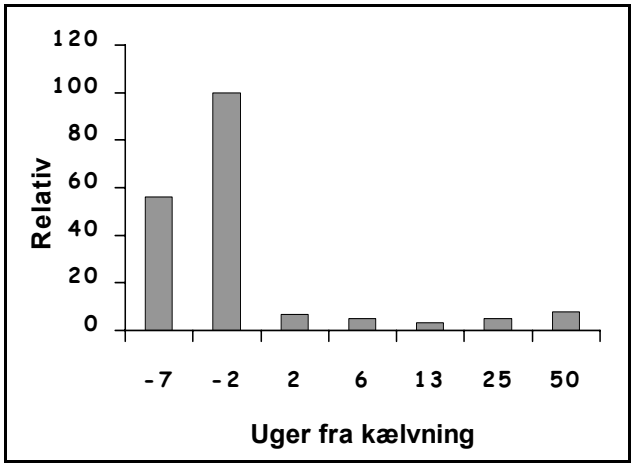
Synteseapparatet i yverets alveoleceller udvikles i de sidste par uger af drægtigheden. Først sker der en differentiering af cellerne og en aktivering af enzymer af betydning for mælkesyntesen. Det drejer sig først og fremmest om laktosesyntetase, acetyl CoA carboxylase, fedtsyresyntetase samt de enzymer, der regulerer mælkeproteinsyntesen. Figur 16.5 viser som eksempel ændringen i aktiviteten af enzymet fedtsyresyntetase før og efter kælvning. De andre enzymer involveret i reguleringen af mælkesyntesen ændrer sig på samme måde. Den endelige igangsætning af mælkesyntesen sker de sidste par dage før kælvningen og ved malkningens start.



Figur 16.5 *Aktiviteten af enzymet fedtsyresyntetase i drægtighed og laktation (Sørensen & Sejrsen, upubl.).*

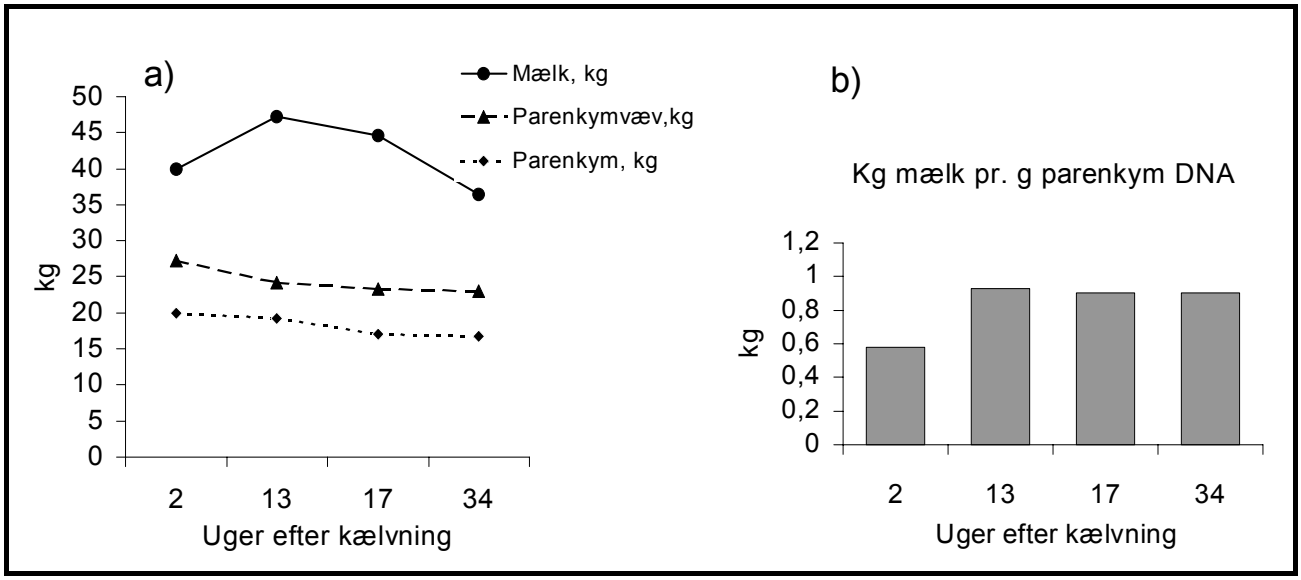
Laktationsperioden

I lærebøger vedr. laktationsfysiologi anføres det almindeligvis, at mælkekirtlernes vækst hos kvæg er slut ved laktationens start. Nye undersøgelser viser dog, at der i lighed med andre dyrearter også forekommer celledelinger i epitelcellerne i parenkymet hos drøvtyggere både i begyndelsen og senere i laktationen. Niveauet er imidlertid meget lavt og væsentlig lavere end i drægtighedsperioden (Capuco et al., 2001; Sørensen & Sejrsen, 2003). Resultaterne i Figur 16.6 viser, at celledelingsaktiviteten i laktationsperioden er under 10 % af aktiviteten sidst i drægtighedsperioden.



Figur 16.6 *Celledelingsaktiviteten i drægtighed og laktation (Sørensen & Sejrsen, upubl.).*

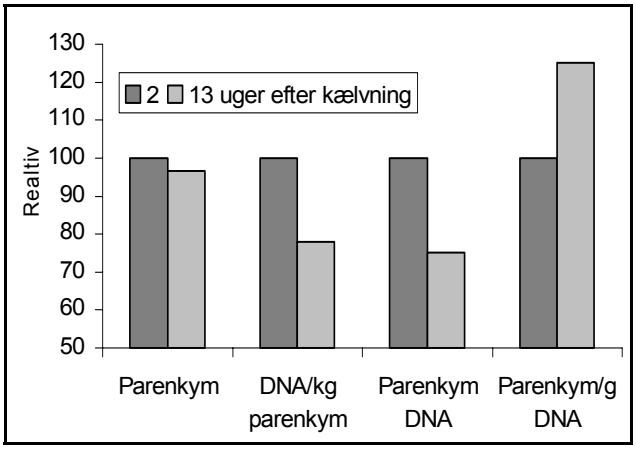
Den kvantitative betydning af cellevæksten i tidlig laktation ser da også ud til at være begrænset. Således fandt Capuco et al. (2001), at mængden af både parenkym og parenkymvæv falder gradvist gennem laktationen (se Figur 16.7a). Af resultaterne fremgår det også, at parenkymvævet i mælkekirtlerne hos højtydende køer i starten af laktationen vejer mellem 25 og 30 kg, og at parenkymets andel af parenkymvævet er forholdsvis konstant hen gennem laktationen.



Figur 16.7 *Ændringer i mængden af parenkymvæv og parenkym i laktationen sammenholdt med mælkeydelsen samt yvervævets syntesekapacitet i forskellige laktationsafsnit (mod. e. Capuco et al., 2001).*

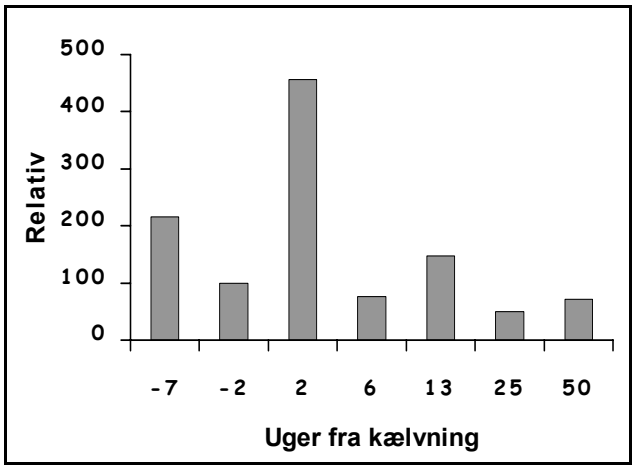
Som figuren viser, falder mængden af yvervæv i tidlig laktation samtidig med, at ydelsen stiger. Det betyder, at ydelsen pr. g yvervæv er lavere i tidlig laktation end senere i laktationen, hvor forholdet er forholdsvis konstant. Udtrykt i forhold til parenkymets indhold af DNA er det endnu mere klart (se Figur 16.7 b). Mængden af DNA er et udtryk for antallet af celler, da cellernes DNA-indhold er konstant.

At mælkeydelsen pr. g parenkym DNA stiger i begyndelsen af laktationen er som forventet og forklares traditionelt med, at de enkelte yvercellers syntesekapacitet stiger i starten af laktationen for derefter at være konstant i resten af laktationen (Knight & Wilde, 1993). De seneste resultater rokker imidlertid ved denne opfattelse. Der sker godt nok en stigning i enzymaktiviteten i begyndelsen af laktationen (se Figur 16.6), men en bearbejdning af resultaterne fra Capuco et al. (2001) viser, at antallet af celler i parenkymet – målt som mængden af DNA – falder med 25 % mellem uge 2 og 13, selvom mængden af parenkym kun falder 4 %. (se Figur 16.8). Den eneste logiske forklaring er, at størrelsen af cellerne forøges samtidig med, at antallet af celler falder. I overensstemmelse hermed faldt det samlede indhold af DNA i parenkymet, og mængden af parenkym pr. g DNA steg fra uge 2 til uge 13.



Figur 16.8 *Relative ændringer i mængden af parenkym (mælkeproducerende væv), total DNA ("antal celler"), parenkym pr. g DNA (cellernes størrelse) og cellernes gennemsnitlige syntesekapacitet (kg mælk pr. g DNA) uge 2 og 13 af laktationen (mod. e. Capuco et al., 2001).*

At antallet af celler i epitelvævet falder i tidlig laktation understøttes af nye resultater (Sørensen & Sejrsen, 2003), der viser, at henfaldet af celler er kraftigt forøget i den første del af laktationen (se Figur 16.9). Henfald af celler sker via en proces, der kaldes apoptosis eller programmeret celledød. Apoptosis anses for at være udtryk for normal fysiologisk reguleret henfald af celler, f.eks. ved goldning, i modsætning til nekrose, der dækker celledød i forbindelse med sygdom f.eks. mastitis. Apoptosis – og celledeling – kan måles immuno-histo-kemisk ved specifik mærkning af celler, der henholdsvis undergår apoptosis eller deler sig.

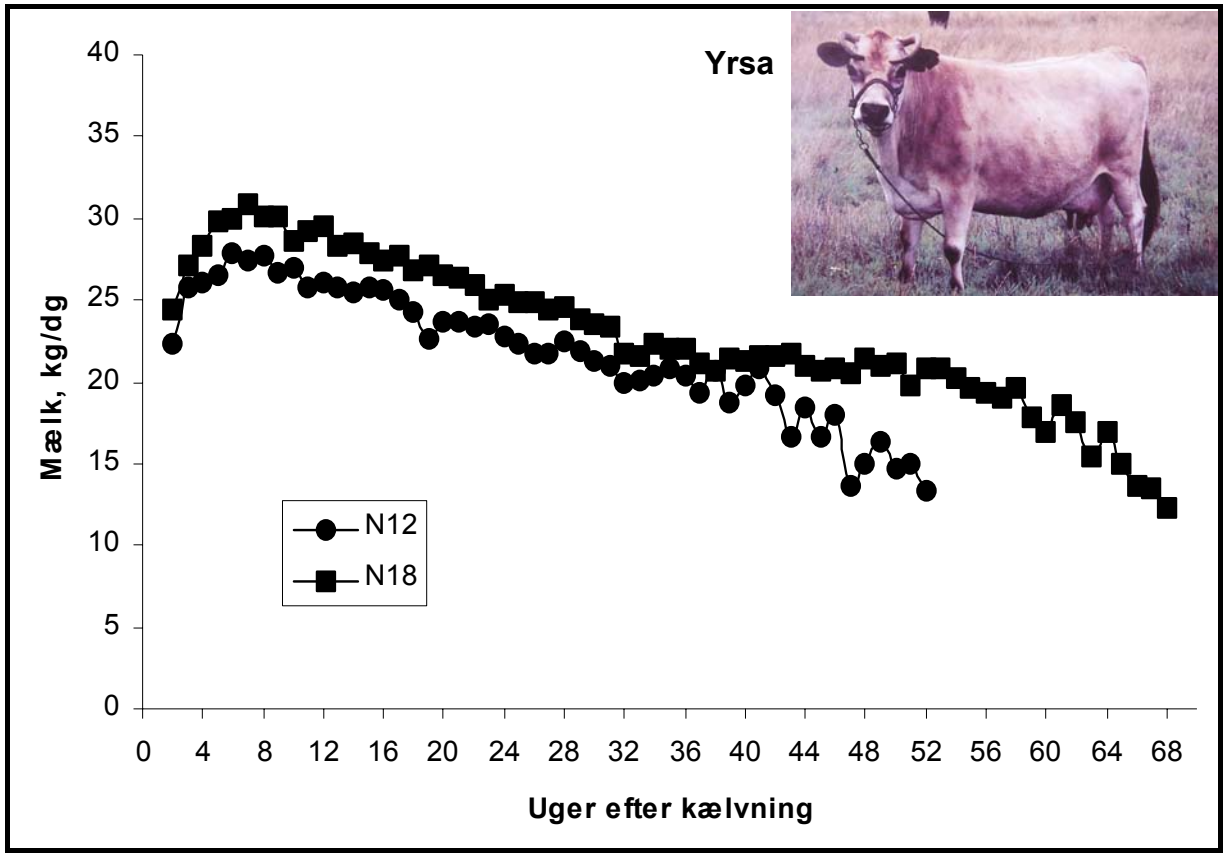


Figur 16.9 *Apoptosis – programmeret celledød – i drægtighed og laktation (Sejrsen & Sørensen, upubl.).*

Det store fald i antallet af celler i begyndelsen af laktationen er som nævnt meget overraskende i forhold til den gængse opfattelse, og den biologiske forklaring er ikke åbenlys. En mulig forklaring på det store henfald af celler kunne være, at ikke alle de nydannede celler i drægtigheden undergår *differentiering*, og at de celler, der ikke differentierer, skaffes af vejen via en opregulering af apoptosisaktiviteten. En anden mulighed kunne være, at den høje apoptosis forekommer for at skaffe "udtjente" celler fra forrige laktation af vejen således, at der opnås en fornyelse af cellepopulationen. Betydningen heraf er vanskelig at dokumentere, men det synes logisk at antage, at "gamle" cellers syntese-apparat kan blive "nedslidt".

Ud over eventuelt at bidrage til bortskaffelse af overflødige eller udtjente celler er graden af apoptosis, sammen med celleproliferationen, afgørende for nettoændringer i antallet af mælkeproducerende celler. Det er denne balance mellem apoptosis og celleproliferation, der i løbet af laktationen er afgørende for laktationskurvens form, da de enkelte cellers syntesekapacitet – som nævnt ovenfor – stort set er konstant, efter at laktationen er etableret.

Som allerede nævnt sker der et gradvist henfald af yverceller i løbet af laktationen. Faldet accelereres hos drægtige køer i 5.-6. drægtighedsmåned, og resultatet er, at faldet i mælkeydelsen accelereres på dette tidspunkt af den nye drægtighed. Hvis en ko ikke bliver drægtig, forekommer dette fald ikke, og laktationen kan fortsætte endog meget længe, hvis mælken fortsat udvindes enten ved malkning eller patning (Figur 16.10). Verdensrekorden for laktationsperiodens længde tilhører sandsynligvis Jerseykoen Yrsa, der levede på øen Birkholm. Hun havde en laktationsperiode på ikke mindre end 19 år. Efter 3-4 laktationer i en normal besætning på Fyn blev hun solgt til en mand på Birkholm. Yrsa blev malket hvert vinterhalvår, og hvert forår indkøbtes en kalv, som fik lov at "patte" Yrsa i sommerperioden. På denne måde opretholdt Yrsa en ydelse på ca. 9 kg mælk om dagen. Laktationsperioden blev afsluttet, fordi Yrsas ejer afgik ved døden.

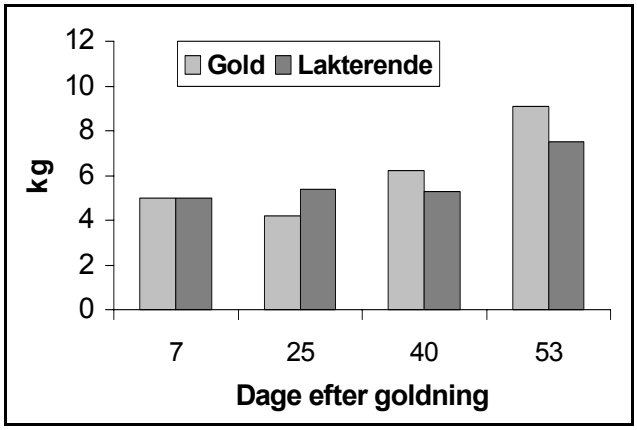


Figur 16.10 *Laktationskurvens form hos køer med planlagt kælvningsinterval på 12 (N12) og 18 måneder (N18) (Sehested & Danfær, 2003). Indsat et billede af Yrsa, der havde en laktationsperiode på ikke mindre end 17 år.*

Goldperioden

Goldningen indtræder hurtig efter, at malkningen afsluttes. Det kan i princippet forekomme på alle stadier af laktationen, men normalt sker goldningen 6-8 uger før den nye kælvning, fordi malkningen indstilles på dette tidspunkt. I forbindelse med goldningen sker der en hurtig stigning i apoptosis. I overensstemmelse hermed er der et tab af alveoleceller.

Hos køer falder mængden af yvervæv i goldperioden væsentligt mindre end hos de fleste andre dyr. Det hænger sandsynligvis sammen med, at køer – i modsætning til de fleste andre arter – er lakterende og drægtige på samme tid. Capuco et al. (1997) fandt således, at mængden af parenkymvæv 3½ uge efter goldning kun var 2 kg mindre end hos kontinuerligt lakterende køer, og forskellen i parenkymvæv ved kælvning var kun 0,8 kg mellem de goldede og kontinuerligt malkede køer. Det var dog således, at parenkymvævet hos de goldede køer indeholdt en relativ større andel parenkym. Derfor var forskellen i mængden af parenkym større, end mængden af parenkymvæv antyder (1,4 kg). Figur 16.11 viser mængden af parenkym hos goldede og kontinuerligt malkede køer i relation til goldningstidspunktet og den nye kælvning. Denne forskel mellem de goldede og de kontinuerligt malkede køer er sandsynligvis en medvirkende årsag til, at ydelsen i den efterfølgende laktation er reduceret hos køer uden goldperiode. En anden årsag kunne være, at der sker en relativ mindre fornyelse af cellepopulationen hos de kontinuerligt malkede køer, hvis cellepopulation derfor vil være relativt ældre.



Figur 16.11 *Mængden af parenkym hos køer i goldperioden sammenlignet med kontinuerligt malkede køer.*

Det er sandsynligvis også nogle af disse forhold, der er medvirkende årsag til, at en goldperiode på 6-7 uger er nødvendig for at opnå maksimal ydelse i den næste laktation (Sørensen & Enevoldsen, 1991).

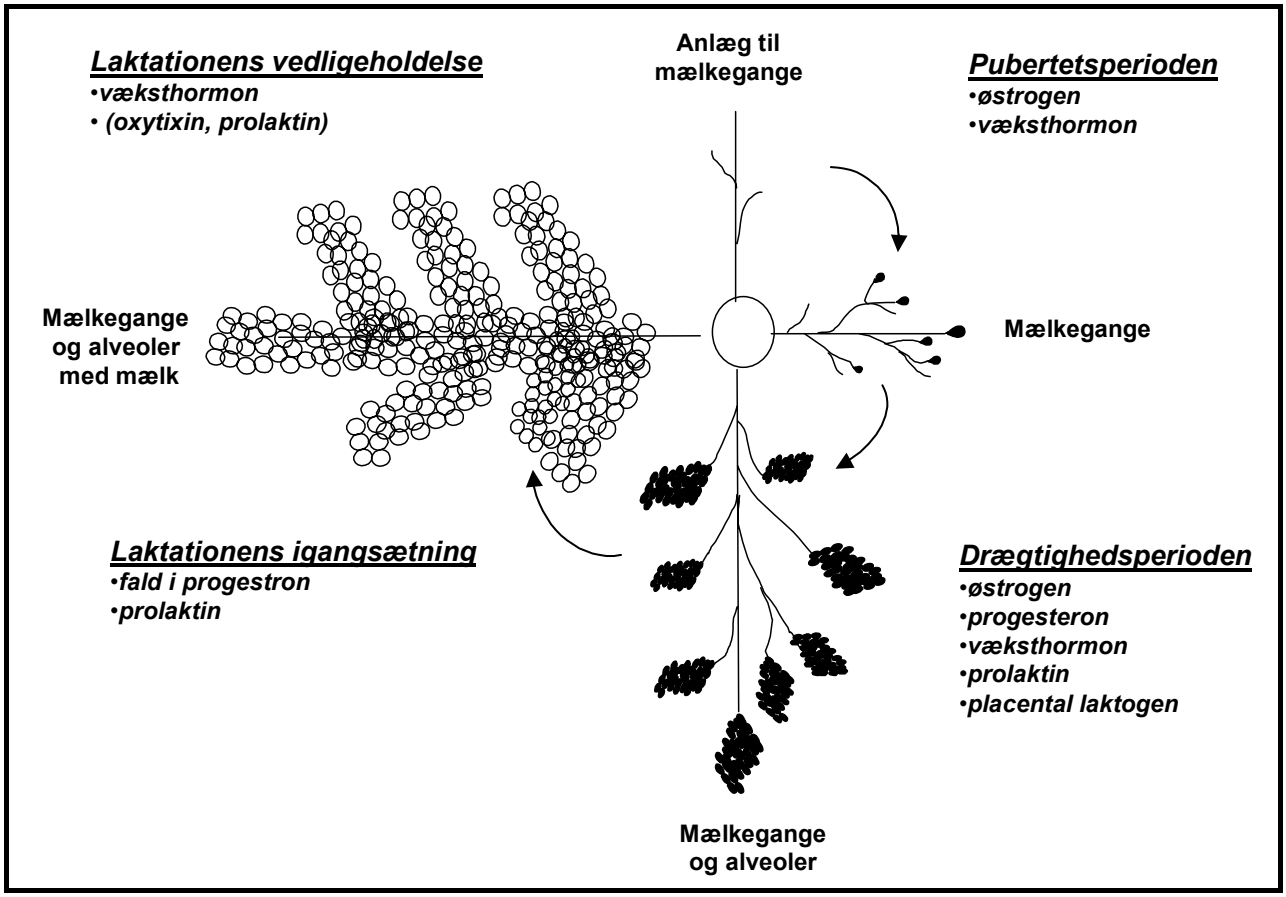
Hormonal regulering af mælkekirtlernes vækst

I betragtning af at mælkekirtlerne og laktationen er en integreret del af reproduktionscyklus, er det naturligt, at kønshormonerne østrogen og progesteron spiller en vigtig rolle for mælkekirtlernes vækst. Disse hormoner kan imidlertid ikke alene sikre mælkekirtlernes normale vækst og udvikling. Det blev således allerede i 1920'erne vist, at hormoner fra hypofysen er nødvendige for at opnå normal vækst. Det har senere vist sig, at de hypofysehormoner, det drejede sig om, var prolaktin og væksthormon.

Den overordnede rolle af de forskellige hormoner blev klarlagt i klassiske forsøg gennemført i rotter og mus i 1950'erne af Lyons et al. (1958) og Nandi (1959). I omfattende undersøgelser med såkaldt triple-opererede dyr – dvs. dyr, der har fået fjernet ovarier, hypofyse og binyrer – viste de (se Figur 16.11), at østrogen og væksthormon er nødvendige for normal vækst i forbindelse med puberteten. Normal vækst i drægtighedsperioden kræver tilstedeværelse af østrogen og progesteron samt prolaktin og væksthormon. Undersøgelserne viste desuden, at glukokortikoider og tyroxin har en generel stimulerende effekt på mælkekirtlernes udvikling. Nødvendige hormonale ændringer i forbindelse med laktationens igangsætning er et fald i blodets indhold af progesteron efterfulgt af en kraftig stigning i prolaktin. Sidst i laktationen er der også en stigning i blodets indhold af østrogen, væksthormon og kortisol.

Overordnet ser disse konklusioner ud til også at gælde for drøvtyggere, kvæg inkluderet. Cowie et al. (1966) fandt således en tilsvarende hormonafhængighed for yvervækst i drægtighedsperioden i et forsøg med geder. Det er dog sådan, at det er væksthormon og ikke prolaktin, der har størst betydning for laktationens vedligeholdelse hos drøvtyggere. Væksthormon og prolaktin er ret beslægtede hormoner med hensyn til både struktur og aminosyresammensætning.

At de overordnede konklusioner fra undersøgelserne gennemført i 1950'erne stadig gælder, er imidlertid ikke ensbetydende med, at der ikke er kommet meget ny viden til siden. Det er således vist, at væksten i drægtighedsperioden – i alt fald hos nogle arter – stimuleres af hormonet placental laktogen, der dannes i placenta.



Figur 16.12 *Hormonal regulering af parenkymets udvikling i de forskellige faser af mælkekirtlernes udvikling (Mod. e. Lyons et al., 1958).*

Det er desuden erkendt, at hormonernes effekt på mælkekirtlerne i meget høj grad medieres og reguleres af lokalt producerede vækstfaktorer. Det er således vist, at vækstfaktorer fra IGF- (Insulin-like Growth Factor) og EGF- (Epidermal Growth Factor) familierne samt FGF-1 (Fibroblast Growth Factor 1) stimulerer cellernes vækst (Purup et al., 2000; Akers, 2002). TGF-β (Transforming Growth Factor-β) og FGF-2 stimulerer cellernes vækst ved lave koncentrationer, men hæmmer væksten ved høje koncentrationer. Cellernes vækst hæmmes også af IGF-bindingsproteinerne IGFBP-3 og IGFBP-5. På det seneste er der også kommet meget ny viden vedrørende den intra-cellulære mediering af hormoners og vækstfaktorers effekt (se Akers, 2002).

16.3 Fodringens indflydelse på mælkekirtlernes vækst og udvikling

Som det er fremgået af foregående afsnit, foregår hovedparten af mælkekirtlernes vækst og udvikling hos kvæg før første kælvning, og som det omtales i kapitel 3 i bind 2 har mange undersøgelser vist, at kviernes senere ydelseskapacitet er påvirket negativt af et for højt foderniveau i opdrætningsperioden. Da køers ydelseskapacitet er begrænset af mælkekirtlernes syntesekapacitet, er det nærliggende at antage, at årsagen til fodringens indflydelse på kviernes senere ydelse skyldes påvirkning af yverets vækst og udvikling. Disse forhold er baggrunden for, at der er gennemført adskillige undersøgelser med henblik på at skaffe øget kendskab til fodringens påvirkning af mælkekirtlernes vækst og udvikling.

Betydning af foderniveau

Som omtalt i kapitel 3, bind 2 er det meget svært præcist at angive de anvendte foderniveauer i de forskellige undersøgelser til belysning af foderniveauets indflydelse på yverets vækst og kviernes senere mælkeydelse på grund af forskelle i de anvendte fodermidler, fodervurderingssystemer, aldersperioder, racer, protein/energiforhold, kraftfoder/grovfoderforhold m.v. Det betyder, at forskelle i foderniveauer kan dække over forskellige kombinationer af ovennævnte faktorer, men i de fleste tilfælde er der dog tale om forskellige mængder af samme ration. Det blev derfor vurderet, at det bedste biologiske mål for de anvendte foderniveauer er dyrenes respons på de tildelte rationer målt som de opnåede gennemsnitlige daglige tilvækster. Foderniveauer, der resulterer i daglige tilvækster på 6-700 g hos de store malkeracer, betegnes som moderate. Et foderniveau, der resulterer i tilvækster på 8-900 g eller derover, anses for at være højt. En mere generel tommelfingerregel, der måske kan anvendes på tværs af racer, er, at det optimale foderniveau bør resultere i en tilvækst, der svarer til 50-60 % af det maksimalt opnåelige for racen.

Antagelsen om, at den lavere ydelseskapacitet hos køer opdrættet på højt foderniveau hænger sammen med en påvirkning af mælkekirtlernes udvikling, er blevet bakket op af undersøgelser gennemført allerede i 1940'erne. Således observerede Herman & Ragsdale (1946), at mælkekirtlernes udvikling var ufuldstændig hos køer, der var opdrættet på høj fodringsintensitet. Denne oprindelige observation blev bekræftet i adskillige undersøgelser (Swanson, 1960; Little & Kay; 1979; Harrison et al., 1983). Det blev også observeret, at yverne hos køer opdrættet på høj fodringsintensitet havde en form, der var tydelig anderledes end yverne hos køer opdrættet på moderat intensitet. Det tilsvarende blev observeret i danske opdrætningsforsøg (Foldager & Sejrsen, 1991).

Pubertetsperioden

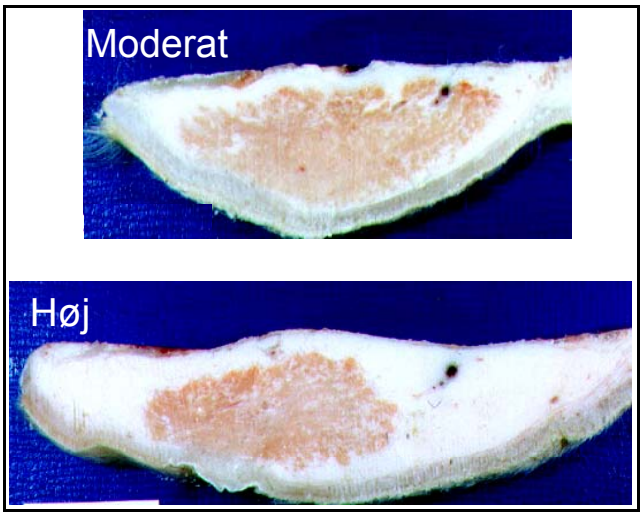
I de tidlige undersøgelser blev kvierne fodret på forskellig foderniveau i hele opdrætningsperioden. En gennemgang af resultaterne af de danske kvieforsøg sammenholdt med de forskellige stadier af mælkekirtlernes udvikling antydede imidlertid, at perioden før og omkring puberteten var speciel kritisk med hensyn til fodringens indflydelse på den senere ydelseskapacitet (Sejrsen, 1978). Denne antagelse blev understøttet af resultaterne af et forsøg, hvor effekten af foderniveauets indflydelse på mælkekirtlernes vækst og udvikling før og efter kønsmodenhedens indtræden blev undersøgt (Sejrsen et al., 1982). Højt foderniveau (1100 g daglig tilvækst) fra 175 til 320 kg legemsvægt resulterede i en nedgang i mælkekirtlernes indhold af parenkymvæv på 23 % sammenlignet med moderat fodrede kvier (600 g daglig tilvækst). En forøgelse af foderniveauet fra moderat til højt fra 300 til 450 kg legemsvægt påvirkede derimod ikke mælkekirtlernes indhold af parenkymvæv. (Tabel 16.1). Selvom forskellen i mængden af parenkymvæv i perioden før første brunst var på hele 23 %, var forskellen mellem de to foderniveauer ikke statistisk signifikant i dette forsøg ($p< 0,13$ for parenkymvæv og $p<0,11$ for parenkymalt DNA). Det var den derimod i de efterfølgende undersøgelser, hvor mængden af parenkymvæv var reduceret med henholdsvis 23 % og 44 % (Mäntysaari et al., 1995; Sejrsen et al., 1998).

Tabel 16.1 *Effekt af foderniveau på mælkekirtlernes vækst før og efter puberteten*

Reference	Periode	Yvervæv, g	Foderniveau Moderat	Høj	Signifikans
Sejrsen et al., 1982	før pubertet	parenkymvæv	642	495	P<0,13
		extra-parenkymalt væv	1040	1708	P<0,01
		total	1683	2203	P<0,01
	efter pubertet	parenkymvæv	987	957	NS
		extra-parenkymalt væv	1751	2113	NS
		total	2739	3020	NS
Mantysaari et al., 1995	før pubertet	parenkymvæv	280	217	P<0,05
		extra-parenkymalt væv	564	867	P<0,01
		total	844	1084	P<0,001
Sejrsen et al., 1998	før pubertet	parenkymvæv	440	245	P<0,05
		extra-parenkymal væv	474	1726	P<0,05
		total	914	1971	P<0,05

Det er vigtigt at lægge mærke til, at yverets samlede vægt er forøget ved forøget foderniveau. Forøgelsen skyldes imidlertid alene en forøgelse af mængden af extra-parenkymalt væv. Det betyder, at det er umuligt at vurdere effekten af forøget foderniveau på væksten af det parenkymale væv på det levende dyr. Dette illustreres meget tydeligt i et tværsnit af mælkekirtler (se Figur 16.13) fra kvier opdrættet på henholdsvis moderat og højt foderniveau slagtet før kønsmodenheden (Sejrsen et al., 1998).

Den negative effekt af foderniveauet på væksten af parenkymvæv i forbindelse med puberteten er bekræftet i adskillige andre undersøgelser med både malke- og kødracekvier samt lam og geder (Harrison et al., 1983; Petitclerc et al., 1984; Capuco et al., 1995; Mäntysari et al., 1995; Buskirk et al., 1996; Johnsson & Hart, 1985; McCann et al., 1989; Bowden et al., 1995). Der er dog også undersøgelser, hvor mængden af parenkymvæv ikke var påvirket af et forøget foderniveau (f.eks. Radcliff et al., 1997).



Figur 16.13 *Tværsnit af mælkekirtel fra kvier tildelt henholdsvis moderat og højt foderniveau i perioden før puberteten (Sejrsen et al., upubl.).*

Årsagen til den manglende effekt i forsøget af Radcliff et al. er ikke klar, men kan evt. hænge sammen med den anvendte metode til vurdering af mængden af parenkymvæv, forskellen i forsøgsperioden eller forskellen i foderniveau. Hvad årsagen end er, viser langt de fleste undersøgelser, at højt foderniveau resulterer i nedsat vækst af parenkymvævet i pubertetsperioden. Dette understøtter således, at nedsat vækst af parenkymvævet er en medvirkende årsag til, at mælkeydelseskapaciteten er reduceret hos kvier opdrættet på et højt foderniveau (se kapitel 3, bind 2). I kapitel 3, bind 2 diskuteres sammenhængen mellem foderniveauet og mælkeydelseskapacitet mere detaljeret.

Kalveperioden

De fleste undersøgelser af foderniveauets indflydelse på mælkekirtlernes vækst har fokuseret på perioden før puberteten. Der er dog også nogle få undersøgelser, der har undersøgt, om yverets vækst er påvirket af foderniveauet i kalveperioden. Baggrunden for undersøgelserne var, at Foldager & Krohn (1991) havde observeret en positiv effekt af et højt foderniveau i kalveperioden på kalvenes senere mælkeydelse (se kapitel 3, bind 2). Sejrsen et al. (1998) fandt, at mælkekirtlernes udvikling lige før puberteten var upåvirket af foderniveauet i kalveperioden fra fødsel til 6 uger. Selvom der var en tendens til en positiv effekt af forøget foderniveau i denne periode, var der ingen signifikant forskel i mængden af parenkymvæv mellem de sammenlignede foderniveauer (Tabel 16.2).

Kalvene i forsøget blev tildelt henholdsvis 4,5 og 9 kg skummetmælk pr. dag fra 0 til 6 uger. Tilvæksterne på de 2 hold var 700 og 1000 g pr. dag. Fra 6 uger til slagtning ved 230-240 kg legemsvægt fik alle dyrene samme foder. Tilvæksten i perioden fra 6 uger til slagtning var mellem 700 og 750 g pr. dag for begge hold.

Petitclerc et al. (1999) undersøgte effekten af forøget foderniveau op til 4 måneders alderen. De fandt, at det forøgede foderniveau medførte en reduktion af mængden af parenkymvæv sammenlignet med de moderat fodrede. Det kan imidlertid ikke afvises, at den negative effekt skyldes, at forsøgsperioden omfattede starten af den kritiske periode. Brown et al. (2002) derimod fandt, at mængden af parenkymvæv var positivt påvirket af høj foderniveau i kalveperioden (2-8 uger). Det er imidlertid sandsynligt, at resultaterne af Brown et al. er påvirket af udviklingstrinnet, fordi kalvene på højt foderniveau vejede 120 kg ved slagtning, medens de moderat fodrede kun vejede 80-90 kg. Observationer af Sejrsen et al. (1998) tyder således på, at mælkekirtlerne hos de moderat fodrede kalve ville have været ligeså udviklede som hos de stærkt fodrede kalve, hvis de også var blevet slagtet ved 120 kg legemsvægt. På basis af de eksisterende forsøg er det derfor ikke muligt med sikkerhed, at fastslå hvorledes foderniveauet i kalveperioden påvirker mælkekirtlernes vækst. Det samme gælder for effekten på ydelsen (se kapitel 3, bind 2).

Tabel 16.2 *Effekt af foderniveau i kalveperioden (0-6 uger) på mælkekirtlernes vækst målt ved 250 kg legemsvægt (Sejrsen et al., 1998)*

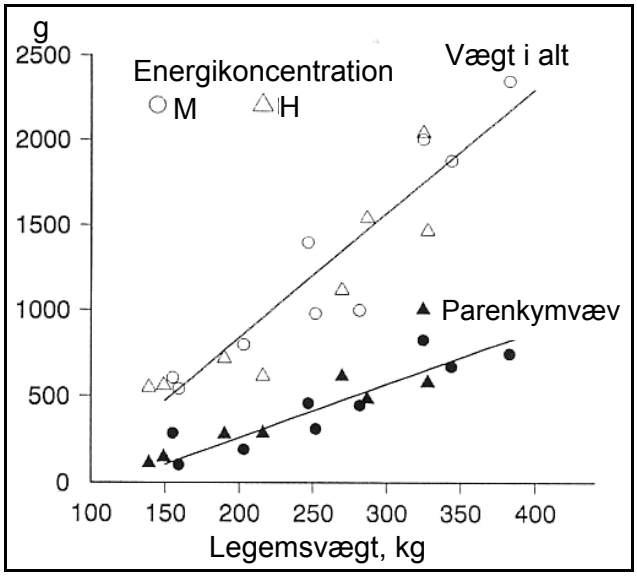
	Foderniveau i kalveperioden (0-6 uger)		
Yvervæv ved 200 kg, g	Moderat	Høj	Signifikans
Parenkymvæv	374	440	NS
Extra-parenkymalt væv	554	474	NS
Total	929	914	NS

Drægtighedsperioden
I betragtning af at langt den største del af mælkekirtlernes vækst foregår i drægtighedsperioden er det forbavsende, at der ikke foreligger undersøgelser af foderniveauets indflydelse på mælkekirtlernes vækst i drægtighedsperioden. Baggrunden er sandsynligvis, at de fleste undersøgelser af foderniveauet i drægtighedsperioden ikke har væsentlig indflydelse på den senere mælkeydelse (se kapitel 3, bind 2). Foldager & Sejrsen (1991) fandt i overensstemmelse hermed, at mælkekirtlernes størrelse målt 250 dage efter første kælvning var upåvirket af foderniveauet fra 300 kg til 3 måneder før kælvning. Det vil sige, at en eventuel forskel i mælkekirtlernes vækst i relation til foderniveauet i drægtighedsperioden er væk i slutningen af laktationen. Effekten af foderniveauet i pubertetsperioden er derimod permanent. Foldager & Sejrsen (1991) fandt således, at kirtlernes relative indhold af parenkym var forøget hos de moderat fodrede kvier i forhold til de stærk fodrede kvier, og Harrison et al. (1983) fandt, at effekten holdt sig flere laktationer. Det stemmer overens med, at effekten af foderniveauet på mælkeydelsen holder sig gennem flere laktationer (se bind 2, kapitel 3).

Laktationsperioden
I starten af laktationsperioden er der først og fremmest fokus på at sikre, at koen optager nok foder til at tilfredsstille mælkekirtlernes næringsstofbehov, og traditionelt har man anset mælkekirtlernes vækst for at være slut ved laktationens start. Derfor har der heller ikke været gennemført undersøgelser til belysning af foderniveauets indflydelse på mælkekirtlernes vækst i laktationsperioden. Resultaterne af et nyligt gennemført forsøg antyder imidlertid, at balancen mellem celledeling og cellehenfald forrykkes allerede i tidlig laktation ved en ændring af foderniveauet (Sørensen et al., 2000). De fandt således, at en reduktion af foderniveauet fra 0 til 8 uger efter kælvning resulterede i et fald i både celledelinger og cellehenfald, men faldet i celledelinger var relativt større end faldet i cellehenfald. Det er lidt overraskende, at balancen mellem celledeling og cellehenfald er påvirket af ernæringen så tidligt i laktationen, idet det normalt antages, at de mælkeproducerende celler, på grund af høj prioritet for næringsstoffer i denne periode, ikke forventes at være udsat for næringsstofmangel. Betydningen af evnen til at regulere forholdet mellem cellevækst og cellehenfald på dette tidspunkt af laktationen er ikke klart, men det er sandsynligt, at evnen til at regulere denne balance har betydning for koens evne til at genetablere en høj ydelse efter en periode med lav foderoptagelse.

Betydning af foderrationens sammensætning
Mange af de omtalte undersøgelser af foderniveauets indflydelse på mælkekirtlernes vækst og den senere mælkeydelse er gennemført med mange forskellige foderrationer. Det kan derfor tænkes, at rationens sammensætning og ikke kun det totale foderniveau har betydning for mælkekirtlernes vækst. På denne baggrund er der gennemført en række undersøgelser, der har haft til formål at undersøge effekten af foderrationens sammensætning på mælkekirtlernes vækst.

Energikoncentrationen
Betydningen af rationens energikoncentration blev undersøgt i et forsøg, hvor kvier blev tildelt rationer med 2 ekstremt forskellige energikoncentrationer (grovfoder/kraftfoderforhold) – men samme FE-tildeling (Sejrsen & Foldager, 1992). Som det fremgår af resultaterne vist i Figur 16.14, var mælkekirtlernes vækst, inklusive mængden af parenkymvæv, upåvirket af rationens energikoncentration. I overensstemmelse hermed var ydelsen ikke påvirket af forsøgsbehandlingen hos de dyr, der gennemførte første laktation (se kapitel 3, bind 2).



Figur 16.14 *Effekt af foderrationens energikoncentration på yverets vægt og mængden af parenkymvæv ved forskellig legemsvægt (Sejrsen & Foldager, 1992).*

Rationens proteinindhold

Capuco et al. (1995) undersøgte effekten af foderniveauet på yverudviklingen hos kvier fodret på to forskellige grundfoderrationer. Det høje foderniveau resulterede i en nedgang i mængden af parenkym på begge rationer, men nedgangen i mængden af parenkymvæv var større hos kvier fodret på en grundration baseret på majsensilage end hos kvier fodret på en grundration baseret på lucerneensilage. Da proteinindholdet i rationen med lucerneensilage – på grund af lucerneensilagens høje proteinindhold – var væsentlig højere end proteinindholdet i rationen med majsensilage (22 vs. 16 % protein i tørstoffet) foreslog Capuco et al. (1995), at forskellen i proteinniveauet måske var årsagen til den mindre nedgang i mængden af parenkymvæv hos de kvier, der fik lucerneensilage.

I forlængelse heraf foreslog Radcliff et al. (1997), at det høje proteinniveau, de anvendte i deres forsøg (19 % råprotein i tørstoffet), måske kunne være årsagen til, at de i deres forsøg ikke observerede en negativ effekt på yverets vækst. På denne baggrund er der efterfølgende gennemført en række undersøgelser til belysning af proteinniveauets betydning for mælkekirtlernes vækst. Samlet tyder disse undersøgelser ikke på, at en forøgelse af proteinniveauet har afgørende betydning. Whitlock et al (2002) sammenlignede yverudviklingen hos kvier, der fik henholdsvis 14, 16 og 19 % råprotein i rationen (Tabel 16.3). Resultaterne viste ingen effekt af proteinniveauet på mængden af parenkymvæv. Dobos et al. (2000) fandt ligeledes, at proteinniveauet ikke påvirker mælkekirtlernes indhold af parenkymvæv. De sammenlignede 14 og 18 % råprotein i rationen. En forøgelse af mængden af bypass protein har også vist sig at være uden effekt på såvel yverudvikling som den senere mælkeydelse (Mäntysaari et al., 1995; Van Amburgh et al., 1998; Dobos et al., 2000). Konklusionen er derfor, at en forøgelse af proteinniveauet ikke kan beskytte kvierne mod en negativ effekt af for højt foderniveau på mængden af parenkymvæv og den efterfølgende ydelse.

Tabel 16.3 *Effekt af % råprotein i tørstoffet på mælkekirtlernes vækst (Whitlock et al., 2002)*

	% protein i rationen			
	14	16	19	Signifikans
Vægt i alt, g	2034	2206	2132	NS
Parenkymvæv, g	604	616	662	NS
Extra-parenkymalt væv, g	1430	1590	1470	NS

Tabel 16.4 *Effekt af tilsætning af umættet fedt til foderet fra 0 til 6 måneder på mælkekirtlernes vækst indtil 12 måneders alderen (Thibault et al., 2003)*

	Kontrol	Umættet	Signifikans
Yvervægt i alt, g	2143	1991	NS
Parenkymvæv, g	487	500	NS
Extra-parenkymalt væv, g	1655	1491	NS

Rationens fedtindhold

Der er også undersøgelser, der har belyst betydningen af fedtets sammensætning for mælkekirtlernes udvikling. McFadden et al. (1990) fandt i et forsøg med lam indikationer for, at mælkekirtlernes indhold af parenkymvæv kunne stimuleres ved at øge rationens indhold af umættede fedtsyrer. Dette er dog ikke bekræftet i et forsøg med kvier, der fik tildelt en ration med højt indhold af umættet fedt i form af linol og linolensyre fra 0 til 6 måneders alderen (Thibault et al., 2003). Der var ingen forskel i mængden af parenkymvæv målt hverken ved 4 eller 12 måneders alderen (se Tabel 16.4).

Smith et al. (2002) undersøgte effekten af tildeling af konjugeret linolsyre – CLA – til foderrationen i pubertetsperioden, men fandt ingen signifikant effekt på yverudviklingen. Numerisk var mængden af parenkymvæv dog lavere hos kvierne, der fik CLA end hos kvierne på kontrolholdet. Det peger i samme retning som undersøgelser med anvendelse af CLA-beriget smør til rotter. Ip et al. 1999 fandt således, at fodring med det berigede smør dels resulterede i en reduktion i mængden af parenkym i yveret i pubertetsperioden. Undersøgelserne gennemført af Smith et al. omfattede også en undersøgelse af effekten på ydelsen (Smith et al., 2003). Ud over CLA-holdet indgik der også 2 forsøgshold, som fik henholdsvis palmefedt og solsikkeolie, men hverken CLA eller disse fedtkilder påvirkede ydelsen.

Vitaminer

Petitclerc et al. (1999) undersøgte effekten af tildeling af 40 g folinsyre pr. dag fra 0 til 4 måneders alderen på yverudviklingen, men fandt ingen signifikant effekt. Purup et al. (2001) undersøgte effekten af de forskellige A-vitamin metabolitter (retinol, retinal og retinolsyre) in vitro og fandt, at de hæmmer yvercellers vækst med forskellig styrke. Om disse observationer har praktisk relevans vides endnu ikke.

Sammenfatning

Selvom der teoretisk er meget, der taler for, at mælkekirtlernes vækst og udvikling kan påvirkes af foderrationens sammensætning, tyder de gennemførte undersøgelser ikke på, at der er specifikke næringsstoffer, der har afgørende betydning for parenkymvævets vækst hos kvier fodret med normalt anvendte foderrationer. Det må derfor konkluderes, at den vigtigste fodringsbetingede påvirkning af mælkekirtlernes vækst og udvikling er en reduktion af mængden af parenkymvæv ved fodring med højt foderniveau i perioden før kønsmodenhedens indtræden. Af de gennemførte undersøgelser er det ikke muligt helt at afgøre, hvornår den negative effekt af højt foderniveau på væksten af parenkym i yveret starter og slutter, men det bedste bud på basis af den nuværende viden er, at kvier af stor race bør fodres moderat i perioden før kønsmodenhedens indtræden – fra ca. 100 til 300 kg legemsvægt.

Fysiologisk baggrund for foderniveauets indflydelse

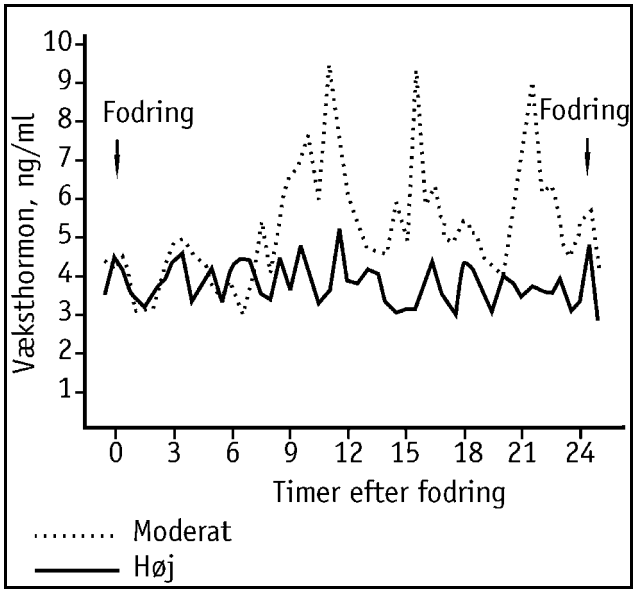
Ovenstående resultater understøtter, at den lavere ydelseskapacitet hos kvier fodret på højt foderniveau i perioden før første brunstperiode med stor sandsynlighed skyldes en negativ påvirkning af dannelsen af parenkym. I forlængelse heraf er der gennemført en lang række undersøgelser med henblik på at klarlægge de fysiologiske mekanismer, der er årsagen til foderniveauets negative indflydelse på mælkekirtlernes udvikling.

En del forskere (f.eks. Swanson, 1960) har foreslået, at baggrunden for den reducerede vækst af parenkym ved et højt foderniveau kunne skyldes den forøgede indlejring af fedt – stroma – i yveret. På den anden side kunne man også forvente, at en større mængde stroma ville muliggøre en forøget vækst af parenkymet, fordi stromaet er nødvendigt for parenkymets – herunder mælkegangenes – vækst. Hos kvier er parenkymets vækst i forbindelse med puberteten dog normalt ikke begrænset af mængden af stroma.

Som nævnt i det foregående afsnit er mælkekirtlerne vækst og udvikling under hormonal kontrol. Det er derfor nærliggende at tro, at den fysiologiske mekanisme bag foderniveauets effekt skal søges i ændringer i udskillelse eller virkning af hormoner, der har betydning for reguleringen af mælkekirtlernes vækst. Østrogen og væksthormon er de hormoner, der spiller den væsentligste rolle for reguleringen af mælkekirtlernes vækst i forbindelse med puberteten. At østrogen er vigtig for mælkekirtlernes vækst er demonstreret ved det faktum, at fjernelse af ovarierne blokerer væksten af parenkymet (Purup et al., 1993). På den anden side er der ikke noget, der tyder på, at østrogen spiller en rolle for foderniveauets indflydelse på mælkekirtlerne. Som en naturlig konsekvens heraf har de gennemførte undersøgelser først og fremmest fokuseret på undersøgelse af betydningen af væksthormonaksen. Det skyldes dels, at væksthormon er af central betydning for mælkekirtlernes vækst i forbindelse med puberteten, dels at væksthormonkoncentrationen er påvirket af foderniveauet (Sejrsen, 1978). De senere år har der dog også været gennemført adskillige studier til belysning af betydningen af andre faktorer.

Betydningen af væksthormon

De gennemførte undersøgelser understøtter, at væksthormon har betydning for foderniveauets indflydelse på mælkekirtlernes vækst. Det er således vist, at væksthormonkoncentrationen i blodet falder med stigende foderniveau hos kvier i perioden før første brunst (Figur 16.15) (Sejrsen et al., 1983). Da mængden af parenkymvæv samtidig var reduceret, er resultatet en positiv korrelation mellem blodets indhold af væksthormon og mængden af parenkymvæv..



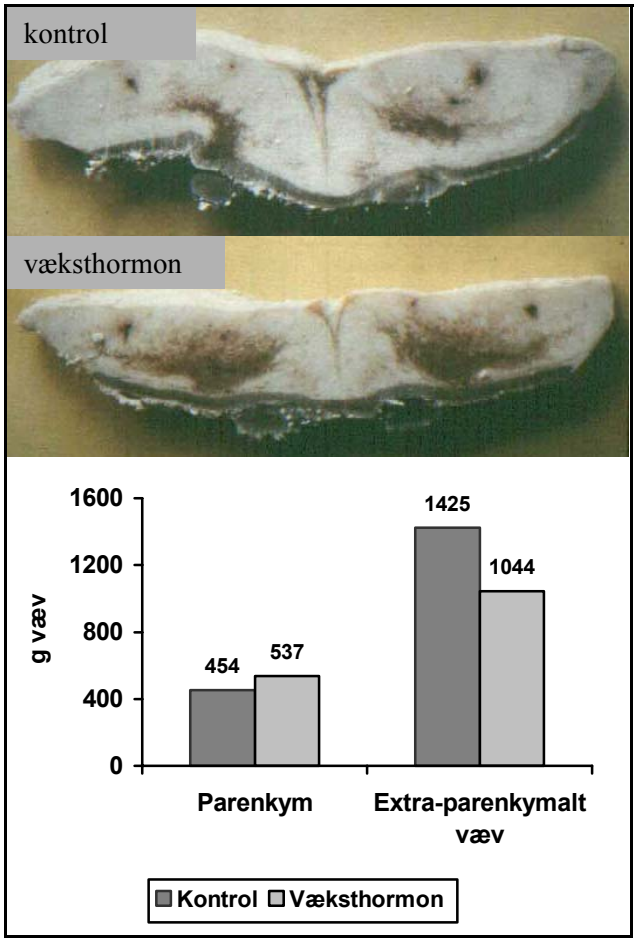
Figur 16.15 *Effekt af foderniveau på blodets indhold af væksthormon hos kvier før puberteten (Sejrsen et al., 1983).*

Der er imidlertid også observeret en positiv sammenhæng mellem blodets indhold af væksthormon og mængden af parenkymvæv i forsøg med kvier på samme foderniveau (Sejrsen & Foldager, 1992). Det støtter, at sammenhængen mellem væksthormon og mængden af parenkym er generel og ikke kun forekommer i undersøgelser med kvier på forskelligt foderniveau.

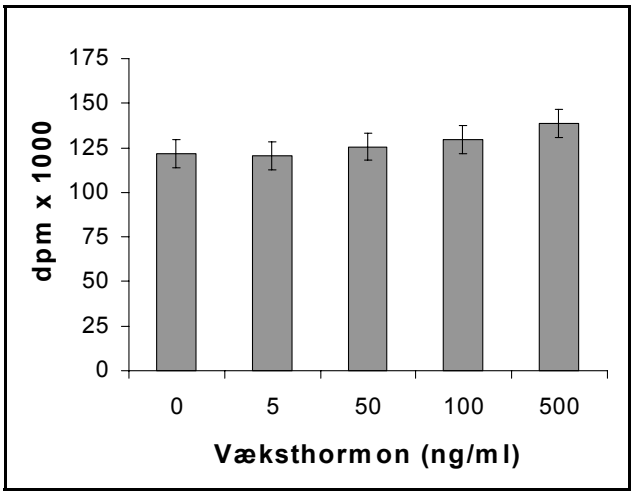
For at undersøge, om den observerede sammenhæng mellem væksthormon i blodet og mængden af parenkymvæv i yveret er udtryk for en reel årsagssammenhæng, gennemførtes et forsøg med tildeling af væksthormon. Forsøget, der blev gennemført med enæggede tvillinger, viste, at daglig injektion af væksthormon i perioden før puberteten resulterede i en signifikant forøgelse af mængden af parenkymvæv (Figur 16.16). Dette resultat er senere bekræftet dels af Purup et al. (1993), dels i en række andre undersøgelser (se review af Sejrsen et al., 1999).

Væksthormons rolle er yderligere underbygget af resultaterne fra en undersøgelse med kødkvægskvier, som viste, at en reduktion af blodets indhold af væksthormon ved immunisering mod GRF (Growth hormone Releasing Factor) medfører en hæmning af mælkekirtlernes vækst (se Sejrsen et al., 1999). Resultaterne viste endvidere, at den negative effekt af anti-GRF kunne ophæves ved tildeling af væksthormon.

Disse resultater synes således at bekræfte, at mængden af parenkymvæv i yveret er hæmmet af højt foderniveau, fordi højt foderniveau reducerer blodets indhold af væksthormon. Sammenhængen er imidlertid ikke så simpel. Det har nemlig vist sig, at der ikke er receptorer for væksthormon i yvervævet hos kvæg (Akers, 1985). Derfor binder væksthormon ikke til yvervæv fra kvier (Purup et al., 1999).

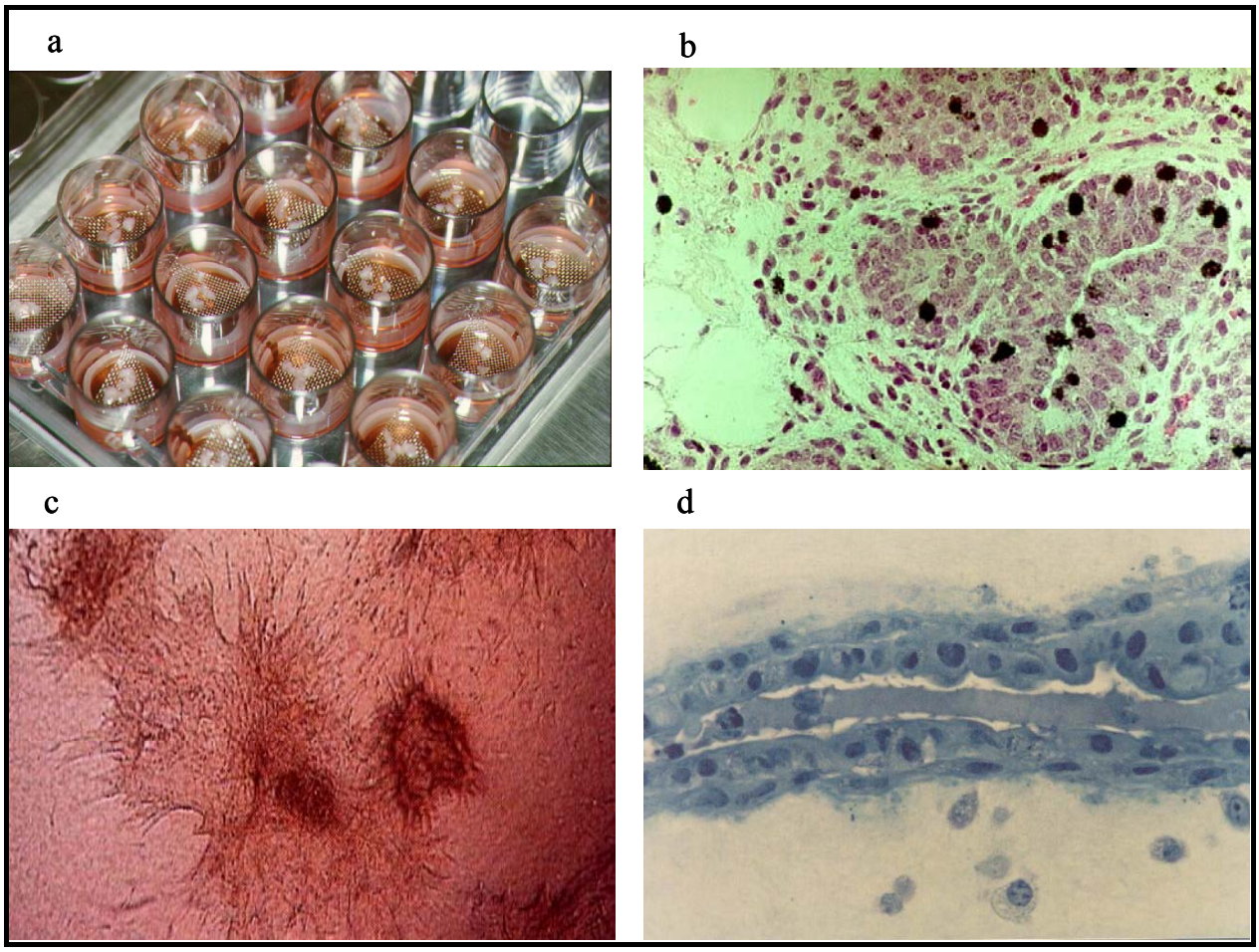


Figur 16.16 *Yvervækst hos kvier tildelt eksogent væksthormon (Sejrsen et al., 1986).*



Figur 16.17 *Effekt af væksthormon på yvercellers vækst in vitro (Purup et al., 1997).*

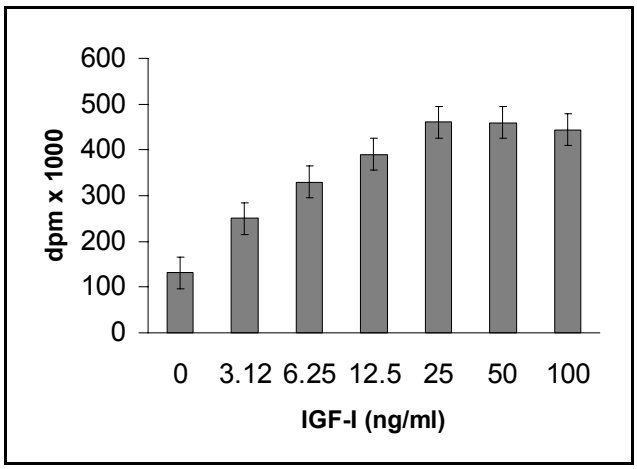
I overensstemmelse hermed – stimulerer væksthormon ikke yvercellers vækst in vitro (Figur 16.17) (Purup et al., 1997). In vitro studier af yvercellers vækst er et værdifuldt redskab til studier af fysiologiske ændringer in vivo. I Figur 16.18a vises et billede af eksplanter – dvs. vævsstykker, der er udtaget fra yveret ved slagtning – inkuberet i medier med forskelligt indhold af f.eks. IGF-I. Figur 16.18b viser et histologisk snit af vævet efter inkubation med radioaktivt mærket thymidin. De mørke pletter viser celler, der har delt sig under inkubationen. Figur 16.18c viser væksten af en primær kultur af udifferentierede celler fra præpubertale kvier indstøbt i kollagen. Figur 16.18d viser et histologisk snit af cellerne. Billedet viser, at der dannes strukturer, der minder meget om de mælkegange, man finder in vivo. Cellerne, der anvendes til in vitro studierne i kollagengeler, kan nedfryses og optøs igen efter behov.



Figur 16.18 *Billede af plade med eksplanter anvendt til undersøgelser af specifikke faktorers betydning for yvercellernes vækst (a) og histologisk snit af yvervæv med radioaktivt thymidin inkorporeret i cellekernen (b) samt udvækst fra celleklumper indstøbt i kollagen (c) og histologisk snit af udvæksten fra den oprindelige celleklump (d) (Purup et al., 1997).*

Betydningen af IGF-I og IGF bindingsproteiner

Det er almindelig anerkendt, at væksthormons biologiske effekter i mange tilfælde er medieret via en forøgelse af blodets indhold af IGF-I (se Sejrsen & Vestergaard, 1998). Det gælder med stor sandsynlighed også ved tildeling af væksthormon, da tildeling af væksthormon øger blodets indhold af IGF-I, og IGF-I stimulerer yvercellernes vækst in vitro (Figur 16.19) (Purup et al., 1997).

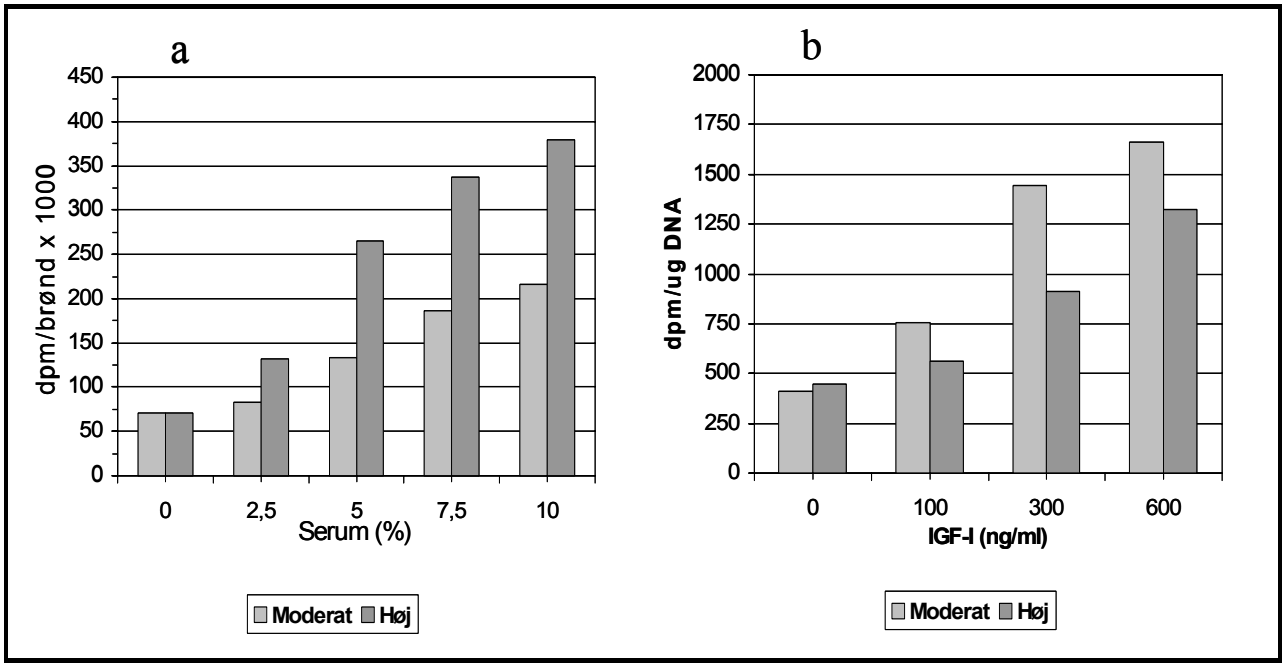


Figur 16.19 *Effekt af IGF-I på yvercellers vækst in vitro (Purup et al., 1997).*

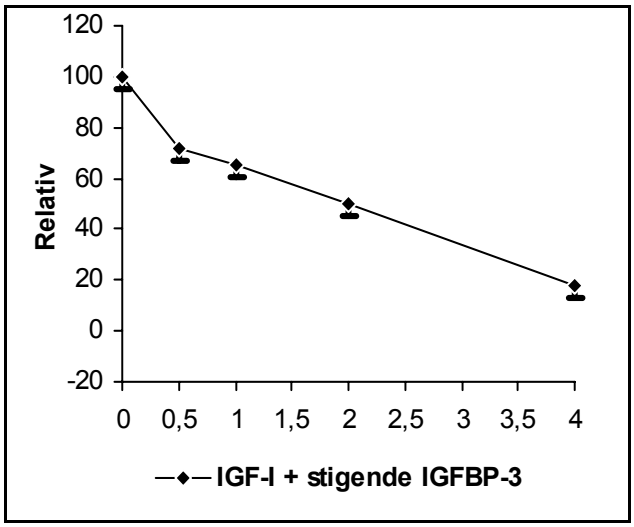
Det har imidlertid vist sig, at IGF-I ikke falder, men stiger ved en forøgelse af foderniveauet (se f.eks. Vestergaard et al., 2003). Man kunne derfor forvente, at yverets vækst blev forøget og ikke reduceret ved højt foderniveau. Denne formodning forstærkes af, at serum fra kvier på højt foderniveau stimulerer mælkekirtelcellernes vækst mere end serum fra kvier på moderat foderniveau (Figur 16.20a) (Purup et al., 1997). Selvom disse resultater tilsyneladende er i modstrid med hinanden, er der en sandsynlig forklaring. Yvervævet i de stærkt fodrede kvier reagerer nemlig mindre på IGF-I end yvervævet i moderat fodrede kvier (Figur 16.20b) (Purup et al., 1996, 1997; Sejrsen et al., 2000). Det betyder, at der lokalt i yvervævet er sket en fysiologisk tilpasning, der medfører, at yveret in vivo ikke påvirkes af det forøgede vækststimulerende signal fra blodet i form af det forøgede indhold af IGF-I.

Den mest logiske forklaring på nedsat følsomhed over for IGF-I ville være en reduktion i yvervævets indhold af IGF-I receptorer. Purup et al. (2000) fandt imidlertid ingen forskel i yvervævets indhold af IGF-I receptorer afhængig af foderniveau. Den nedsatte følsomhed over for IGF-I ved højt foderniveau ser derimod ud til at skyldes en forøgelse af yvervævets indhold af IGFBP-3, og at IGFBP-3 hæmmer IGF-I's virkning på yvervævet. Figur 16.21 viser, at tilsætning af IGFBP-3 kan reducere IGF-I's effekt på yvercellers vækst in vitro (Weber et al., 1999). Ud over IGFBP-3 kan IGFBP-5 tænkes at spille en rolle. Det er nemlig vist, at IGFBP-5 er af betydning for reguleringen af cellevækst og apoptosis i mælkekirtelvæv i laboratoriedyr (Tonner et al., 1997).

Denne lange række af undersøgelser bekræfter således, at væksthormonaksens hormoner bidrager til at mediere effekten af et højt foderniveau på vækst af parenkymvævet i yveret. Virkningsmekanismen er imidlertid langt fra så enkel som oprindeligt antaget, og der er stadig mange detaljer, der er uafklarede. F.eks. er det uklart, hvorledes et forøget foderniveau resulterer i en opregulering af den lokale produktion af IGFBP-3 i yvervævet, og hvorledes IGFBP-3 lokalt i vævet blokerer for den vækststimulerende effekt af det øgede IGF-I niveau. Selvom der således stadig er mange uafklarede spørgsmål, er den tilgængelige viden om det fysiologiske samspil mellem fodringen og yverets vækst og udvikling dog øget væsentligt.



Figur 16.20 *Foderniveauets indflydelse på (a) den vækststimulerende effekt af serum og (b) yvervævets følsomhed for IGF-I. (Purup et al., 1997).*



Figur 16.21 *Effekt af IGFBP-3 på effekten af IGF-I på celler i vækst in vitro (Weber et al., 1999).*

Betydningen af andre hormoner og vækstfaktorer

At væksthormon således, som forventet, ser ud til have betydning for fodringens påvirkning af mængden af parenkymvæv i yveret udelukker ikke, at også andre hormonsystemer kan spille en rolle. Det gælder ikke mindst TGF-β. TGF-β er en lokalt produceret vækstfaktor, der også findes i blodet hos kvier, og det hæmmer yvercellernes vækst i høje koncentrationer (Purup et al., 2000). De foreløbige resultater antydede, at blodets indhold af TGF-β er forøget ved forøget foderniveau, men de endelige resultater viste ingen sikker forskel mellem moderat og højt foderniveau. Betydningen af TGF-β er derfor endnu ikke endelig klarlagt.

Et andet hormon, der kunne tænkes at være involveret i reguleringen af mælkekirtlernes vækst, er leptin. Leptin dannes i fedtvævet og udskilles til blodet i stigende mængde med stigende foderniveau også hos kvier (Vestergaard et al., upubl.). Ændringerne i kocentrationen passer således med, at leptin kunne være en oplagt kandidat til at mediere foderniveauets effekt på yveret. Der er imid-

lertid modstridende resultater vedrørende leptins påvirkning af yvervævet. Purup & Sejrsen (2000) fandt ingen effekt af leptin på væksten af udifferentierede yverceller in vitro, men Silva et al. (2003) har derimod observeret en hæmmende effekt på yvervævet ved lokal leptinadministration i yvervævet.

16.4 Sammendrag og perspektiver

Mælkekirtlernes vækst og udvikling foregår i forskellige faser tilknyttet den kønslige udvikling. Både kvantitativt og kvalitativt foregår den største del af udviklingen i drægtighedsperioden, men det ser ud til, at udviklingen i pubertetsperioden er med til at sætte rammerne for den senere ydelseskapacitet. Traditionelt anses mælkekirtlernes vækst hos kvæg for at være slut ved laktationens start, men nye forsøgsresultater antyder, at der specielt tidligt i laktationen forgår en omfattende tilpasning både i antallet af celler. At der dannes mindre mælk pr. celle i tidlig laktation (jf. figur 16.7b) skyldes måske ikke, at de enkelte celler producerer mindre, men snarere at nogle af cellerne – dem der senere bliver apoptotiske – overhovedet ikke producerer mælk. Det ville være meget spændende at udforske muligheder for at påvirke dette forhold.

Med hensyn til fodringens indflydelse på mælkekirtlernes vækst, specielt dannelsen af parenkym, viser resultaterne, at fodringen har størst virkning på mælkekirtlernes vækst i perioden før kønsmodenhedens indtræden. Det ser desuden ud til, at det først og fremmest er energiniveauet, der har betydning for mængden af parenkymvæv, selvom der er indikationer for, at forskellige næringsstoffer også kan have en specifik virkning. De hidtil gennemførte undersøgelser tyder imidlertid ikke på, at der er specifikke næringsstoffer, der har afgørende betydning for parenkymvævets vækst hos kvier fodret med normalt anvendte foderrationer.

Det må derfor konkluderes, at den vigtigste fodringsbetingede påvirkning af mælkekirtlernes vækst og udvikling er en reduktion af mængden af parenkymvæv ved fodring med højt foderniveau i perioden før kønsmodenhedens indtræden. Af de gennemførte undersøgelser er det ikke muligt helt at afgøre, hvornår den negative effekt af højt foderniveau på væksten af parenkym i yveret starter og slutter, men det bedste bud på basis af den nuværende viden er, at kvier af stor race bør fodres moderat i perioden før kønsmodenhedens indtræden fra ca. 100 til 300 kg legemsvægt, altså i den periode hvor parenkymet udviser allometrisk vækst. Dette er et eksempel på, at forståelse for den biologiske baggrund for en given biologisk proces bidrager til udviklingen af hensigtsmæssige fodringsstrategier. Derudover bidrager kendskabet til de fysiologiske mekanismer til en bedre forståelse for det generelle samspil mellem ernæringen og dyrenes livsytringer.

Den lange række af undersøgelser bekræfter desuden hypotesen om, at væksthormonaksens hormoner bidrager til at mediere effekten af et højt foderniveau på væksten af parenkymvævet i yveret. Resultaterne har imidlertid vist, at virkningsmekanismen er langt mere kompliceret end oprindeligt antaget, og der er stadig mange detaljer, der er uafklarede. Meget tyder således på, at også andre hormoner og vækstfaktorer spiller en rolle for reguleringen af mælkekirtlernes vækst og udvikling. Dette er ikke nødvendigvis i modstrid med, at væksthormonaksen spiller en rolle. Der er således mange eksempler på, at biologiske processer er kontrolleret af flere forskellige reguleringsmekanismer Dette er med til at sikre en robusthed i det biologiske system.

16.5 Referencer

Akers, RM. 1985. Lactogenic hormones: Binding sites, mammary growth, secretory cell differentiation, and milk biosynthesis in ruminants. J. Dairy Sci. 68, 501-519.

Akers, R.M. 2002. Lactation and the mammary gland. Iowa State Press, Ames, Iowa, 278 pp.

Bowden, C.E., Plaut, K. & Maple, R.L. 1995. Effect of plane of nutrition on mammary development in prepubertal goats. In: Wilde, C.J., Peaker, M. & Knight, C.H. (eds.). Intracellular signalling in the mammary gland. Plenum Publishing Corporation, New York, USA, 71-72.

Brown, E.G., VanderHaar, M.J., Daniels, K.M., Liesman, J.S., Chapin, L.T. & Weber Nielsen, M.S. 2002. Increasing energy and protein intake of Holstein heifer calves increases mammary development. J. Dairy Sci. 85, Suppl.1, 80.

Buskirk, D.D., Faulkner, D.B., Hurley, W.L., Kesler, D.J, Ireland, F.A., Nash, T.G., Castree, J.C. & Vicini, J.L. 1996. Growth, reproductive performance, mammary development, and milk production of beef heifers as influenced by prepubertal dietary energy and administration of bovine somatotropin. J. Anim. Sci. 74, 2649-2662.

Capuco, A.V, Akers, R.M. & Smith J.J. 1997 Mammary growth in Holstein cows during the dry period: quantification of nucleic acids and histology. J. Dairy Sci. 80, 477-487.

Capuco, A.V, Smith, J.J., Waldo, D.R & Rexroad, C.R. 1995. Influence of prepubertal dietary regimen on mammary growth of Holstein heifers. J. Dairy Sci. 78, 2709-2725.

Capuco, A.V, Wood, D.L, Baldwin, R., Mcleod, K. & Paape M.J. 2001. Mammary cell number, proliferation, and apoptosis during a bovine lactation: relation to milk production and effect of bST. J. Dairy Sci. 84, 2177-2187.

Cowie, A.T., Tindal, J.S., Yokoyama, A. 1966. The induction of mammary growth in the hypophysectomized goat. J. Endocrinol. 34, 185-195.

Dobos, R.C, Nandra, K.S., Riley, K., Fulkerson, W.J., Lean I.J. & Kellaway, R.C. 2000. The effect of dietary protein level during the pre-pubertal period of growth on mammary gland development and subsequent milk production in Friesian heifers. Livest. Prod. Sci. 63, 235-243.

Ellis, S., McFadden, T.B. and Akers, R.M. 1998. Prepubertal ovine mammary development is unaffected by ovariectomy. Dom. Anim. Endocrinol. 15, 217-225.

Foldager, J. & Krohn, CC. 1991. Kviekalve opdrættet på meget høj eller normal fodringsintensitet fra fødsel til 6-10 ugers alderen og deres senere mælkeproduktion. Medd. Nr. 794 fra Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 6 pp.

Foldager, J. and Sejrsen, S. 1991. Rearing intensity in dairy heifers and the effect on subsequent milk production. In Danish with English summary and subtitles. Report 693, Natl. Inst. Anim. Sci., Denmark.

Harrison, R.D., Reynolds, J.P. and Little, V. 1983. A quantitative analysis of mammary glands of dairy heifers reared at different rates of live weight gain. J. Dairy Res. 50, 405-412.

Herman, H.A. and Ragsdale, A.C. 1946. The influence of quantity and quality of nutrients on the growth of dairy heifers. J. Anim. Sci. 5, 398.

Ip, C., Banni, S., Angioni, E., Carta, G., McGinley, J., Thompson, H. J., Barbano, D. & Bauman, D. 1999. Conjugated linoleic acid-enriched butter fat alters mammary gland morphogenesis and reduces cancer risk in rats. J. Nutr. 129, 2135-2142.

Johnsson, I.D. and Hart, I.C. 1985. Pre-pubertal mammogenesis in the sheep. 1. The effects of level of nutrition on growth and mammary development in female lambs. Anim. Prod. 4, 323-332.

Knight, C.H. & Wilde, C.J. 1993. Mammary cell changes during pregnancy and lactation. Livest. Prod. Sci. 35, 3-19.

Little, W. & Kay, R.M. 1979. The effect of rapid rearing and early calving on subsequent performance of dairy heifers. Anim. Prod. 29, 131-142.

Lyons, W.R., Li, C.H. & Johnson, I.D. 1958. The hormonal control of mammary growth. Rec. Progress in Horm. Res. 14, 219-254.

Mäntysaari, P., Ingvartsen, K.L., Toivonen, V. and Sejrsen, K. 1995. The effects of feeding level and nitrogen source of the diet on mammary development and plasma hormone concentrations of prepubertal heifers. Acta Agric. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 45, 236-244.

McCann, M.A., Goode, L., Harvey, R.W., Caruolo, E.V. and Mann, D.L. 1989. Effect of rapid weight gain to puberty on reproduction, mammary development and lactation in ewe lambs. Theriogenology 32, 55-68.

McFadden, T.B., Daniel, T.E., Akers, R.M. 1990. Effects of plane of nutrition, growth hormone and unsaturated fat on mammary growth in prepubertal lambs. J. Anim. Sci. 68, 3171-3179.

Nandi, S. 1959. Hormonal control of mammogenesis and lactogenesis in the C3H/He Crgl mouse. Univ. California Pub. Zool. 65, 1-128.

Petitclerc, D., Chapin, L.T. & Tucker, H.A. 1984. Carcass composition and mammary development responses to photoperiod and plane of nutrition in Holstein heifers. J. Anim. Sci. 58, 913-919.

Petitclerc, D., Dumoulin, P., Ringuet, H., Matte, J. and Girard, C. 1999. Plane of nutrition and folic acid supplementation between birth and four months of age on mammary development of dairy heifers. Can. J. Anim. Sci. 79, 227-237.

Poffenbarger, J.I. & Swanson E.W. 1979. Mammary development of dairy heifers during their first gestation. J. Dairy Sci. 62, 702-714.

Purup, S., Jensen, S.K. & Sejrsen, K. 2001. Differential effects of retinoids on proliferation of bovine mammary epithelial cells in collagen gel culture. J. Dairy Res. 68, 157-164.

Purup, S., Mäntysaari, P. & Sejrsen, K. 1999. Effect of feeding level and nitrogen source of the diet on GH, IGF-I and prolactin receptors in mammary and liver tissue from prepubertal heifers. Acta Agric. Scand., Section A, Anim. Sci. 49, 96-102.

Purup, S. & Sejrsen, K. 2000. Influence of leptin on proliferation of bovine mammary epithelial cells in collagen gel culture. EAAP Book of abstracts 6, 2000.

Purup, S., Sejrsen, K. Foldager, J. and Akers, R.M. 1993. Effect of exogenous bovine growth hormone and ovariectomy on prepubertal mammary growth, serum hormones, and in vitro proliferative response of mammary explants from Holstein heifers. J. Endocrinol. 139, 19-26.

Purup, S., Vestergaard, M. and Sejrsen, K. 1996. The influence of feeding level and exogenous bST on mammary tissue sensitivity to IGF-I in prepubertal heifers. J. Dairy Sci. 79: (Suppl 1) 195.

Purup, S., Vestergaard, M., Weber, M.S., Plaut, K., Akers, R.M. and Sejrsen, K. 2000. Local regulation of pubertal mammary growth in heifers. J. Anim. Sci. 78, Suppl. 3, 36-47.

Purup, S., Vestergaard, M., Weber, M. & Sejrsen, K. 1997. Betydningen af IGF-I og IGF bindingsproteiner for reguleringen af mælkekirtlernes vækst og udvikling. I: Riis, P.M. & Sejrsen, K. (red.). Væksthormon - IGF-I aksens regulering af vækst og laktation. Intern Rapport fra SH, 89, 19-27.

Radcliff, R.P., Vandehaar, M.J., Skidmore, A.L., Chapin, L.T., Radke, B.R., Lloyd, J.W., Stanisiewski, E.P. and Tucker, H.A. 1997. Effects of diet and bovine somatotropin on heifer growth and mammary development. J. Dairy Sci. 80, 1996-2003.

Sehested, J. & Danfær, D. 2003. Prolonged calving interval and reduced supplementation in an organic dairy herd. EAAP Book of abstracts 9, 279.

Sejrsen, K. 1978. Mammary gland development and milk yield in relation to growth rate in the rearing period in dairy and dual purpose heifers. Acta Agric. Scand. 28, 41-46.

Sejrsen, K. and Foldager, J. 1992. Mammary growth and milk production capacity of replacement heifers in relation to diet energy concentration and plasma hormone levels. Acta Agric. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 99-105.

Sejrsen, K., Foldager, J., Sørensen, M.T., Akers, R.M. and Bauman, D.E. 1986. Effect of exogenous bovine somatotropin on pubertal mammary development in heifers. J. Dairy Sci. 69, 1528-1535.

Sejrsen, K., Huber, J.T. and Tucker, H.A. 1983. Influence of amount fed on hormone concentrations and their relationship to mammary growth in heifers. J. Dairy Sci. 66, 845-855.

Sejrsen, K., Huber, J.T., Tucker, H.A. and Akers, R.M. 1982. Influence of plane of nutrition on mammary development in pre- and postpubertal heifers. J. Dairy Sci. 65, 783-790.

Sejrsen, K., Purup, S., Martinussen, H. and Vestergaard, M. 1998. Effect of feeding level in calves and prepubertal heifers. J. Dairy Sci. 81 (Suppl. 1), 377.

Sejrsen, K., Purup, S., Vestergaard, M. & Foldager, J. 2000. High body weight gain and reduced bovine mammary growth: physiological basis and implications for milk yield potential. Dom. Anim. Endocrinol. 19, 93-104.

Sejrsen, K., Purup, S., Vestergaard, M. Weber, M.S., & Knight, C.H. 1999. Growth hormone and mammary development. Domestic Animal Endocrinology 17, 117-129.

Sejrsen, K. & Vestergaard, M. 1997. Væksthormon - IGF-I aksen - en oversigt. I: Riis, P.M. & Sejrsen, K. (red.). Væksthormon - IGF-I aksens regulering af vækst og laktation. Intern Rapport fra SH, 89, 2-9.

Silva, L.F.P., Liesman, J.S., Weber Nielsen, M.S. & VandeHaar, M.J. 2003. Intramammary infusion of leptin decreases proliferation of mammary epithelial cells in prepubertal heifers. J. Dairy Sci. 85, Suppl. 1, 680.

Sinha, Y.N. and Tucker, H.A. 1969. Mammary development and pituitary prolactin level of heifers from birth through puberty and during oestrus cycle. J. Dairy Sci. 52, 507-512.

Smith, J.M., Block, S.S., Bauman, D.E. & Van Amburgh, 2002. Effect of feeding a calcium salt of conjugated linoleic acid (CLA) prior to puberty on body composition and mammary development in Holstein heifers. J. Dairy Sci. 85 (suppl. 1), 79.

Smith, J.M. & Van Amburgh, M.E. 2003. Effect of feeding fatty acids to prepubertal heifers on first lactation milk production. J. Dairy Sci. 86 (suppl. 1). 88.

Sorensen, A., Sørensen, M.T., Andersen, J.B., Ingvartsen, K.L. & Sejrsen, K. 2000. Effect of milking frequency and diet on mammary development in lactating cows. EAAPBook of abstracts, 234.

Sørensen, J.T. & Enevoldsen, C.E. 1991. Effect of dry period length on milk production in subsequent lactation. J. Dairy Sci. 74, 1277-1283.

Sørensen, M.T. & Sejrsen K. 2003. Mammary cell proliferation, apoptosis and enzymatic activity during lactation. EAAP Book of abstracts 9, 240.

Swanson E.W. 1960. Effect of rapid growth with fattening of dairy heifers on their lactational ability. J. Dairy Sci. 43, 377-387.

Thibault, C. Petitclerc, D., Spratt, R., Léonard, M., Sejrsen, K. & Lacasse, P. 2003. Effect of feeding prepubertal heifers with a high oil diet on mammary development and milk production. J. Dairy Sci. 86, 2320-2326.

Tonner, E., Barber, M.C., Travers M.T., Logan A. and Flint, D.J. 1997. Hormonal control of insulin-like growth factor-binding protein-5 production in the involuting mammary gland of the rat Endocrionol. 138, 5101-5107.

Van Amburgh, M.E., Galton, D.M., Bauman, D.E., Everett, R.W., Fox, D.G., Chase, L.E. and Erb, H.N. 1998. Effects of three prepubertal body growth rates on performance of Holstein heifers during first lactation. J. Dairy Sci. 81, 527-538.

Vestergaard, M., Purup, S., Frystyk, J., Løvendahl, P., Sørensen, M.T., Riis, P.M., Flint, D.J. & Sejrsen, K. 2003. Effects of growth hormone and feeding level on endocrine parameters, hormone receptors, muscle growth and performance of prepubertal heifers. J. Anim. Sci. 81, 2189-2198.

Wallace, C. 1953. Observations on mammary development in calves and lambs. J. Agric. Sci. 43, 413-421.

Weber, M.S., Purup, S., Vestergaard, M. Ellis, S.E., Akers, R.M. & Sejrsen, K. 1999. Contribution of insulin-like growth factor-I (IGF-I) and IGF-binding protein-3 (IGFBP-3) to mitogenic activity in bovine mammary extracts and serum. J. Endocrinology, 161, 365-363.

Whitlock, B.K., VanderHaar, M.J. Silva, L.A & Tucker, H.A. 2002. Influence of dietary protein on prepubertal mammary gland development in rapidly-grown heifers. J. Dairy Sci. 85, 1516-1525.

Tyggetid som mål for foderets fysiske struktur

17

af Peder Nørgaard

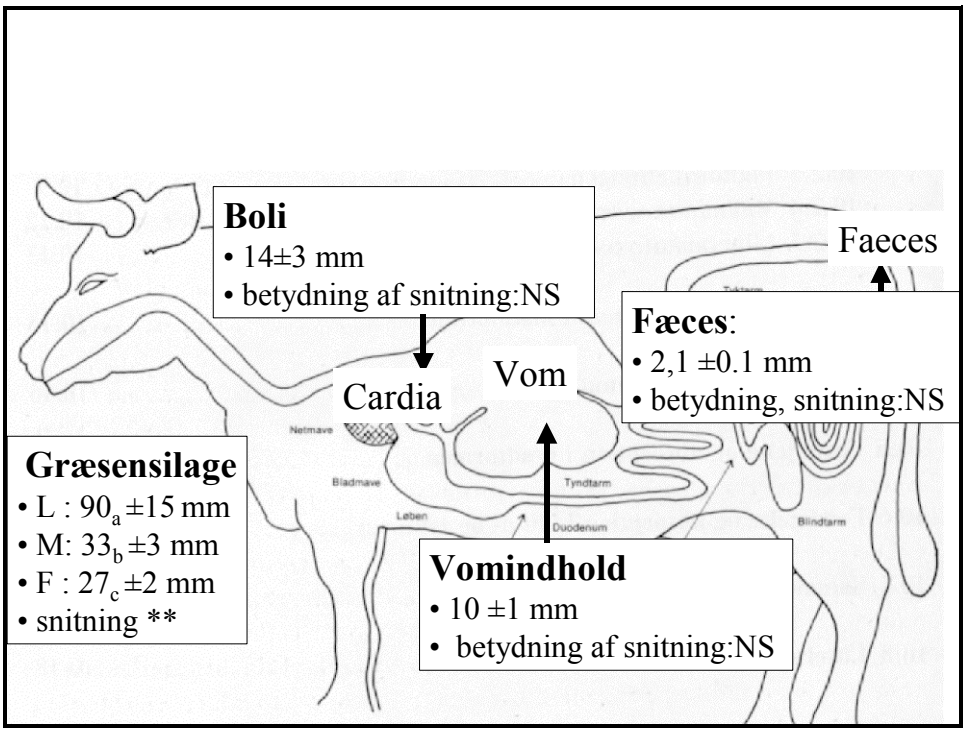
Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

17.1 Indledning

Grovfoder udgør typisk 10-75 % af velfungerende køers, kviers og ungtyres tørstofoptagelse, og de anvender typisk mindst 1/3 – 1/2 af døgnet på enten at æde eller drøvtygge dette. Drøvtyggere kan, i modsætning til grise, ikke blot ernæres med formalet og pelleteret kraftfoder (Galyean & Goetsch, 1993). Grovfoder med en grov fysisk struktur dvs. en partikellængde større end 10-20 mm (Beauchemin, 1991) bør minimalt udgøre 10-30 % af rationens tørstof for at sikre en minimal daglig tyggeaktivitet i forbindelse med foderoptagelse og drøvtygning. En daglig tyggeaktivitet på 8-16 timer sikrer sekretionen af 100-200 l basisk spyt, et optimalt vommiljø med en hyppig formavemotorik, et stort flydelag, et pH mellem 6-7 samt et væskeflow gennem vommen på 100-200 l og med et Na/K på 3-5 mol/mol (Nørgaard, 1993). Hermed sikres et gunstigt miljø til vommens biomasse, der betinger en høj fiberforgæring, en passende molær fordeling af SCFA i vommen, en høj effektivitet i den mikrobielle proteinsyntese, forebyggelse af vomacidose samt forebyggelse af græstetani via en tilstrækkelig absorption af magnesium fra formaverne. En minimal tyggeaktivitet sikres ved fodring med rationer med et tyggetidsindeks på minimum 20 min/FE til ungtyre og minimum 33 min/FE til malkekøer ifølge danske normer.

Foderpartiklerne nedbrydes mekanisk ved tygning under foderoptagelse og drøvtygning til små partikler, som kan passere ud af vommen som illustreret i Figur 17.1.



Figur 17.1 *Den gennemsnitlige aritmetiske partikellængde i græsensilage, i foderboli opsamlet ved cardia, i vomindhold før morgenfodring samt i fæces fra køer fodret med usnittet græsensilage (L), græsensilage snittet ved 19,1 mm TSL eller med græsensilage snittet ved 4 mm TSL (Nørgaard & Bendixen, 2002).*
*** signifikant virkning af snitning (P<0,01)*
NS ingen signifikant virkning af snitning.

I vommen og tyktarmen sker der en biokemisk nedbrydning af foderpartiklerne via mikroorganismer, og i tyndtarmen nedbrydes protein, fedt og stivelse via drøvtyggernes egne enzymer. Ufordøjede foderpartikler fra den fysiske nedbrydning via tygningen og den biokemiske nedbrydning udskilles i fæces. Partiklerne i fæces har en gennemsnitlig længde på 1-3 mm (Nørgaard & Bendixen, 2002), en bredde på 0,2-0,4 mm, og en gennemsnitlig størrelse målt ved sigtning på 0,23-0,40 mm med tendens til større partikelstørrelse i fæces ved fodring med fintsnittet eller pelleteret grovfoder, sammenlignet med usnittet grovfoder (Jaster & Murphy, 1983; Kulle, 2001). Stivelsespartikler fra formalet korn vil blive fuldstændig nedbrudt til sukre og 100 % fordøjet. Den fysiske nedbrydning af de fiberholdige bestanddele i kraftfoderpartikler til mindre partikler er ofte ubetydelig set i forhold til den store fysiske nedbrydning af de lange grovfoderpartikler til de små fæcespartikler med en længde på 1-3 mm.

Køernes tyggeaktivitet stimuleres ved stigende optagelse af store fiberholdige grovfoderpartikler. De enkelte fodermidler kan tillægges en additiv tyggetid (min/kg tørstof), der varierer fra 4 minutter for pelleteret kraftfoder til 2 timer for halm (Balch, 1971). Ved snitning og fysisk findeling reduceres tyggetiden. Grovfoderafgrøderne høstes ofte på forskellige udviklingstrin med meget forskellige indhold af fibre, og tørstofindholdet kan variere via forskellig fortørring på marken. Den varierende grad af snitning medfører en forskellig partikelstørrelse og tyggetid både pr. kg tørstof og pr. kg fiber. Den optimale andel grovfoder til sikring af tilstrækkelig tyggeaktivitet afhænger således både af fiberindholdet og partikelstørrelsen. I forbindelse med foderplanlægningen er der derfor behov for at kunne forudsige tyggetiden for et givet fodermiddel ud fra dets kemiske og fysiske egenskaber. Disse kan måles med brug af laboratoriemetoder i lighed med metoder til forudsigelse af fodermidlers fylde-, energi- og proteinværdi som beskrevet i kapitlerne 18, 19 og 20.

Formålet med dette afsnit er at:

- beskrive anvendte metoder til at sikre en optimal grovfoderandel
- laboratoriemetoder til karakterisering af fodermidlers fysiske struktur
- beskrive modeller til at forudsige tyggetiden for fodermidler.

17.2 Optimal grovfoderandel

Det er generelt velkendt fra den praktiske fodring af malkekøer og kvæg, at foderrationer bør indeholde en vis mængde grovfoder i en grov fysisk form. De Brander et al. (1996) har introduceret begrebet "den kritiske grovfoderandel", som den laveste andel grovfoder, der kan udfodres, uden at der sker et markant fald i mælkens fedtindhold, i mælkeproduktionen, eller at køerne udviser foderværing eller får vomacidose. De Brander et al. (1996) fandt, at den kritiske grovfoderandel (% af tørstof) i rationer til lakterende køer varierede fra 21 % for rationer med græsensilage til 47 % ved majsensilage. Ved supplering af græsensilage med roetopensilage eller roepiller faldt den kritiske andel græsensilage i rationen til 10 %.

Minimal grovfoderandel

Fodring med en vis minimumsmængde grovfoder kan forebygge vomacidose, løbedrejning, et lavt fedtindhold i mælken og sikre en høj mælkeydelse (Beauchemin 1991; Sutton, 1988) samt modvirke lav fodereffektivitet forårsaget af lav fiberfordøjelse i formaverne. Flatt et al. (1969) fandt ved fodring med snittet lucernehø den stør-

ste mælkeproduktion (kg EKM/dag) ved en grovfoder andel på 40 % af tørstoffet. Denne andel er højere end andelen på 20 % påvist ved fodring med træstofholdigt hø af Broster & Thomas (1988). Til trods for at roer ofte betegnes som et grovfodermiddel, har malkekøer en høj risiko for vomacidose, hvis foderrationen kun består af roer og kraftfoder. Grovfoder omfatter således en heterogen gruppe af fodermidler som roer, græs, helsædsensilage, græsensilage, hø og halm med meget forskellige ernæringsmæssige egenskaber mht. fordøjelighed, fiberindhold, partikelstørrelse, tyggetid og tørstofindhold. Ifølge Kaufmann (1972) bør en foderration til malkekøer mindst indeholde 16-18 % træstof på tørstofbasis. Erfaringerne ved erstatning af hø og græsensilage med kunsttørrede og pelleterede græsmarksafgrøder (Sørensen, 1969; Andersen & Christiansen, 1970) samt fodring med stærkt fint snittet ensilage har demonstreret utilstrækkeligheden i kun at anvende træstofindholdet ved planlægningen af koens grovfoderforsyning og kraftfodertildeling. Mertens (1997) har introduceret en minimumsnorm til malkekøer på 22 % effektive fibre i fodertørstoffet (peNDF), hvor peNDF angiver mængden af NDF i partikler tilbageholdt på en sigte med en huldiameter på 1,18 mm.

Tyggetid som biologisk strukturmål

Ved fodring med forskellige fodermidler påviste Balch (1971) en variation i den samlede tyggetid (ædetid + drøvtygningstid) pr. kg fodertørstof på 4 min for kraftfoder, 50-90 min for hø og til 100 min for snittet havrehalm. Sudweeks et al. (1979) påviste et fald i mælkens fedtindhold, når køerne tyggede mindre end 30 min pr. kg fodertørstof ved stigende findeling af hø. Grant et al. (1990a,b) fandt stigende [glukose] og [insulin] i blodet ved malkekøer fodret med fuldfoderrationer med aftagende tyggetider lavere end 35 min/kg tørstof. Nørgaard (1983) har beskrevet et system til at forudsige tyggetiden af et fodermiddel som produktet af træstofindholdet og findelingsgraden (F-faktoren). Metodemæssigt er det imidlertid behæftet med usikkerhed at estimere F-faktorværdierne for snittede grovfodermidler ud fra visuel bedømmelse af partikelstørrelsen, sigtning eller ved brug af billedbehandlingsteknik. De Boever et al. (1993a,b) har endvidere påvist, at tyggetiden (min/kg tørstof) for græsensilage og majsensilage aftager ved stigende tørstofindhold.

17.3 Laboratoriemetoder til karakterisering af fodermidlers fysiske struktur

Foderstrukturen er et udtryk for foderets fysiske form, partikelstørrelsen, partiklernes fysiske dimensioner, deres hårdhed og evne til at modstå mekanisk nedbrydning ved tygning. Partikelstørrelsen i foderet afhænger af fodermidlernes naturlige fysiske form i kombination med den fysiske bearbejdning og hårdheden af de ubearbejdede partikler. Den naturlige fysiske form af foderpartikler forekommer ved fodermidler som eksempelvis halm, skårlagte græsmarks- og helsædsafgrøder samt hele frø. Partiklerne i kraftfoder er typisk formalet gennem et 2-3 mm sold eller valset til en størrelse på 1-4 mm. Partikler i grovfodermidler, som halm og hø, er væsentlig større og har typisk en gennemsnitlig længde på 50-150 mm ved høst. Snitning af grovfoderet i forbindelse med høstning kan reducere partikelstørrelsen med en faktor på 2-20 til en gennemsnitlig partikelstørrelse på 5-50 mm. Partikelstørrelsen i grovfoderet er således typisk 5-100 gange større end i kraftfoder.

Findeling af foderet

De fysiske karakteristika ved foderpartikler, fodermidler og rationer er blevet beskrevet ud fra foderets art og natur, kemisk sammensætning, den fysiske/kemiske bearbejdning inden udfodring samt de fysiske egenskaber som eksempelvis de fysiske dimensi-

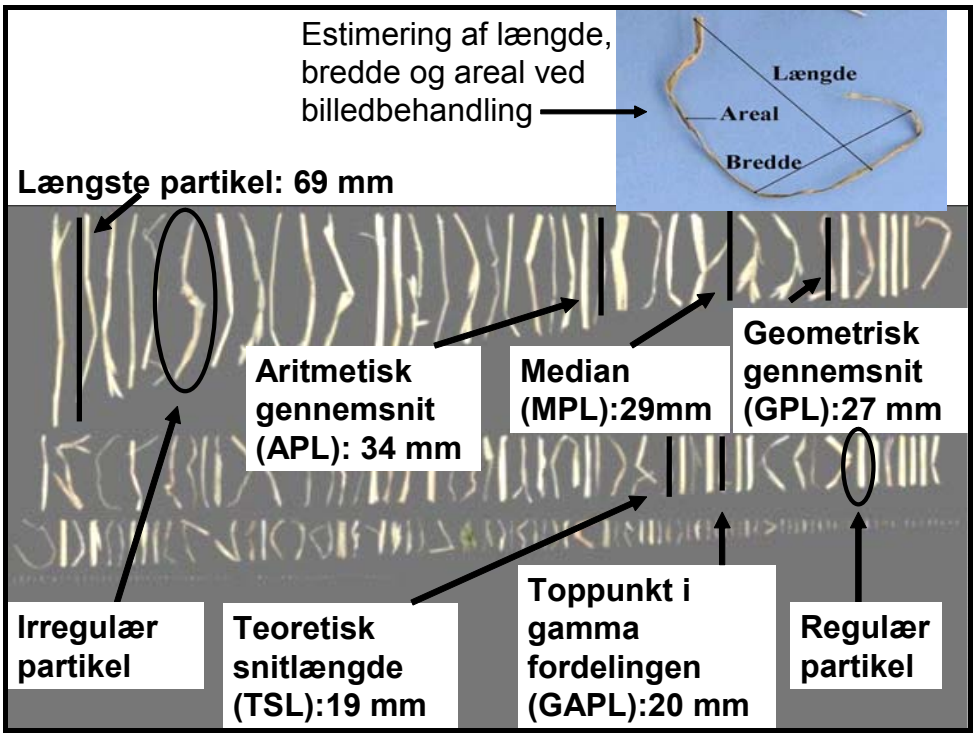
oner af de enkelte partikler. De fysiske bearbejdningsformer af foderet omfatter snitning, valsning, formaling og pelletering i piller eller cobs med en diameter på 5-20 mm (Tait & Beames, 1988). Snitning anvendes i forbindelse med fremstilling af fuldfoder eller typisk inden ensilering af græsmarksafgrøder og helsædsafgrøder (Galyean & Goetsch, 1993). Graden af findeling og partikellængdefordelingen i det snittede plantemateriale kan indstilles på høstmaskinen til forskellige teoretiske snitlængder (TSL). TSL varierer typisk fra 3 til 50 mm og kan justeres på høstmaskinen ved ændring af balancen mellem antal knive, knivenes rotationshastighed og fremføringshastigheden. Skårlægning og vending af græsmarksafgrøden inden snitning kan medføre, at stråene kun delvis snittes vinkelret på deres længderetning, hvilket medfører, at den aktuelle partikellængde bliver væsentligt længere, end TSL-værdien angiver (O'Dogherty, 1984; Nørgaard, 2001).

Foderstrukturegenskaber

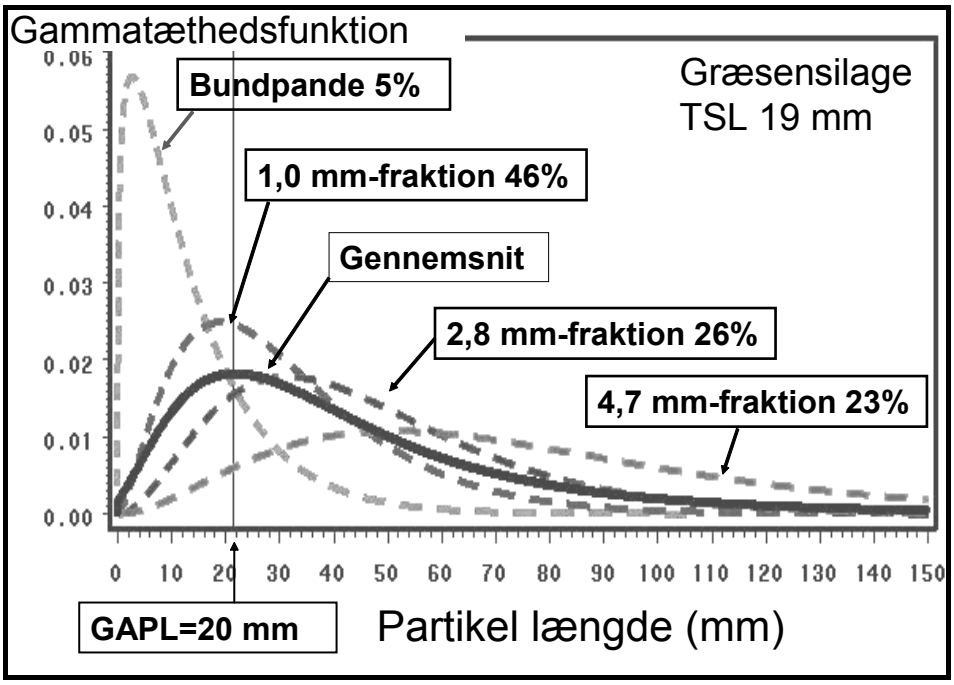
De typisk anvendte kemiske markører for foderstrukturen omfatter indholdet af strukturgivende fiberfraktioner som NDF, ADF, lignin og træstof samt vandindholdet. Massen af foder pr. rumfangsenhed (de Boever et al., 1993b), den nødvendige kraft til afbøjning eller klipning af partikler samt effektforbruget ved formaling har tillige været anvendt ved karakterisering af fodermidlers fysiske strukturegenskaber (Beauhemin, 1991). Partiklernes fysiske dimensioner er blevet karakteriseret ved våd- eller tørsigtning af 10-200 g foder i 2-10 minutter gennem 2-5 mm sigte med aftagende hulstørrelse (ASAE, 1991), ved manuel sortering i størrelsesgrupper (Castle et al., 1981; Person, 1968) eller ved måling af de enkelte partiklers længde ved brug af billedbehandlingsteknik (Nørgaard & Bendixen, 2002). Ved billedbehandlingsteknik kan de enkelte partiklers fysiske dimensioner med hensyn til overflade, længde, bredde og rundhed kvantificeres. Figur 17.2 viser indscannede, snittede græsensilagepartikler sorteret efter længde. Den anvendte billedbehandlingsteknik giver et sikkert mål for det areal, som de enkelte partikler dækker, medens specielt længden af lange buede strå undervurderes.

Sigtning

Partikler fra foder, foderboli, vomindhold og fæces kan sorteres i forskellige størrelsesgrupper ved tørsigtning eller vådsigtning, hvor partiklerne er opslæmmet i vand. Et sigteudstyr består typisk af 3-6 sigter med aftagende sigteåbning placeret oven på hinanden med den største sigteåbning øverst, og en skål nederst. De store partikler tilbageholdes på den øverste sigte og de mindste i den nederste skål. Brugen af sigtning til måling af partikelstørrelsen forudsætter objektive størrelsesegenskaber for de enkelte sigtefraktioner dannet ved sorteringen af partiklerne. Figur 17.3 viser den procentvise fordeling af ensilagepartikler ved tørsigtning gennem 3 sold med åbningsdiametre på henholdsvis 4,7 mm, 2,8 mm og 1,0 mm. Her kan det være af betydning, om det er partiklernes længde eller bredde, der er bestemmende for hvilken sigtefraktion de enkelte partikler tilbageholdes i. Lange foderpartikler kan specielt ved tørsigtning komme til at stå på højkant i sigten og dermed passere huller i et sold, der har en åbningsdiameter, som er væsentlig mindre end partiklens længde (Vaage et al., 1984). En anden usikkerhedsfaktor er, at små fugtige ensilagepartikler kan hæfte sig til større partikler. Disse usikkerhedsfaktorer kan delvis afhjælpes ved brug af vådsigtningsteknik eller ved anvendelse af særlige partikelseparatorer, der lader partiklerne glide parallelt med længderetningen ned ad trappetrin med aflange bundåbninger, der aftager i størrelse nedad.



Figur 17.2 *Snittede græsensilagepartikler indscannet og længdesorteret ved brug af billedbehandlingsteknik ImageProPlus. Den gennemsnitlige længde målt ved billedbehandling er angivet ved: Det aritmetiske gennemsnit (APL), Medianen, det Geometriske gennemsnit (GPL) og den hyppigst partikellængde (GAPL). En regulær og en irregulær partikel er markeret for at bemærke problematikken omkring estimering af partikellængde og -bredde (Nørgaard & Bendixen, 2002).*



Figur 17.3 *Længdefordelingen ved partikler i græsensilage (TSL 19 mm) matematisk beskrevet ved gammafordelingsfunktioner (se Figur 17.4) efter tørsigtning gennem 3 sigter på hhv. 4,7 mm, 2,8 mm, 1,0 mm samt i en bundpande. Gennemsnitskurven er et vægtet gennemsnit af de beregnede gamma funktioner for hver af de 4 sigtefraktioner (Nørgaard & Bendixen, 2002).*

Denne metode har været anvendt til måling af partikelstørrelsen i forskellige snittede græsensilager (de Boever et al., 1993b). Partikler i græsensilage og snittet hvede- og byghelsæd er typisk forholdsvis aflange set i forhold til fint snittet majsensilage (Nørgaard & Kulle, 2000). Partiklernes form er således afgørende for sorteringen og dermed målingen af partikelstørrelsen.

Partikelstørrelse og -fordeling

Med udgangspunkt i fordelingen af partiklernes areal (PA) og længde (PL) (se Figur 17.2) eller partikelmassen i de enkelte sigtefraktioner, kan partikelfordelingen karakteriseres ved et gennemsnit og en spredning. Beregningen af gennemsnittet kan foretages ud fra antagelsen om en normalfordeling (aritmetisk gennemsnit), en logaritmisk normalfordeling (geometrisk gennemsnit) (Waldo et al., 1971), en gammafordeling eller en Weibull fordeling (Murphy & Bohrer, 1984). I nogle undersøgelser angives partikellængden ved medianen (de Boever et al., 1993b), hvilket er typisk, når partikellængdefordelingen ikke umiddelbart kan beskrives ved en normal- eller lognormalfordeling.

Den aritmetiske partikelstørrelse:

Formel 17.5 $APS = (\sum m_i \times 2 \times \sqrt{(PS_i \times PS_{i+1})} - / \sum m_i$

Formel 17.6 $APA = \sum PA_i \times PA_i) / \sum PA_i$

Formel 17.7 $APL = \sum PA_i \times PL_i) / \sum PA_i$

Den geometriske partikelstørrelse:

Formel 17.8 $GPS = \exp (\sum m_i \times \ln(2 \times \sqrt{(PS_i \times PS_{i+1})}) / \sum m_i)$

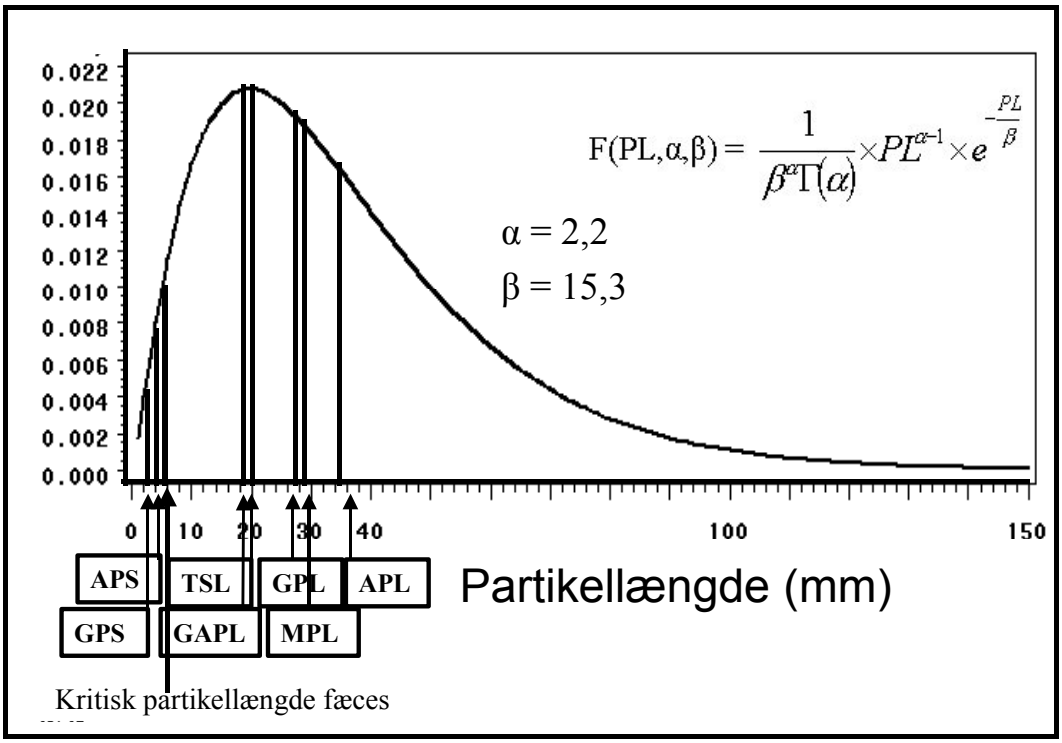
Formel 17.9 $GPA = \exp (\sum (PA_i \times \ln(PA_i)) / \sum PA_i)$

Formel 17.10 $GPL = \exp (\sum (PA_i \times \ln(PL_i)) / \sum PA_i)$

Formel 17.11 Medianen: $MPS_M \sim$ for $\sum m_i$ (for $PS_i \leq PS_M$)=½ af den samlede masse

hvor m_i og PS_i er henholdsvis masse og diagonal/poreåbning for den i' sigte, og hvor $PS_i < PS_{i+1}$. PS-værdien for den øverste sigtefraktion måles manuelt eller skønnes. APS og GPS angiver hhv. den aritmetiske og den geometriske partikelstørrelse. APA, GPA, APL og GPL angiver hhv. det aritmetiske og det geometriske gennemsnitlige areal og længde målt ved billedbehandlingsteknik. MPL angiver medianlængden målt ved billedbehandlingsteknik.

Rangering af de numeriske estimater for partikelstørrelsen er typisk:
APL>MPL>GPL>TSL>APS >GPS**,** når fordelingen overvejende fremtræder som gammafordelt, se Figur 17.4.



Figur 17.4 *Fordeling af partikellængder i snittet græsensilage målt ved billedbehandling og matematisk beskrevet ved en gammafordelingsfunktion F(PL,α,β) (formel 17.1) , hvor arealet under kurven er 1,* $\alpha = -[1-APL^{-2} \times (\sum PA_i)^{-1} \times \sum PA_i \times PL_i^2]^{-1}$ *(formel 17.2) og* $\beta = APL \times a^{-1}$ *(formel 17.3).*

Den hyppigst forekommende partikellængde (GAPL) = (α-1) x β (formel 17.4), den gennemsnitlige partikellængde (APL), den geometriske partikellængde (GPL), medianlængden (MPL), den teoretiske snitlængde (TSL) samt partikelstørrelsesværdierne APS og GPS målt ved sigtning (Nørgaard & Bendixen, 2002).

Finsnitning af græsmarksafgrøder giver typisk en logaritmisk normal fordeling af partikelstørrelsen målt ved sigtning (O'Doghery, 1984) med en forholdsvis stor variationskoefficient (F/ :), set i forhold til usnittet grovfoder. Ved finsnitning af græsmarksafgrøder er GPS/TSL-forholdet stærkt stigende ved aftagende TSL-værdi under 15 mm. I følge (ASAE, 1991) kan en logaritmisk normal fordeling med fordel anvendes til cirkulære og kubiske partikler, mens eksponentielle- og gammafordelinger er mere velegnede til at beskrive fordelingen af lange partikler.

Woodford & Murphy (1988b) fandt GPS-værdier i snittet wraplucernehø på 2,26 mm ved tørsigtning og 2,86 mm ved vådsigtningsteknik. Woodford & Murphy (1988a) målte GPS-værdier i majsensilage på 2,78 mm ved tørsigtning og 3,95 mm ved vådsigtning. Den lavere partikelstørrelse ved tørsigtning af grovfoder sammenlignet med vådsigtning kan delvis forklares ved, at flere lange partikler passerer sigteåbningerne vinkelret på sigten.

Sammenlignende målinger af partikelstørrelsen ved tørsigtning (GPS) og billedbehandling (GPL) viser, at GPL ~ 2 H GPS-værdier på partier af majsensilage af forskellig stør-

relse. Nørgaard & Bendixen (2002) fandt, at PL i de enkelte sigtefraktioner var 2-3 gange større end den teoretiske PL (ASAE, 1991). Det må derfor antages, at GPS-værdierne ofte giver et lavt estimat for partikellængden i snittet grovfoder, hvilket anses som logisk ud fra den metodemæssige forskel. I følge van Soest (1982) er partiklernes bredde ofte mere afgørende for sorteringen af partiklerne i de forskellige sigtefraktioner, end deres længde.

Formel 17.12: $F\text{-faktor} = (\sum PA_i \times (1-\exp(-b \times PL_i)))/\sum PA_i$

Formel 17.13: $b = -\ln(1 - tyggetid_{snittet}/tyggetid_{usnittet}) / APL_{snittet} \sim -\ln(1-0{,}5/1)/10 = 0{,}0693.$

Estimering af F-faktor

F-faktorværdien angiver den relative tyggetid for snittet grovfoder set i forhold til usnittet. Nørgaard et al. (2001) har beskrevet en foreløbig metode til beregning af F-faktorværdien for snittet grovfoder, hvor areal (PA_i) og længde (PL_i) af de enkelte partikler er bestemt ved billedbehandlingsteknik.

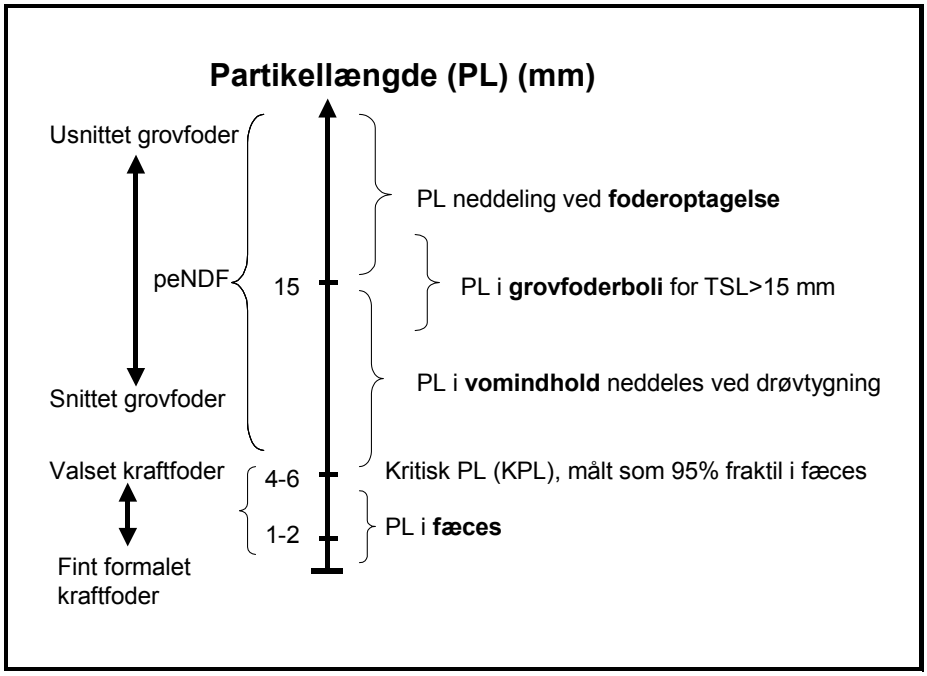
En b-værdi på 0,0693 svarer til halvering af tyggetiden (min/kg træstof) ved snitning af grovfoder til en aritmetisk gennemsnitlig partikellængde (APL) på 10 mm. F-faktorværdien for partikler på størrelse med fæcesartikler, der har en APL-værdi på 2 mm (Nørgaard & Bendixen, 2002), kan beregnes til 0,034. Hvis b-værdien derimod beregnes med udgangspunkt i en 15 % reduktion i tyggetiden ved snitning af græsensilage til en gennemsnitlig længde på 9,4 mm (Castle et al., 1979), kan b-værdien beregnes til 0,2018.

Effektive fibre

Mertens (1997) har beskrevet begrebet "Effektive NDF-fibre" (peNDF). Figur 17.5 viser en illustration over typiske partikellængder i grovfoder, kraftfoder, grovfoderboli, vomindhold og fæces. Fiberholdige foderpartikler (peNDF) længere end partiklerne i fæces neddeles i forbindelse med foderoptagelse og drøvtygning til partikellængder fra 0,1 til 4 mm. peNDF angiver den procentvise andel NDF af fodertørstof, der tilbageholdes på en sigte med en åbningsdiameter/-diagonal på 1,18 mm. Grænseværdien på 1,18 mm, den kritiske partikelstørrelse (KPS), er defineret som den sigtestørrelse, som tilbageholder 5 % af fæcespartikelmassen. Foderpartikler, der tilbageholdes på denne sigtestørrelse, defineres som værende strukturgivende, medens de ikke strukturgivende partikler kan passere gennem sigtehuller med en diameter på 1,18 mm. Der differentieres ikke mellem de store og små fiberholdige partikler, som tilbageholdes på 1,18 mm sigten. Ud fra partikellængdefordelingen i fæces fra køer fodret med den snittede ensilage med et NDF-indhold på 56 % af tørstoffet, er peNDF beregnet til 53 % af tørstoffet, svarende til at 53/56=94 % af partiklerne i ensilagen er større end den kritiske partikellængde (KPL) målt med billedbehandlingsteknik på fæcespartikler (se Figur 17.4) (Nørgaard & Bendixen, 2002).

Tørstofindhold

Teller et al. (1989) sammenlignede foderoptagelse, tyggetid og partikelstørrelse i fæces fra kvier fodret ad libitum med henholdsvis ikke fortørret græsensilage og fortørret snittet græsensilage som vist i Tabel 17.1. Det ses, at fodring med fortørret og snittet ensilage førte til en kortere gennemsnitlig ædetid, større foderoptagelse og en fordobling af partikelstørrelsen i fæces. KPS kan således påvirkes af en kombination af forskellig fortørring, snitning og ensilagekvalitet.



Figur 17.5 *Typiske partikellængder (PL) i grovfoder, effektive fibre (peNDF), kraftfoder, grovfoderboli, vomindhold og fæces samt en illustration af neddelingen af grovfoderpartiklers længde i forbindelse med foderoptagelse og drøvtygning ved fodring af køer med grovfoder snittet ved en teoretisk snitlængde (TSL) større end 15 mm.*

Tabel 17.1 *Ædetid, drøvtygningstid og tyggetid samt partikelstørrelse i fæces fra kvier fodret ad libitum med fortørret og ikke fortørret snittet græsensilage (mod e. Teller et al., 1989)*

	Enhed	Ikke fortørret	Fortørret
Tørstofindhold i ensilage	%	20	40
NDF-indhold	% af tørstof	41,6	42,4
Partikellængde	mm	65	32
Tørstofoptagelse/dag	kg tørstof/d	9,6	11,3
Ædetid	min/kg NDF	134	95
Drøvtygningstid	min/kg NDF	112	120
Tyggetid	min/kg NDF	249	216
Partikelstørrelse i fæces, vådsigtning	mm APS % >1,18 mm*	0,28 12	0,63 30

* ~ Kritiske partikelstørrelse (KPS).

17.4 Principper for brug af tyggetid som et fysiologisk mål for foderets strukturværdi

Sudweeks et al. (1981), de Boever et al. (1990) og Kristensen & Nørgaard (1987) har anvist metoder til at beregne de enkelte fodermidlers tyggetid ud fra fodermidlets fiberindhold, partikelstørrelse, massefylde og tørstofindhold. Den tid, det enkelte dyr tygger på et kg stråfoder, afhænger både af stråfoderets strukturegenskaber og af dyrets størrelse. Således tygger små drøvtyggere længere tid på et kg hø end store dyr (Bae et al., 1983).

Foderniveau

Tabel 17.2 viser, hvorledes køer fodret restriktivt åd hurtigere og drøvtyggede mere på et kg hø end delvis mætte og ad libitum fodrede dyr gjorde, uden at dette medførte en større partikelstørrelse i fæces (Bae et al., 1983). Oshio (2001) fandt ligeledes øget ædetid (min/kg tørstof), aftagende drøvtygningstid (min/kg tørstof) og stigende tyggefrekvens under drøvtygning ved stigende tildeling af græshø til kvier. Campling (1966b) fandt, at drægtige køer 2-4 uger før kælvning drøvtyggede 30 % længere tid pr. kg hø end deres ikke drægtige og ikke lakterende tvillingkøer ved ad libitum fodring med hø suppleret med 7 kg kraftfoder. Freer et al. (1962) fandt, at køer tyggede 15-40 % kortere tid pr. kg halmtørstof efter tilsætning af urea til en ration bestående af havrehalm. Taniguchi et al. (1984) fandt aftagende gennemsnitlig ædetid og drøvtygningstid pr. kg græshø ved tildeling af kraftfoder med stigende proteinindhold. I tyggetidsforsøg er der således behov for at standardisere foderniveau og proteinforsyningen, for at de målte tyggetidsværdier kan anvendes som ernæringsmæssige egenskaber for de anvendte fodermidler.

Tabel 17.2 *Tyggetid målt ved 4 goldkøer[1] fodret med stigende mængde hø plus 1 kg kraftfoder (Bae et al., 1983)*

Energiindtag	% af energibehov til vedligehold	50	75	100	125[a]
Foderniveau	kg tørstof/dag	4,4	6,5	8,1	8,5
Ædetid	min/dag	118	205	330	372
	min/kg $ADF_{hø}$	66	78	103	111
Drøvtygning	min/dag	266	358	411	421
	min/kg $ADF_{hø}$	155	140	130	126
	antal tyg/min	56,0	58,6	59,0	60,3
	antal tyg/g $ADF_{hø}$	8,6	8,2	7,7	7,6
Tygning i alt	min/dag	384	563	741	793
	min/kg $ADF_{hø}$	221	218	232	235
	min/kg $træstof_{hø}$[2)]H(vægt/600)	276	272	290	293

1) Vægt: 695-761, 2) % træstof beregnet som % ADF- 2,5

a) ad libitum fodring.

Standard tyggetid

Nørgaard (1983) introducerede begrebet standard tyggetid målt på køer med en vægt på 550 kg, fodret på et standardiseret foderniveau på 14 FE/dag og med et optimalt næringsstofindhold svarende til danske normer for malkekøer i midtlaktationen**.** Ved tyggetidsmålinger kan der skelnes mellem fysiologiske respons på uhensigtsmæssig fodring og på fysiologiske respons under standardiserede fysiologiske tilstande og ernæring med henblik på fodermiddelvurdering. Som parallel hertil kan henvises til, at målinger af et fodermiddels fordøjelighed foretages på får fodret på vedligehold.

17.5 Tyggetidsindeks for kraftfoder

Ifølge Nørgaard (1983) bidrager 1 kg fint formalet kraftfodertørstof med 4 minutters tyggetid og 1 kg groft formalet foder med 10 minutters tyggetid uafhængig af fiberindhold. Morgan & Campling (1978) fandt ved fodring af køer med hø plus hel havre, hel byg eller formalet havre, at hele byg- og hele havrekerner stimulerede køernes ædetid og drøvtygning med 22 min/kg hel bygtørstof og 28 min/kg hel havretørstof i forhold til fodring med kun hø. Køerne anvendte 3-4 minutters ædetid/kg korn og drøvtyggede 13 min/kg hel byg og 15 min/kg hel havre beregnet ved differens i forhold til fodring kun med hø. Over en 6 dages periode blev ca. 50 % af bygkernerne og 30 % af havrekernerne udskilt i fæces. Beauchemin et al. (1994c) fodrede goldkøer restriktivt med 5,5 kg hele bygkerner, majskerner eller hvedekerner plus en mineralblanding. Det tog køerne 11 min/kg byg, 14 min/kg majs og 9,8 min/kg hvede at æde de 3 forskellige typer hel korn. Køerne drøvtyggede på tørstofbasis 31 min/kg byg, 16 min/kg majs og 26 min/kg hvede. Grant (1997) fandt en drøvtygningstid på 30,5 min/kg NDF for sojaskaller med en aritmetisk partikelstørrelse på 1,82 mm. En regressionsanalyse (Nørgaard, 2002, upubliceret) på publicerede drøvtygningstider for køer fodret med grovfoder plus forskellig mængde kraftfoder fra 72 forskellige behandlinger (se Appendiks Tabel 17.1) viste en marginal drøvtygningstid på 26 minutter/kg NDF i kraftfoderet ($P<0,02$). Der kan således forventes 2-4 min drøvtygning/kg kraftfodertørstof eller fra 30-45 min/kg kraftfodertræstof. Dette resultat kan begrunde en opjustering af tyggetidsindeksværdien for kraftfoder fra 4 min/kg tørstof til 6-8 min/kg tørstof (Tabel 17.3) afhængig af fiberindhold og formalingsgrad for kraftfoderet som beskrevet af Nørgaard (1983).

17.6 Modeller til estimering af tyggetidsindeks for grovfodermidler

I forbindelse med analyse og planlægning af foderrationer til malkekøer er der behov for at kunne forudsige tyggetidsindeksværdien af de enkelte anvendte fodermidler. I Tabel 17.4 er der givet en sammenligning af forskellige modeller til estimering af tyggetidsindekset og indholdet af effektive fibre (peNDF) i kraftfodermidler og i forskellige typer grovfodermidler ud fra fiberindhold, partikelstørrelse og tørstofindhold. En lang række undersøgelser har påvist, at tyggetiden pr. kg grovfodertørstof afhænger af fiberindholdet (Nørgaard, 1986; de Boever et al., 1993a,b; Mertens, 1997; de Smet et al., 1994), partikelstørrelsen (de Boever et al., 1993a,b), tørstofindholdet, in vitro fordøjeligheden (de Boever et al., 1993a,b), massefylden samt modstanden mod formaling (de Boever et al., 1993a,b). Flere undersøgelser (de Boever et al., 1993a,b; de Smet et al., 1994) har påvist, at græsmarksafgrøders træstofindhold er en bedre markør for drøvtygningstid og samlet tyggetid set i forhold til indholdet af ADF og NDF. Partikelstørrelse og tørstofindhold i snittet ensilage har generelt størst indflydelse på ædetiden og begrænset indflydelse på drøvtygningstiden (de Boever et al., 1993ab).

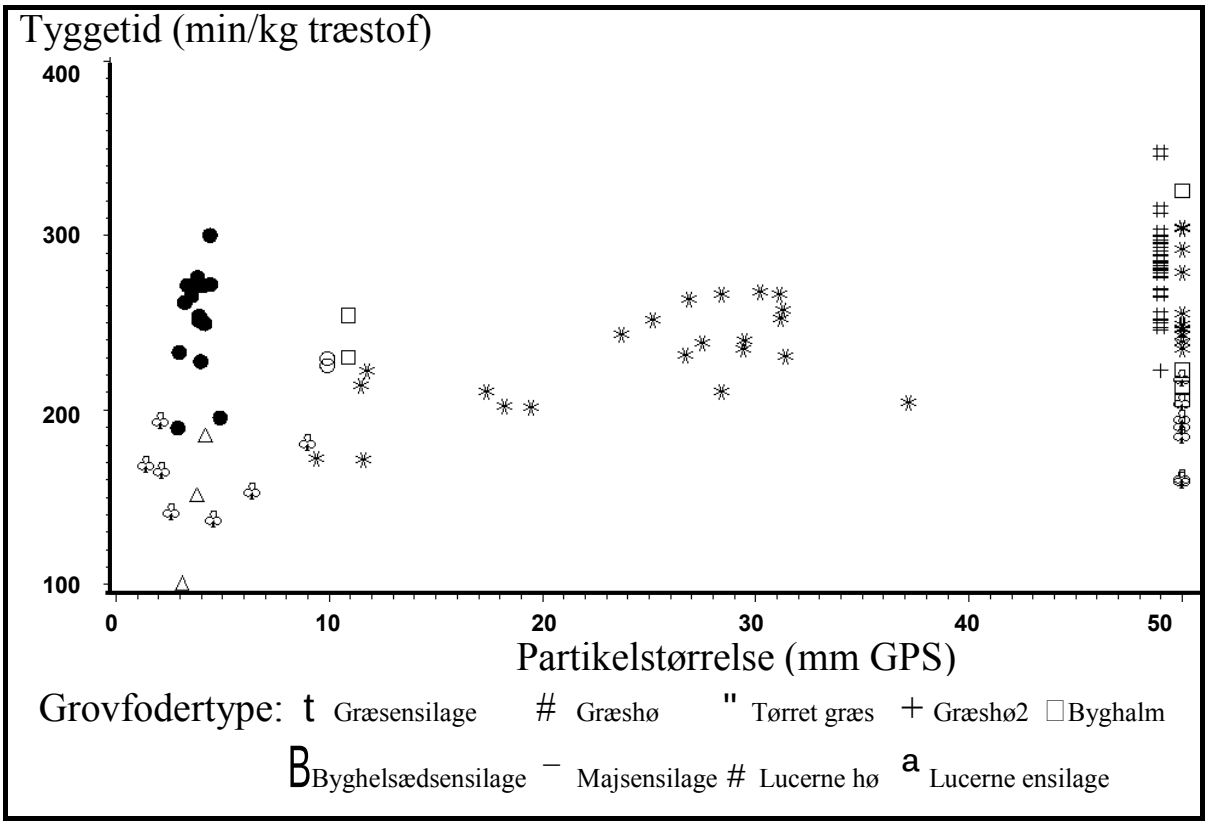
Tabel 17.3 *Dansk model (DK-1983) til beregning af standard tyggetid for fodermidler afhængig af fysisk forarbejdning, fysisk struktur og træstofindhold (Nørgaard, 1983)*

Struktur-egenskab / Fysisk struktur	Fysisk forarbejdning				
	Formalet		Findelingsgrad		
	Fint	Groft	Fint snittet	Groft snittet	Usnittet
Typiske fodermidler	Formalet korn	Valset korn	Græsensilage Majsensilage Roeaffald	Græsensilage	Halm Hø
Partikelstørrelse (mm)	1-2	2-5	10	~30	>50
F-faktor (F)			0,5	0,75	1
Strukturgruppe	1	1	2	2	2
Standard-tyggetid[a] (min/kg tørstof)	4	10	F x 3 x % Træstof		

a) Formel 17.14.

Figur 17.6 viser, at tyggetiden generelt stiger med stigende partikelstørrelse (GPS) ved sammenligning af resultater fra forskellige undersøgelser ved brug af formel 17.17, 17.18 eller 17.19 beskrevet i Tabel 17.4. Tyggetiden for usnittede lucerneafgrøder er typisk 200 min/kg træstof, hvilket er 25-30 % lavere end tyggetiden for græsmarksafgrøder, som typisk er 260-300 min/kg træstof.

Sammenligningen af resultater fra forskellige undersøgelser (Tabel 17.4) er vanskelig på grund af de forskellige metoder, der er anvendt ved karakterisering af partikelstørrelsen i snittet grovfoder, som eksempelvis våd- vs tørsigtning eller længdesortering. Partikelstørrelsen er i nogle undersøgelser målt på fuldfoderblandinger, der både består af formalet kraftfoder og snittet grovfoder (Grant et al., 1990a). En anden begrænsning kan være, at der i en række amerikanske forsøg er anvendt ADF og NDF til karakterisering af fiberindholdet, hvorimod fodermidler anvendt i europæiske undersøgelser typisk er beskrevet ved deres indhold af træstof. I forsøgsbeskrivelser uden angivelse af træstofindholdet i græsensilage er dette beregnet ud fra ADF-indholdet ved anvendelse af følgende sammenhæng: % træstof = ADF %-3 (de Boever et al., 1993b).



Figur 17.6 *Tyggetiden pr. kg træstof som funktion af partikelstørrelsen i forskellige typer grovfoder udfodret til køer (se Appendiks Tabel 17.1) beskrevet i Tabel 17.4 ved formel 17.17 (græsser og halm), 17.18 (lucerneafgrøder) og 17.19 (majsensilage). Partikelstørrelsen i svagt snittet og usnittet grovfoder er anslåede partikellængder. En covariansanalyse viste en signifikant lavere tyggetid for lucerne end græsensilage og græshø samt en højere tyggetid for majsensilage i forhold til de øvrige afgrøder ved samme GPS.*

17.7 Tyggetidsindeks og peNDF for ration til modelko

I Tabel 17.5 er der vist estimerede værdier for peNDF og tyggetidsindeks for valset byg, rapskage og græsensilage samt for den samlede daglige ration til modelkoen beskrevet i kapitel 1. Det antages, at græsset er blevet snittet ved en teoretisk snitlængde på 19,1 mm inden ensilering, og at ensilagepartiklerne har en gennemsnitlig partikellængde på 25 mm (GPL), og at 96 % af ensilagestoffet ville blive tilbageholdt på en sigte med en hulstørrelse på 1,18 mm, svarende til partikellængdefordelingen vist i Figur 17.4. F-faktorværdien for ensilagen er beregnet til 0,80 ud fra partikellængdefordelingen ved brug af formel 17.12 (Nørgaard et al., 2000). Til sammenligning ville ensilagen blive tillagt en skønnet F-faktorværdi på 0,75 ud fra en subjektiv vurdering ifølge principperne i den danske model fra 1983 (formel 17.14, Tabel 17.3). Det antages, at partiklerne i den valsede byg og i rapskagen har en gennemsnitlig partikelstørrelse på 1,8 og 0,47 mm GPS, og at henholdsvis 77 % og 4,8 % af partiklerne ville blive tilbageholdt på en 1,18 mm sigte, som angivet af Mertens (1997). Rationens indhold af effektive fibre (peNDF) er beregnet til 33 % ud fra de 3 fodermidlers NDF-indhold og andelen af partikler tilbageholdt på en 1,18 mm sigte.

Rationens samlede tyggetidsindeks (min/kg tørstof) er beregnet til henholdsvis 39, 46 og 46 min/kg tørstof ved brug af henholdsvis den danske model fra 1983 (formel 17.14), den modificerede danske model (formel 17.15) samt ud fra den belgiske model (formel 17.20) beskrevet af de Boever et al. (1993a) vist i Tabel 17.4. Alle tre tyggeindeksværdier er højere end den danske norm på 33 minutter pr. FE, og det må derfor antages, at rationen til modelkoen kan sikre et rimeligt vommiljø, at risikoen for vomacidose er ubetydelig, og at der kan forventes et normalt fedtindhold i mælken og en normal mælkeproduktion.

Tabel 17.4 *Forskellige alternative modeller (formler) til beregning af tyggetidsindeks (min/kg tørstof), drøvtygningstid (min/kg tørstof) og indhold af effektive fibre (% peNDF) afhængig af partikelstørrelse (mm GPS), fiberindhold og tørstofindhold*

		Fysisk forarbejdning	
Formel	Strukturegenskab	Formalede fodermidler	Snittede fodermidler
17.15	Tyggetidsindeks [a)]	4 10	4,23 x %træstof - 37,7
17.16	Drøvtygningstid [b)] Kraftfoder	0,26 x % NDF	
17.17	Tyggetid: græsser, halm[b]		3,5 + 3 H (100-%tørstof)/%tørstof+ (1,6+0,23 H ln(GPS)) x %træstof
17.18	lucerneafgrøder [b)]		3,5 + 3 H (100-%tørstof)/%tørstof+ (1,6-0,10 H ln(GPS)) x %træstof
17.19	majsensilage [b)]		3,5 + 3 H (100-%tørstof)/%tørstof+ (1,6+0,68 H ln(GPS)) x %træstof
17.20	snittet græsensilage [d)]		3,49 H %træstof- 0,3 x %tørstof- 7,3
17.21	snittet majsensilage [e)]		1,44 H %ADF +7,67 x GPS -3,9
17.22	græsensilage [g)]		3,34 H %træstof - 13,83 3,76 H %træstof + 12,82 x MF^h - 31,2
17.23	peNDF [f)]	NDF i foderpartikler tilbageholdt på en 1,18 mm sigte (% af tørstof)	

a) Nørgaard (1990): regressionsanalyse på forsøgsdata med usnittet græsmarksafgrøder
b) Beregnet ved regressionsanalyse på data vist i appendiks Tabel 17.1
c) de Boever et al. (1993a)
e) de Boever et al. (1993b)
f) Mertens (1997)
g) de Smet et al. (1994) regressionsanalyse på data fra flere undersøgelser
h) Massefylde (kg/l).

Tabel 17.5 *Estimeret indhold af effektive fibre (peNDF) og tyggetidsindeks for ration til modelko beskrevet i kapitel 1*

Fodermiddel	Enhed	Valset byg	Rapskage	Græsensilage 34 % tørstof TSL=19,1 mm	Ialt[b]
Foderkode		201	145	521	
Fodertørstof	% af tørstof	21	15	64	100
Grovfoderandel	% af tørstof	0	0	100	66
Fiberindhold					
Træstof	% af tørstof	5,3	13,5	24,7	19
NDF	% af tørstof	14	30	49	39
effektiv fiberindhold	% peNDF[a]	11	1,4	47	33
Fysisk findeling		Groft formalet	Fint formalet	Groft snittet	
Partikelstørrelse	% [c] >1,18 mm	77[a]	4,8[a]	96[h]	79
	mm GPS	1,8[a]	0,47[a]	25[g]	
Strukturgruppe[d]		1	1	2	
Findelingsfaktor				0,75[d] 0,80[h]	
Tyggetidsindeks Formel[e]	min/kg tørstof				
17.14 : DK 1983		10	4	56	39
17.15 : DK 1990		13	4[f]	67	46
17.20: Belgien		4	4	69	46

a) Modificeret ud fra Mertens (1997)
b) Vægtet gennemsnit i forhold til tørstofandel i samlet ration på 18,1 kg tørstof/dag
c) Andel af partikler på tørstofbasis, der tilbageholdes på 1,18 mm sigte
d) Dansk model (Nørgaard, 1983), se Tabel 17.3
e) Se Tabel 17.3 og Tabel 17.4
f) Partikelstørrelse (GPS) i rapskage 0,47 ~ GPS i fæces på 0,3-0,4 mm, dvs. ingen drøvtygning
g) Median PS korrigeret til en TSL på 19,1 mm ud fra de Boever et al. (1992)
h) Nørgaard & Bendixen (2002)
j) Estimeret ud fra partikellængde målt ved billedbehandlingsteknik Nørgaard et al. (2001).

17.8 Afslutning

Foderstrukturen udgøres af et samspil mellem både størrelsen af partiklerne, fiberindholdet og partiklernes hårdhed. Størrelsen af partiklerne kan måles ved sigtning gennem 3-6 sold med aftagende hulstørrelse eller ved brug af billedbehandlingsteknik. Et fodermiddels biologiske strukturværdi til kvæg kan beskrives som den tid (min/kg tørstof) en standard ko på 600 kg bruger på at æde og drøvtygge dette, når den samlede ration sikrer en velfungerede vom. Tyggetiden pr. kg fodertørstof varierer fra 4 minutter for fint formalet kraftfoder til 2 timer for byghalm. Tyggetiden for en hensigtsmæssig ration til malkekøer bør minimum være 30 min pr. kg fodertørstof for at tilgodese et rimeligt pH i vommen, en optimal vommo-

torik, et højt eddikesyre/propionsyreforhold og et rimeligt fedtindhold i mælken. Tyggetiden for usnittede græsmarksafgrøder er typisk 275-300 min/kg træstof. Tyggetiden aftager ved snitning og anden findeling. Tyggetiden pr. kg træstof for græsensilage med en snitlængde på 4-5 cm er ca. 250 min aftagende til 100 min ved aftagende partikellængde. Ved øget grad af snitning aftager tyggetiden til under 100 min/kg træstof ved fintsnittet grovfoder.

17.9 Referencer

Andersen, P.E. & Christiansen, B. 1970. Kunsttørrede græsmarksafgrøder. Fortsatte undersøgelser med grønpiller, cobs og brikker. Vemmetofte 1967-1970. Forsøglaboratoriet's efterårsmøde, Frederiksberg, 284-288.

ASAE 1991. Method of determining and expressing particle size of chopped forage materials by screening. ASAE. Standards, 409-411.

Bae, D.H, Welch, J.G. & Gilman, B.E. 1983. Mastication and rumination in relation to body size of cattle. J. Dairy Sci. 66, 2137-2141.

Balch, C.C. 1971. Proposal to use time spent chewing as an index to which diets for ruminants possess the physical property of fibrousness characteristic of roughages. Brit. J. Nutr. 26, 383-392.

Beauchemin, K.A. 1991. Ingestion and mastication of feed by dairy cattle. The Veterinary Clinics of North-America Food Animal Practice (USA) 7, 439-463.

Beauchemin, K.A. & Buchanan-Smith, J.G. 1989. Effects of dietary neutral detergent fiber concentration and supplementary long hay on chewing activities and milk production of dairy cows. J. Dairy Sci. 72, 2288-2300.

Beauchemin, K.A. & Buchanan-Smith, J.G. 1990. Effects of fiber source and method of feeding on chewing activities, digestive function, and productivity of dairy cows. J. Dairy Sci. 73, 749-762.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I. & Rode, L.M. 1991. Enhancement of the effective fiber content of barley-based concentrates fed to dairy cows. J. Dairy Sci. 74, 3128-3139.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I., Rode, L.M. & Schaalje, G.B. 1994a. Effects of alfalfa silage chop length and supplementary long hay on chewing and milk production of dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1326-1339.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I., Rode, L.M. & Schaalje, G.B. 1994b. Optimal neutral detergent fiber concentration of barley-based diets for lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1013-1029.

Beauchemin, K.A., McAllister, T.A., Dong, Y., Farr, B.I. & Cheng, K.J. 1994c. Effects of mastication on digestion of whole cereal grains by cattle. J. Anim. Sci. 72, 236-246.

Beauchemin, K.A. & Rode, L.M. 1994. Compressed baled alfalfa hay for primiparous and multiparous dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1003-1012.

Beauchemin K.A. & Rode, L.M. 1997. Minimum versus optimum concentrations of fiber in dairy cow diets based on barley silage and concentrates of barley or corn. J. Dairy Sci. 80, 1629-1639.

Bines, J.A. & Davey, W.F. 1970. Voluntary intake, digestion, rate of passage, amount of material in the alimentary tract and behaviour in cows receiving complete diets containing straw and concentrates in different proportions. Brit. J. Nutr. 24, 1013-1028.

Boever, J.L. de, Andries, J.I., de Brabander, D.L., de Cottyn, B.G. & Buysse, F.X. 1990. Chewing activity of ruminants as a measure of physical structure-review of factors affecting it. Anim. Feed Sci. Technol. 27, 281-291.

Boever, J.L de, de Brabander, D.L., de Smet, A.M., Vanacker, J.M. & Boucque, C.V. 1993a. Evaluation of physical structure. 2. Maize silage. J. Dairy Sci. 76, 1624-1634.

Boever, J.L. de, de Smet, A.M., de Brabander, D.L. & Boucque, C.V. 1993b. Evaluation of physical structure. 1. Grass silage. J. Dairy Sci. 76, 140-153.

Brander, D.L. de, de Boever, J.L., de Smet, A.M., Vancker, J.M. & Boucqué, C.V. 1999. Evaluation of the physical structure of fodder beets, potatoes, pressed beet pulp, brewers grains and corn silage. J. Dairy Sci. 82, 110-121.

Brander, D.L. de, de Smet, A.M., Vanacker, J.M. & Boucque, C.V. 1996. Contribution to a physical structure value system for dairy cattle. 47th. Annual Meeting of EAAP, 7 pp.

Broster W.H. & Thomas, C. 1988. The influence of level and pattern of concentrate input on milk output. In: Haresign, W. & Cole, D.J.A. (eds.). Recent developments in ruminant nutrition 2, Butterworths, 76-96.

Campling, R.C. 1966a. The effect of concentrate on the rate of disappearance of digesta from the alimentary tract of cows given hay. J. Dairy Res. 33, 13-23.

Campling, R.C. 1966b. A preliminary study of the effect of pregnancy and lactation on the voluntary intake of food by cows. Brit. J. Nutr. 20, 25-39.

Campling, R.C. 1966c. The intake of hay and silage by cows. J. Brit. Grassl. Soc. 21, 41-48.

Campling, R.C. & Freer, M. 1966. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 8. Experiments with ground, pelleted roughages. Brit. J. Nutr. 20, 229-244.

Castle, M.E., Gill, M.S. & Watson, J.N. 1981. Silage and milk production: a comparison between grass silages of different chop lengths and digestibility. Grass & Forage Sci. 36, 31-37.

Castle, M.E., Retter, W.C. & Watson, J.N. 1979. Silage and milk production: a comparison between grass silage of three different chop lengths. Grass & Forage Sci. 34, 293-301.

Dado, R.G. & Allen, M.S. 1996. Enhanced intake and production of cows offered ensiled alfalfa with higher neutral detergent fiber digestibility. J. Dairy Sci. 79, 418-428.

Flatt, W.P., Moe, P.W., Munson, A.W. & Cooper, T. 1969. Energy utilization by high-producing dairy cows. II Summary of energy balance experiments with lactating cows. In: Blaxter, K.L., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (eds.). Proceed. 4. Symp. on energy metabolism of farm animal, EAAP pub., 235-251.

Freer, M., Campling, C. & Balch, C.C. 1962. Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 4. The behaviour and reticular motility of cows receiving diets of hay, oat straw and oat straw with urea. Brit. J. Nutr.16, 279-295.

Galyean, M.L. & Goetsch, A.L. 1993. Utilization of forage fiber by ruminants. In: Jung, H.G., Buxton, D.R., Hatfield, R.D. & Ralph, J. (eds.). Forage Cell Wall Structure and Digestibility. American society of agronomy, Inc., 33-71.

Grant, R.J. 1997. Interactions among forage and non forage fiber sources. J. Dairy Sci. 80, 1438-46.

Grant R.J., Colenbrander, V.F. & Mertens, D.R. 1990a. Milk fat depression in dairy cows: Role of particle size of alfalfa hay. J. Dairy Sci. 73, 1823-1833.

Grant R.J., Colenbrander, V.F. & Mertens, D.R. 1990b. Milk fat depression in dairy cows: Role of silage particle size. J. Dairy Sci. 73, 1834-1842.

Jaster, E.H. & Murphy, M.R. 1983. Effects of varying particle size of forage on digestion and chewing behaviour of dairy heifers. J. Dairy Sci. 66, 802-810.

Kaiser, R.M. & Combs, D.K. 1989. Utilization of three maturities of alfalfa by dairy cows fed rations that contain similar concentrations of fiber. J. Dairy Sci. 72, 2301-2307.

Kaufmann, W. 1972. Feed composition as related to feed intake, feed efficiency and composition of milk. World-Rev. Anim Prod. 8, 38-43.

Kristensen, V.F. & Nørgaard, P. 1987. Effect of roughage quality and physical structure of the diet on feed intake and milk yield of the dairy cow. In: Cattle Production Research. Danish Status and Perspectives. Copenhagen, Landhusholdningsselskabets forlag, 79-91.

Kulle, A. 2001. Particle size in feed, boli, digesta and faeces in ruminants measured by use of sieving techniques and image analysis. Masterspeciale, KVL, 91 pp.

Luginbuhl, J.M., Pond, K.R., Burns, J.C. & Fisher, D.S. 2000. Intake and chewing behaviour of steers consuming switch grass preserved as hay or silage. J. Anim. Sci. 78, 1983-1989.

Mertens, D.R. 1997. Creating a system for meeting the fibre requirements of dairy cows. J. Dairy Sci. 80, 1463-1481.

Morgan, C.A. & Campling, R.C. 1978. Chewing behaviour of hay-fed cows given supplements of whole barley and oat grains. J. Agr. Sci.-UK, 91, 415-418.

Murphy, M.R. & Bohrer, R.E. 1984. Tenable assumption about comminution leading to lognormal or Rosin-Rammler (Weibull) particle size distribution. In: Kennedy, P.M. (ed.). Techniques in particle size analysis of feed and digesta in ruminants. Canadian society of animal science, occasional publication, Edmonton, Alberta, Canada, 93-101.

Nørgaard, P. 1983. Fodermidlernes karakteristika. Kap. 3.6 Fysisk struktur. In: Østergaard, V. & Neimann-Sørensen, A. (eds.). Optimale foderrationer til malkekoen. Foderværdi, foderoptagelse, omsætning og produktion. 551. Beretn. Statens Husdyrbrugsforsøg. Frederiksberg Bogtrykkeri, 3.37-3.44.

Nørgaard, P. 1986. Physical structure of feeds for dairy cows. (A new system for evaluation of the physical structure in feedstuffs and rations for dairy cows). In: New developments and future perspectives in research of rumen function. Red. A. Neimann-Sørensen. Directorate-General for Agriculture, Coordination of Agricultural Research, 85-107.

Nørgaard, P. 1989. The influence of physical form of ration on chewing activity and rumen motility in lactating cows. Acta Agr. Scand. 39, 187-202.

Nørgaard, P. 1990. The use of time spent chewing in the formulation of optimal rations for dairy cows. Proc Einfluss der Gerüstsubstanzen und der Futterdarbietungsform auf Stoffwechsel, Verdauungsvorgänge, Wiederkauverhalten und Futteraufnahme bei Wiederkäuern, Leipzig, 4 pp.

Nørgaard, P. 1993. The effect of carbohydrate composition and physical form of feed on chewing activity and rumen motility in dairy cows**.** Animal Nutrition/Cattle Production. Session II. Carbohydrates in feeding of dairy cows. The 44th Annual Meeting of the EAAP in Aarhus, 16-19 August 1993, 12 pp.

Nørgaard, P. 2001. The effect of particle length on chewing index value chopped forage. Fodringsdag. Temadag om aktuelle fodringsspørgsmål, Landskontoret for Kvæg, Landbrugets Rådgivningscenter, Århus, Denmark, 35-50.

Nørgaard, P. & Bendixen, B. 2002. Particle size distribution in silage, boli, rumen content and faeces from cows feed grass silage with different theoretical chopping length (TLC). 53rd Annual Meetting of EAAP, 6 pp.

Nørgaard, P., Jensen, C., Thøgersen, R. & Aaes, O. 2001. Måling af partikellængde i finsnittet grovfoder. LK-Meddelelse Landskontoret for Kvæg 618, 4 pp.

Nørgaard, P. & Kulle, A. 2000. Vurdering af billedbehandling og tre forskellige laboratorie-metoder til måling af partikelstørrelse i grovfoder. Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, KVL, 5 pp.

O'Dogherty, M.J. 1984. The description of chop length distribution from forage harvesters and a geometric simulation model for distribution generation. In: Kennedy, P.M. (ed.). Techniques in particle size analysis of feed and digesta in ruminants. Canadian society of animal science, occasional publication, Edmonton, Alberta, Canada, 62-75.

Okine, E.K., Khorasani, G.R. & Kennelly, J.J. 1994. Effect of cereal grain silages versus alfalfa silage on chewing activity and reticular motility in early lactation cows. J. Dairy Sci. 77, 1315-1325.

Oshio, S. 2001. Effect of intake of Italian ryegrass hay on chewing behaviour, rumen volume and fecal particle size in heifers. Anim. Sci. 72, 410-415.

Person, S.J. 1968. A method for determination of the physical form of feeds. Acta Agr. Scand. 18, 132-134.

Santini, F.J, Hardie, A.R., Jorgensen, N.A. & Finner, M.F. 1983. Proposed use of adjusted intake based on forage particle length for calculation of roughage indexes. J. Dairy Sci. 66, 811-820.

Smet de, A., de Boever, J.L. & de Brander, D.L. 1994. The evaluation of physical structure of fresh and preserved grass by measuring chewing activity and related parameters. Proc. 19th Fodder crop section meeting, Breeding for quality, Brügge, Belgium, 5-8 October 1994, 43-51.

Soest, P.J. van. 1982. Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books, Inc. Corvallis, OR, 374 pp.

Soita, H.W., Christensen, D.A. & McKinnon, J.J. 2000. Influence of particle size on the effectiveness of the fiber in barley silage. J. Dairy Sci. 83, 2295-3000.

Sørensen, M. 1969. Kunsttørrede græsmarksafgrøder. En oversigt over hidtil gennemførte forsøg med malkekøer. Forsøglaboratoriet's efterårsmøde, Forsøgslaboratoriet, Frederiksberg, 386-397.

Sudweeks, E.M., Ely, L.O., Mertens, D.R. & Sisk, L.R. 1981. Assessing minimum amounts and form of roughages in ruminant diets: roughage value index system. J. Anim. Sci. 53, 1406-1411.

Sudweeks, E.M., Law, S.E., Ely, L.O., McCullough, M.E. & Sisk, L.R. 1979. Development and application of a roughage value index for formulating dairy rations. Research-Bulletin, Agricultural Experiment Stations, University of Georgia. No 238, 21 pp.

Sutton, J.D. 1988. Concentrate feeding and milk composition. In: Haresign, W. & Cole, D.J.A. (eds.). Recent developments in ruminant nutrition 2, Butterworths, 97-110.

Tait, R.M. & Beames, R.M. 1988. Processing and preservation of cereals and protein concentrates. In: Ørskov, E.R. (ed.). World Animal Science, B4, Feed science, Elsevier Science, Amsterdam, 151- 175.

Taniguchi, K., Yamatani, Y. & Otani, I. 1984. Effects of dietary protein content on chewing behaviour and digestibility in steers. Jpn. J. Zootech. Sci. 55, 772-779.

Teller, E., Vanbelle, M., Kamatali, P. & Wavreille, J. 1989. Intake of direct cut or wilted grass silage as related to chewing behaviour, ruminal characteristics and site and extent of digestion by heifers. J. Anim. Sci. 67, 2802-2809.

Vaage, A.S., Shelford, J.A. & Moseley, G. 1984. Theoretical basis for the measurement of particle length when sieving elongated feed particles. In: Kennedy, P.M. (ed.). Techniques in particle size analysis of feed and digesta in ruminants, Can. Soc. Anim. Sci., Occasional pub., Edmonton, Alberta, Canada, 76-82.

Waldo, D.R., Smith, L.W., Cox, E.L., Weinland, B.T. & Lucas, H.L. 1971. Logarithmic normal distribution for description of sieved forage materials. J. Dairy Sci. 54, 1465-1469.

Woodford, S.T. & Murphy, M.R. 1988a. Dietary alteration of particle breakdown and passage from the rumen in lactating dairy cattle. J. Dairy Sci. 71, 687-696.

Woodford, S.T. & Murphy, M.R. 1988b. Effect of forage physical form on chewing activity, dry matter intake, and rumen function of dairy cows in early lactation. J. Dairy Sci. 71, 674-686.

Woodford, J.A., Jorgensen, N.A. & Barrington, G.P. 1986. Impact of dietary fiber and physical form on performance of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 69, 1035-1047.

Appendiks Tabel 17.1 *Beskrivelse af forsøgsdata anvendt ved regressionsanalyse beskrevet i Tabel 17.4*

Reference	Grovfoder	Fysisk form	Køer pr. behandling	Kraftfoder (kg tørstof/dag)
Bae et al., 1983	GH	U	4 G	1
Bines & Davey, 1970	HH	S	2 G	4,3- 6;8
Beauchemin et al., 1991	AH, GH	S	6 l	12-14
Beuchemin et al., 1994a,b	AS, AH, GH, MS	S/U	6 l	3,9-16
Beauchemin & Buchanan-Smith, 1989, 1990	AS	S/U	8-12 l	9,2-9,8
Beauchemin & Rode, 1994	AH	U	4 l	7-13
Beauchemin & Rode, 1997	BS	S	12 l	5,5-14
de Boever et al., 1993a	CS	S	8 l	2
de Boever et al., 1993b	GS	S	8L	2
de Brander et al., 1999	GS, CS	S/U	3 l	2,6
Campling, 1966a,b,c	GS, GH	U	3-4 G	2,2-5,1
Campling & Freer, 1966	TG	U	4 G	0
Castle et al., 1979	GS	S/U	4 G	0
Castle et al., 1981	GS	S/U	4 G	0
Dado & Allen, 1996	AS	S	6 l	3,2-3,4
Freer et al., 1962	GH, HH	U	4 G	0
Grant et al., 1990a	AH	S	4 l	10
Jaster & Murphy, 1983	AH	S/U	6 K	0
Kaiser & Comb, 1989	AH	U	6L	8,3-15
Luginbuhl et al., 2000	GH,GS	U	6 ST	0
Woodford et al., 1986	AH	U	9 l	11-18
Woodford & Murphy, 1988b	AH	S	9 l	13
Woodford & Murphy, 1988a	CS,AH	S	6 l	12-13
Nørgaard, 1989	BS	U	3 l	13 -14
Okine et al., 1994	AS, BS, OS,TS		4 l	8 -9,9
Santini et al., 1983	AS	S	8 l	12-16
Soita et al., 2000	BS	S	8 l	11-14

AH: Lucernehø
AS: Lucerneensilage
BS: Byghelsædsensilage
BH: Byghalm
GH: Græshø
GS: Græsensilage
HH: Havre halm
G: Goldkøer
l: Lakterende køer
K: Kvier
ST: Stude
U: Usnittet grovfoder
S: Snittet grovfoder
P: Pelleteret grovfoder
MS: Majshelsædsensilage
TG: Kunsttørret græs
TH: Ludbehandlet byghalm.

Forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer og ungdyr

18

af Verner Friis Kristensen [1] og Klaus Lønne Ingvartsen [2]

[1] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
[2] Afd. for Husdyrsundhed og Velfærd,
Danmarks JordbrugsForskning

Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering, DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

18.1 Indledning

For år tilbage blev fodringen af kvæg i de fleste tilfælde styret individuelt ved tildeling af afmålte mængder af de enkelte fodermidler til hvert dyr. I de nuværende kvægbrugssystemer bliver dyrene under ideelle omstændigheder fodret mere eller mindre ad libitum, hvilket betyder at dyrene individuelt eller samlet i grupper har fri adgang til i det mindste dele af foderrationen. Det giver som regel et enklere og mindre arbejdskrævende system. Der er desuden fordele for dyrene ved et system med fodring ad libitum, idet det giver dem mulighed for en vis individuel tilpasning af foderoptagelsen til behovet og for at fordele foderoptagelsen over døgnet på en sådan måde, at det bidrager til at stabilisere vomfunktionen og give den bedste sundhedstilstand og trivsel. Disse forudsætninger kræver i planlægningsfasen et redskab til at forudsige den forventede foderoptagelse. En rimelig præcis styring af foderniveauet er en forudsætning for at optimere produktionen. Der er derfor udviklet systemer til at forudsige foderoptagelsen hos forskellige kategorier af kvæg. I Danmark blev et system til malkekøer udviklet og taget i brug i praksis i 1983 (Kristensen, 1983), og for ungkvæg blev et system bragt i anvendelse i 1987 (Ingvartsen et al., 1986).

Formålet med dette kapitel er først generelt at give en kort indføring i og sammenligning af systemer, der er udviklet og brugt forskellige steder i verden. Dernæst gives en detaljeret beskrivelse af modellerne i de danske systemer og en dokumentation af det grundlag, som de bygger på.

18.2 Forskellige modeller til forudsigelse af foderoptagelsen

Der har gennem årtier været en stærk interesse for at kunne forudsige foderoptagelsen hos drøvtyggere. Baggrunden herfor er den store indflydelse, næringsstofoptagelsen har på produktion og produktionseffektivitet og den økonomiske fordel ved at anvende maksimale mængder af relativt billige foderemner. Vi har imidlertid også argumenteret for en anden årsag til at interessere sig for foderoptagelsens regulering og manipulering via systemer til forudsigelse af foderoptagelsen. Det gælder sammenhænge mellem næringsstofoptagelsen og risikoen for produktionssygdomme (Ingvartsen et al., 1999; Ingvartsen & Boisclair, 2001).

Forskellige metoder er anvendt til forudsigelse af foderoptagelsen. Langt de fleste modeller til forudsigelse af foderoptagelsen er baseret på regressionsmodeller, men der er også udviklet mere komplekse systemer, herunder fyldesystemer. Endelig er der også mekanistiske modeller.

Simple og multiple regressionsmodeller

Der er skrevet adskillige oversigtsartikler, der belyser fordele og problemer med regressionsmodeller (Ingvartsen, 1994b; Faverdin et al., 1995). Simple regressionsmodeller er udviklet, men de er for primitive til at kunne give en tilstrækkeligt nøjagtig forudsigelse af foderoptagelse (Ingvartsen, 1994). De eksisterende multiple regressionsmodeller er generelt afledte af specifikke forsøg, der repræsenterer et meget begrænset sæt af faktorer, der påvirker foderoptagelsen. Alle regressionsmodeller indeholder dyrefaktorer, mens kun halvdelen tager hensyn til foderfaktorer, og stort set ingen tager hensyn til miljøfaktorer. Udeladelse af vigtige faktorer, der påvirker foderoptagelsen, resulterer naturligvis i manglende nøjagtighed i modellerne.

Et alvorligt problem i brugen af multiple regressionsmodeller er colinearitet mellem de uafhængige variable, der øger usikkerheden på modellernes parameterestimater og dermed giver usikker prædiktion, når modellerne anvendes på uafhængigt materiale.

Principal component analyser og ridge regression analyser forbedrer tolkningen af data og resulterer i simplere og mere sikre modeller (Rook et al., 1990a; Rook et al., 1990b). For et begrænset sæt af forudsætninger kan sådanne multiple regressionsmodeller være anvendelige, men for generel brug har de en meget (f.eks. Mertens, 1987) begrænset værdi. Regressionsmodeller er endvidere vanskelige at forbedre, med mindre nye forsøgsdata kan adderes til tidligere data forud for mere komplekse statistiske analyser.

Mere komplekse systemer

På grund af ovennævnte problemer med multiple regressionsmodeller er der udviklet flere mere komplekse systemer, der anvendes i praksis. Til ungdyr er der i England bl.a. udviklet et system, der inkluderer såvel dyrefaktorer og foderfaktorer, men systemet kan udelukkende anvendes til prædiktion af ensilageoptagelsen (Lewis, 1981). På Cornell universitetet har en gruppe forskere udviklet et system til ungdyr, der tager ikke blot dyre- og foderfaktorer i betragtning men også miljøfaktorer (Fox & Black, 1984; National Research Council, 1987; Fox et al., 1988; Rayburn & Fox, 1990).

Også for malkekøer har Lewis (1981) udviklet et ligningssystem til prædiktion af foderoptagelsen, der anvendes hyppigt i England. Allerede i 60'erne og tidligt i 70'erne er der udviklet todelte modeller, der tager hensyn til såvel den fysiske som stofskiftebegrænsninger i foderoptagelsen (Conrad et al., 1964; Baumgardt, 1970; Forbes, 1977). Disse modeller har delvist været inspirationskilde for en række senere modeller. Mertens (1987) og NRC (1987) er de eneste, der har inkluderet vægtændringer i tidlig laktation i deres modeller. Imidlertid er dette problematisk, da vægtændringer i tidlig laktation afhænger af foderoptagelsen. NDF-systemet foreslået af Mertens (1987) anvender en kemisk enhed som NDF som en hovedfaktor i prædiktionen af foderoptagelsen, hvilket har sine begrænsninger. I en erkendelse heraf er systemet ændret således, at systemet nu også tager hensyn til forskelle i partikelstørrelse (Mertens, 1992). Evaluering af NDF-systemet mod andre modeller har vist, at NDF som den eneste variabel er i stand til at estimere foderoptagelsen i generelt anvendelig områder, men at modellens nøjagtighed er utilstrækkelig til at sikre en sikker forudsigelse af foderoptagelsen (Rayburn & Fox, 1993).

Finske Hyppölä & Hasunen (1970) foreslog et fyldeenhedssystem, idet de på basis af data fra Mäkelä (1956) antog, at foderoptagelse hos kvæg begrænses af foderets volumen. Systemet blev aldrig videreudviklet i Finland. Fyldeenhedssystemer, som anvendes i praksis, er imidlertid blevet udviklet i såvel Frankrig som Danmark. Formålet var – både i Frankrig og Danmark – at udvikle generelle additive systemer, som var i stand til at forudsige foderoptagelse under forskellige forhold. Det franske system blev skitseret af Jarrige et al. (1986b) og revideret af Jarrige et al. (1989). Systemet er beskrevet og kort diskuteret og sammenstillet i oversigtsartiklen af Ingvartsen (1994b). Det danske system til malkekøer er beskrevet og diskuteret i detaljer i de følgende afsnit.

Dynamiske og mekanistiske modeller

Dynamiske og mekanistiske modeller har også været udviklet til prædiktion af foderoptagelsen. Det primære formål med modellerne har været forskelligt, men hovedfokus har ofte været at simulere fordøjelsesprocesserne, at simulere ædeadfærden eller simulere udviklingen af forskellige egenskaber, herunder foderoptagelsen, over længere tid, f.eks. i en laktation. En gennemgang af sådanne modeller ligger ud over, hvad der skal behandles i nærværende kapitel. Dog skal vi kort kommentere sådanne modeller i forhold

til de ovennævnte modeller. Faverdin et al. (1995) konkluderede i deres review, at fyldesystemerne bør forbedres ved at tage hensyn til flere managementfaktorer og viden om foderoptagelse omkring kælvning. Fyldesystemerne kan dog ikke tage højde for forskelle i foderoptagelse, der skyldes vekselvirkninger mellem næringsstoffer fra forskelligt foder i vommen. Det kan dynamiske og mekanistiske modeller derimod. Imidlertid anvendes dynamiske og mekanistiske modeller sjældent til prædiktion af foderoptagelse i praksis, idet sådanne modeller primært anses for at være et forskningsværktøj (Dulphy & Demarquilly, 1994). Et andet væsentligt problem er de store krav, sådanne modeller stiller til input informationer, for at modellerne fungerer rimeligt (Mertens, 1987), krav der næppe kan opfyldes i praksis. Det er næppe sandsynligt, at udviklingen af dynamiske og mekanistiske modeller kan erstatte de simplere, men stadig komplekse, systemer som f.eks. fyldesystemerne, der anvendes til forudsigelse af foderoptagelsen i praksis i øjeblikket (Yearsley et al., 2001).

18.3 Danske systemer til forudsigelse af foderoptagelsen

Som nævnt i foregående afsnit har det endnu ikke været muligt at udforme praktisk anvendelige dynamiske modeller til brug for forudsigelse af foderoptagelsen, selvom det teoretisk set ville være det ideelle. Det skyldes, at foderoptagelsens regulering er meget kompleks (Ingvartsen & Andersen, 2000), og at den eksisterende viden om, hvordan foderoptagelsen reguleres, er mangelfuld. En anden vigtig årsag er, at det kan være vanskeligt i praksis at skaffe det input, som er nødvendigt, for at dynamiske systemer skal kunne fungere tilfredsstillende. Som et simpelt eksempel skal der for at modellere nedbrydningen og passagen i formaverne bruges informationer om fodermidlernes nedbrydningsprofiler og om resistensen mod fysisk findeling. Det har endnu ikke været muligt at udvikle kommercielt anvendelige analysemetoder til fremskaffelse af disse oplysninger.

På grund af disse begrænsede muligheder er der i Danmark udviklet systemer, som baserer sig på mekanistiske men statiske modeller. Systemerne bygger på de væsentligste, kendte sammenhænge mellem foderoptagelsen og dyrenes karakteristika, foderets egenskaber samt miljømæssige forhold. Der er udviklet to danske systemer, et for malkekøer (Kristensen, 1983; Ingvartsen & Kristensen, 1987; Kristensen, 1995) og et for ungkvæg (Ingvartsen et al., 1986; Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a). Systemerne er additive og bygger i princippet på den enkle forudsætning, at foderoptagelsen bliver begrænset enten fysisk, når vommen er fyldt og ikke kan rumme mere (fysisk regulering) eller af signaler fra stofskiftet, der fortæller, at organismen er forsynet med næringsstoffer til at dække det potentielle forbrug (stofskifteregulering). Disse begreber er nærmere beskrevet i kapitel 7 i dette bind, som der skal henvises til for en uddybende forklaring.

Den fysiske regulering hidrører fra, at vommen holder grove foderpartikler tilbage for at effektivisere udnyttelsen af disse fodermidler. Der er imidlertid kun en begrænset kapacitet for mængden af foder, som vommen kan rumme. Denne kapacitet sætter grænsen for, hvor meget et dyr kan optage af langsomt omsættelige fodermidler med en grov struktur. Receptorer i vomvæggen registrerer udstrækning af vomvæggen og sender signaler til hjernen, der stimulerer følelsen af mæthed. Der er derfor indført et modsvarende begreb i form af fodermidlernes fylde. Alle fodermidler er blevet tilskrevet en fyldefaktor (FF), som er et relativt mål for, hvor meget plads fodermidlet optager i

vommen. Disse relative værdier er fastsat ud fra data fra fodringsforsøg, hvor ad libitum optagelsen af foder er blevet registreret. I begge systemer blev der grundlæggende fastsat en fyldeværdi for en type foder, nemlig kraftfoder. Derefter blev der beregnet relative værdier for andre fodermidler, primært grovfoder, ud fra substitutionsforholdet, dvs. den absolutte værdi af den ændring der skete i ad libitum optagelsen af et givet andet foder (G), når mængden af kraftfoder (K) blev forøget med en enhed:

Substitutionsforholdet = $|\Delta G/\Delta K|$

Fyldeværdien for G kunne da beregnes som:

$FF_G = FF_K$/ Substitutionsforholdet

Forholdet mellem fyldeværdierne er da også lig substitutionsforholdet:

$FF_K/FF_G = |\Delta G/\Delta K|$

Disse forhold kan kun bestemmes inden for et område, hvor den fysiske regulering har en klar effekt på foderoptagelsen, og hvor substitutionsforholdet er nær konstant, dvs. der sker en nær retliniet reduktion i ad libitum optagelsen af et fodermiddel, når mængden af et andet øges. Set over et større interval af kraftfoder/grovfoder forhold er substitutionen krumlineær, først og fremmest på grund af overgang fra fysisk til stofskifteregulering. Når kraftfoderandelen bliver så høj, at den fysiske begrænsning ikke hindrer dyret i at optage den energimængde, den maksimalt er i stand til at udnytte, bliver substitutionsforholdet på energibasis 1,0. I dette område må foderoptagelsen estimeres ud fra et fastlagt behov for energi eller ved en form for korrektion af kapaciteten. Ved højt kraftfoder/grovfoder forhold kan en medvirkende årsag til et krumlineært forløb også være, at omsætningen af cellevægsstoffer i vommen hæmmes på grund af lave pH-værdier. Fyldeværdierne er i systemet for ungkvæg bestemt inden for området, hvor kraftfoder udgjorde 20 til 60 % af tørstoffet, og for køernes vedkommende var det i området 20 til 55 % kraftfoder. Se nærmere om bestemmelse af substitutionsforhold i underafsnittet om forskellige fyldeenheder for køer og ungkvæg.

Fylden af grovfoder er afhængig af grovfoderets fordøjelighed og foderværdi. Det betyder, at der er vekselvirkning mellem grovfoderets fordøjelighed og mængden af kraftfoder, således at substitutionsforholdet er større, jo højere grovfoderets fordøjelighed er (Kristensen & Skovborg, 1990). Denne variation i grovfoderets fyldeværdier blev i begge systemer fastlagt ud fra variationen i foderoptagelsen af grovfoderet i forhold til grovfoderets foderværdi. I systemet for malkekøer er fyldeværdierne for græsensilage med en fordøjelighed af organisk stof på 80 og 65 % hhv. 0,46 og 0,54 pr. kg tørstof. Substitutionsforholdene over mod kraftfoder er således 0,22/0,46 = 0,48 og 0,22/0,54 = 0,41. Substitutionsforholdet mellem disse to slags græsensilage er FF_{G1}/FF_{G2} eller 0,46/0,54 = 0,85. Dvs. hvis man erstatter G1 med G2 uden at ændre mængderne af andre fodermidler i rationen, så forventes optagelsen af tørstof i G2 at blive 85 % af optagelsen af G1.

For en række enkeltfodermidler er fyldeværdierne fastlagt som differencen mellem en gruppe forsøgsdyrs foderoptagelseskapacitet og summen af fyldeværdier for alle andre fodermidler i rationen. Der er desuden i begge systemer indført en række korrektioner for f.eks. partikelstørrelse, tørstofindhold i ensilage, planteart etc.

For at kunne beregne foderoptagelsen ved fysisk begrænsning blev der fastsat kapaciteter (Ku for ungdyr og Kk for malkekøer) for foderoptagelse hos dyrene, som svarede til

de fyldeværdier, som var tillagt fodermidlerne. Dette blev gjort ved på basis af forsøgsdata at fastlægge summen af fyldeenheder, som dyrene optog ved ad libitum fodring. Der blev på denne måde beregnet kapaciteter for forskellige kategorier af dyr i forskellige tilstande.

For malkekøernes vedkommende forelå der ved systemets udvikling kun data inden for det område, hvor der syntes at være en retlinet substitution mellem kraftfoder og grovfoder. Det blev derfor bestemt, at der kunne anvendes et system, som udelukkende var baseret på beregning af den fysiske begrænsning af foderoptagelsen.

Kvier og ungtyre blev dengang som nu fodret med rationer, der varierer i sammensætning lige fra 100 % grovfoder til næsten 100 % kraftfoder. Det var derfor klart, at der var tale om en krumliniet substitution mellem kraftfoder og grovfoder (Ingvartsen et al., 1986). Jo højere kraftfoderandelen bliver, jo større bliver substitutionsforholdet, idet stofskifteregulering da får stigende indflydelse. Ved en høj kraftfoderandel kan dyret optage den mængde energi, den kan udnytte. Der blev derfor i systemet for ungdyr indført en maksimal grænse for foderoptagelsen bestemt af stofskifteregulering. Denne grænse blev fastsat som det antal FE, ungdyr optager (FEmax), når de fodres efter ædelyst med en kraftfoderblanding med en energiværdi på 1,05 FE pr. kg tørstof.

Begge systemer er udviklet på basis af data fra registreringer af foderoptagelsen i fodringsforsøg samt analyser af sammenhænge mellem foderoptagelsen og en række egenskaber ved foderet, dyrene og miljøet samt litteraturstudier og metaanalyser. Der er til dette formål valgt egenskaber, som for det første spiller væsentlige roller i relation til fysisk regulering og stofskifteregulering af foderoptagelsen, og som der for det andet også er realistiske muligheder for at få informationer om til brug for foderplanlægningen i det praktiske kvægbrug (Tabel 18.1). På basis af disse egenskaber fastlægges dyrenes kapacitet og fodermidlernes fylde.

De udvalgte data stammer fra forsøg, hvor der med sikkerhed er fodret ad libitum med hele rationen (fuldfoder) eller en væsentlig del af den, dvs. der har været foder tilgængeligt hele døgnet, og en rest på 5-10 % er vejet tilbage.

Tabel 18.1 *Væsentlige egenskaber ved dyrene, foderet og miljøet, som der er taget hensyn til i danske systemer til forudsigelse af foderoptagelsen*

Dyr	Foder	Management og miljø
Race	Planteart	Staldtype (løs/bundet)
Køn	Fodertype	Fodringsprincip
Alder	Fordøjelighed/energiværdi	
Vægt/størrelse	Fysisk form	
Drægtighed	Ensilagens tørstofindhold	
Laktationsstadium	Ensilagens konserveringskvalitet	
Vækst/ydelse (energibehov)		

En anden forudsætning var, at ingen del af foderrationen måtte være udmålt individuelt f.eks. i forhold til dyrenes produktion. Som eksempel er kraftfodertilskud ved separat tildeling givet i samme mængde til alle dyr uanset produktion, hvilket er vigtigt for at kunne tolke resultaterne.

Malkekøer

For malkekøer, hvor systemet var bygget på primært fysisk begrænsning af foderoptagelsen, kunne den forventede foderoptagelse beskrives ved formel 18.1:

$$\sum_{i=1}^{n} TS_i \cdot FFk_i = Kk \qquad \textbf{(18.1)}$$

hvor: TS_i = kg tørstof af det i´te fodermiddel
FFk_i = fyldeenheder pr. kg tørstof af det i´te fodermiddel
Kk = køernes foderoptagelseskapacitet målt i fyldeenheder

eller, summen af de enkelte fodermidlers fylde skal være lig med koens foderoptagelseskapacitet. I stedet for tørstof kan også indsættes FE og fylde pr. FE. Et sådant princip blev foreslået af Hyppölä & Hassunen (1970), som antog, at foderoptagelsen var begrænset af foderets fylde. Der blev imidlertid ikke bygget videre på dette forslag. Derimod blev et tilsvarende system udviklet i Frankrig (Jarrige, 1986; Jarrige et al., 1986a; Dulphy et al., 1989).

Siden det danske system blev udviklet, er der sket en ændring i fodringen, så der bruges større andele af kraftfoder til køerne. I nærværende kapitel er der derfor beskrevet en tilføjelse til systemet, som indebærer en korrektion af foderoptagelseskapaciteten (Kk), når fylden af foderrationen kommer under en vis grænse. Denne ændring skal tackle overgangen til et foderniveau, hvor stofskiftereguleringen får en betydende indflydelse på foderoptagelsen.

Selv i det betydelige område, hvor den fysiske begrænsning af foderoptagelsen spiller en dominerende rolle, blev det fra starten antaget, at der er et samspil mellem den fysiske regulering og stofskiftereguleringen som beskrevet af Kristensen (1995) og Ingvartsen et al. (1999; 2000) (se også kapitel 7). Det betyder, at kapaciteten hos et givet dyr, selvom der er tale om en klar fysisk begrænsning af foderoptagelsen, ikke er noget fast punkt, men er afhængig af dyrets fysiologiske stade og produktionen og dermed energibehovet. Et større energibehov stimulerer appetitten kraftigt, hvorved udnyttelsen af den fysiske kapacitet øges. Dette er beskrevet i kapitel 7. Den fysiske begrænsning af foderoptagelsen er således stærkt varierende hen gennem koens laktationsperiode, og den er påvirket af dyrenes fysiske aktivitet. Virkninger af sådanne samspil bliver i systemet regnet ind i kapaciteten Kk.

Ungdyr

Systemet for ungkvæg byggede som nævnt fra starten både på en begrænsning vedrørende maksimal energioptagelse (FEmax) (stofskifteregulering), og en vedrørende maksimal kapacitet for fylde (Ku) (Ingvartsen et al., 1986). Systemet er additivt, men der indgår to ligninger vedrørende henholdsvis stofskifteregulering (18.2) og fysisk regulering (18.3):

$\sum_{i=1}^{n} FE_i$ = FEmax, gælder for rationer hvor

Ku/(FFu pr. FE) ≥ FEmax **(18.2)**

eller

$\sum_{i=1}^{n} FE_i \cdot FFu_i$ = Ku, gælder for rationer for

Ku/(FFu pr. FE) < FEmax **(18.3)**

hvor

FE_i = antal FE i det i´te fodermiddel
FFu_i = fyldeenheder pr. FE af det i´te fodermiddel
FEmax = dyrenes kapacitet for energioptagelse
Ku = dyrenes kapacitet for optagelse af fyldeenheder

I den første ligning antages det, at det er energimængden i foderet, altså stofskiftefaktorer, der begrænser foderoptagelsen i situationer, hvor fyldebegrænsningen tillader en større optagelse af energi end svarende til den maksimale energiomsætning i dyrene. I den anden ligning antages det, at det er foderets fylde, der sætter begrænsningen for foderoptagelsen, altså at optagelsen styres af den fysiske regulering. Ved brug af systemet beregnes begge begrænsninger, og den, der giver den laveste fodermængde, angiver den forventede foderoptagelse.

Ved brugen af de to ligninger, som betyder et enten-eller mht. fysisk regulering eller stofskifteregulering som begrænsende faktor, forudsættes altså en skarp grænse mellem de to reguleringsmekanismer. Der er imidlertid ikke nogen klar adskillelse mellem områder, hvor foderoptagelsen styres af fysiske begrænsninger og af stofskiftefaktorer, idet alle fysiologiske reguleringsmekanismer virker samtidig (Ingvartsen & Andersen, 2000). De anvendte forudsætninger i ligning 18.2 og 18.3 kan med en rimelig tilnærmelse estimere foderoptagelsen som beskrevet i substitutionskurver mellem kraftfoder og grovfoder, som er fastlagt på grundlag af fodringsforsøg (Ingvartsen et al., 1986) (se beskrivelsen af grundlaget i det senere afsnit om systemet for ungkvæg).

Forskellige fyldeenheder for køer og ungdyr

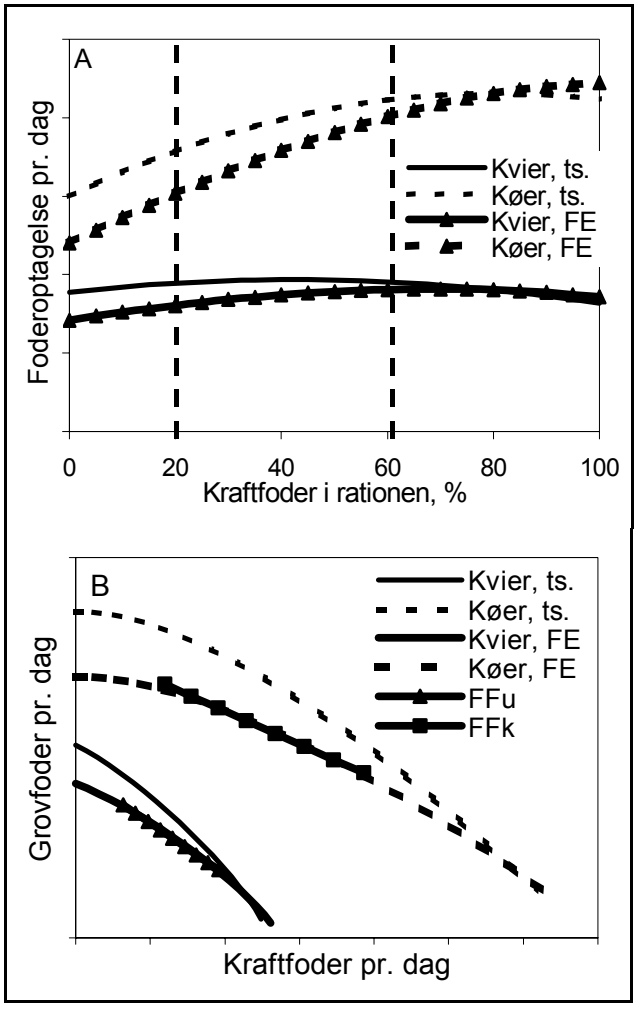
For de to systemer for hhv. ungkvæg og malkekøer er der med vilje valgt værdier for fyldeenheder for foderet, som ligger på helt forskellige niveauer. For ungkvæg blev der således valgt en værdi for kraftfoder på 1,05 FFu pr. kg tørstof eller 1,00 pr. FE, når energiværdien er 1,05 FE pr. kg tørstof. For køer blev der valgt en værdi på 0,22 FFk pr. kg tørstof for kraftfoder, og denne værdi var baseret på, at den var sat i relation til en forventet værdi på ca. 1 for det mest fyldende foder (eks. rughalm) i fodermiddeltabellen. Senere korrektioner har imidlertid ændret værdierne for halm.

Substitutionsberegningerne for ungdyr og malkekøer har eksempelvis ført til en FFu på 1,12 pr. kg tørstof for kløvergræsensilage med en energiværdi på 0,81 FE pr. kg tørstof, mens FFk for det samme foder er 0,47 pr. kg tørstof. Ved at vælge helt forskellige størrelser undgås lettere fejltagelser i brugen af værdierne. Der kan nemlig ikke anvendes samme værdisæt for ungdyr og malkekøer, først og fremmest fordi der er stor forskel på de relative fyldeværdier for kraftfoder i forhold til grovfoder. Det fremgår af de netop angivne værdier for kraftfoder og græsensilage. For ungdyr er værdien for den givne kløvergræsensilage ca. 1,07 gange værdien for kraftfoder, mens den for malkekøer er ca. 2,14 gange. Substitutionsforholdet for ungkvæg er således fundet at være 1,05/1,12 ≅ 0,94 og for køer 0,22/0,47 ≅ 0,47. For jævn til god foderværdi af græsensilage ligger substitutionsforholdet for ungkvæg på

0,90-0,95, mens det for køer er fundet at være 0,40-0,50.

Årsagen til, at substitutionsforholdet er langt større hos ungdyr end hos malkekøer, antages at være, at ungdyrene har et relativt lavere energibehov end malkekøer, og selv inden for det område, hvor substitutionsforholdene er bestemt, er afstanden mellem det potentielle energibehov og energioptagelsen langt mindre hos ungdyr end hos malkekøer. Det betyder, at stofskiftereguleringen har betydelig større indflydelse hos ungdyr end hos malkekøer, og/eller omvendt at der hos malkekøer er tale om en kraftigere stimulering af udnyttelsen af den fysiske kapacitet. Dette er illustreret skematisk i Figur 18.1.

Figur 18.1A viser ændringerne i foderoptagelsen, når andelen af kraftfoder øges, og Figur 18.1B viser substitutionen mellem kraftfoder og grovfoder for hhv. kvier og køer. Området mellem de lodrette, stiplede linier i Figur 18.1A illustrerer, hvor substitutionerne til beregning af FFu og FFk er bestemt, og i Figur 18.1B er områderne vist ved fremhævede signaturer på linierne. Inden for disse områder er der som beskrevet brugt rette linier (tangenter) til beregning af substitutioner og fyldeværdier. Tørstofoptagelsen hos kvier når maksimum ved en relativ lav kraftfoderandel i rationen, hvorefter den falder, fordi energioptagelsen har nået sit maksimum og forbliver konstant svarende til energibehovet til maksimalvækst ved yderligere stigning i kraftfoderandelen. Hos køer stiger den daglige energi- og tørstofoptagelse betydelig mere, og stigningen fortsætter op til en højere kraftfoderandel. Stigningen i energioptagelsen ophører dog ved meget høje kraftfoderandele. Disse forskelle betyder, at substitutionsforholdet er betydeligt højere hos ungdyr end hos køer.



Figur 18.1 *Skematisk illustration af den totale tørstofoptagelse ved stigende andel kraftfoder i rationen (A) samt grovfoderoptagelsen ved stigende kraftfodertildeling (B) hos ungdyr og køer.*

Variationen i fyldeværdier inden for grovfoderemner er også lidt større i systemet for malkekøer end for ungdyr. Græsensilage med en energiværdi på 0,68 FE pr. kg tørstof har i systemet for ungdyr en fyldeværdi, som er 1,07 gange større end ensilage med en energiværdi på 0,88 FE pr. kg tørstof. I systemet for malkekøer er det tilsvarende forhold 1,14.

Generelt vedrørende systemerne

Generelt er der som grundlag for disse systemer valgt egenskaber ved foder og dyr, som på en eller anden måde relaterer til fysisk regulering eller stofskifteregulering, men når det gælder f.eks. ensilagens tørstofindhold og ensilagekvaliteten, er der usikkerhed om de bagved liggende mekanismer (Ingvartsen, 1992c). Virkningerne på foderoptagelsen har i denne forbindelse formentlig primært noget at gøre med foderets palatabilitet (Ingvartsen, 1992c) og virkninger i organismen (se kapitel 7), men i systemerne indregnes virkningerne for enkelhedens skyld i foderets fyldeværdier (Ingvartsen, 1992c).

Det er tilstræbt at give systemerne en generel anvendelighed, og de er i øvrigt udformet på en sådan måde, at det er let at indføre korrektioner i systemerne, så snart der opnås nye erkendelser på enkeltområder vedrørende sammenhænge mellem dyrenes og foderets egenskaber og foderoptagelsen.

18.4 Systemet for malkekøer

I det følgende fremføres først og fremmest dokumentationen for det grundlag, som de danske systemer bygger på. De benyttede sammenhænge er også diskuteret på basis af nyere relevant information, og der er foretaget visse korrektioner, hvor der er fundet behov for det, og der har været datagrundlag for korrektionerne.

Der er blevet fastsat relative fyldeværdier for forskellige fodermidler ud fra de tørstofoptagelser, der blev registreret, når forskellige fodermidler erstattede hinanden. Størrelsesordenen af værdierne blev sat således, at det mest fyldende foder skulle have en fyldeværdi på 1,00 pr. kg tørstof. Senere korrektioner har bevirket, at der ikke længere er værdier på 1. Først blev den relative værdi af kraftfoder i forhold til græsensilage fastlagt. Derefter fulgte fastlæggelse af relative værdier for grovfoder af forskellig art og kvalitet og for forskellige andre fodermidler. På det samme materiale blev der bestemt kapaciteter for dyrene som summen af fyldeværdierne for de optagne fodermidler. Derefter blev kapacitetsværdierne gradueret for forskellige grupper af dyr, eller der blev fastsat sammenhænge mellem kapaciteten og forskellige egenskaber hos dyrene ud fra den registrerede optagelse af fyldeenheder. Udviklingen af systemet er beskrevet af Kristensen (1983), men i forbindelse med implementering af systemet i praktiske foderplanlægningssystemer blev der lavet visse tilføjelser og tilretninger, som senere er delvist beskrevet af Ingvartsen & Kristensen (1987), Kristensen & Kristensen (1987) og Kristensen (1995). Der er endvidere i forbindelse med udarbejdelse af dette kapitel lavet en korrektion på det grundlæggende system, således at der tages hensyn til dominansen af stofskifteregulering på et højt foderniveau. Der er også lavet mindre korrektioner på visse af systemets værdier på grundlag af nyere analyser af forsøgsdata.

De egenskaber hos køerne, der spiller en afgørende rolle for foderoptagelsen, er racen, koens alder, størrelse, ydelse og stadium i drægtigheds-/laktationscyklussen. Alle data, der er anvendt til opbygning af systemet til forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer, er baseret på forsøg med SDM-køer. Den følgende gennemgang knytter sig derfor i første omgang til denne race. Ydelsesniveauet i det samlede, oprindelige datamateriale, der blev lagt til grund for systemet, svarede til en gennemsnitlig ydelse pr. årsko på besætningsniveau på ca. 6500 kg energikorrigeret mælk. Datamaterialet stammede fra et forsøgsprojekt med græsensilage høstet på tre forskellige udviklingstrin og suppleret med forskellige mængder kraftfoder (Kristensen, 1983; Kristensen & Skovborg, 1990) samt fra resultater fra samtidige eller ældre forsøg vedrørende foderoptagelse hos

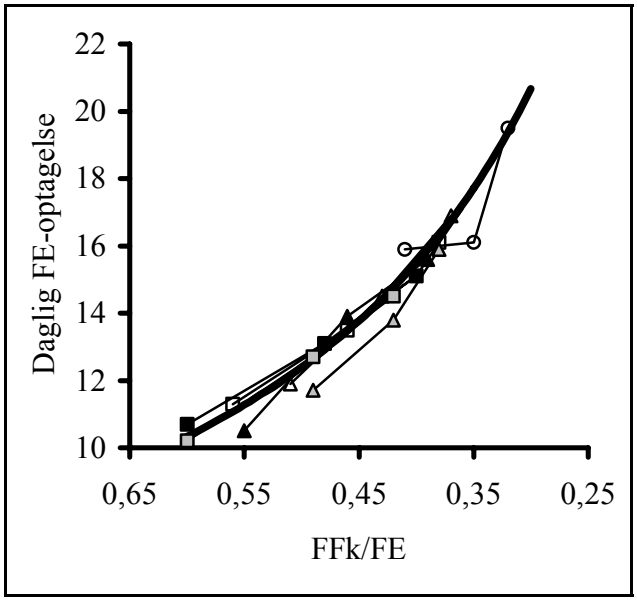
35 andre hold af forsøgskøer, som var blevet fodret med forskellige kombinationer af græsensilage, helsædsensilage, majsensilage, halm og hø samt roer og tilskudsfoder. Forsøget med slættid for græsensilage omfattede tre gentagelser gennemført over tre år med i alt 160 ko-perioder og med rajgræsensilage som grundfoder. To af gentagelserne omfattede perioden 0-15 uger efter kælvning, mens det tredje udførtes i perioden 12-22 uger efter kælvning. De 35 andre forsøgshold omfattede 7-12 køer pr. forsøgshold, og forsøgene blev udført i forskellige afsnit af laktationsperioden.

18.5 Malkekøers foderoptagelseskapacitet

Fysisk regulering og stofskifteregulering

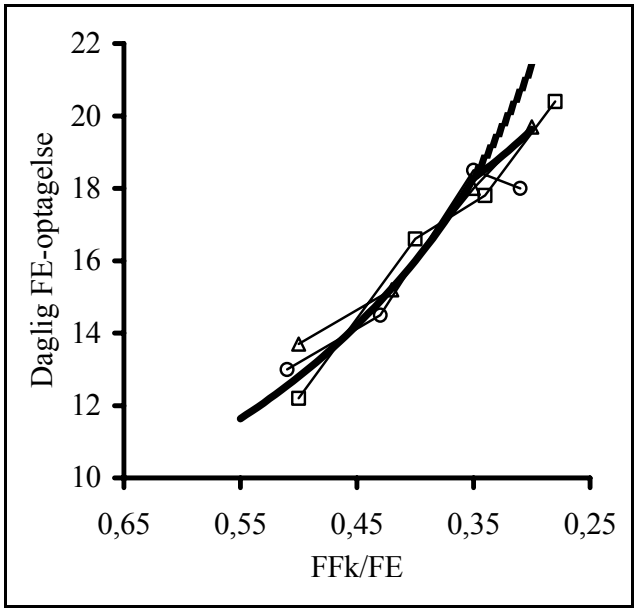
I kapitel 7 er det beskrevet, at den fysiske begrænsning og stofskiftereguleringen af foderoptagelsen virker integreret. Dette kommer især til udtryk ved, at den fysiske begrænsning ændrer niveau i forhold til koens energibehov og dens mulighed for at dække dette behov gennem foderoptagelsen og/eller dens muligheder for at hente energireserver fra depoterne. Derfor øges foderoptagelsen hos en ko, når energibehovet stiger, selvom der fodres med en ration, hvis optagelse er fysisk begrænset. Dette samspil spiller en væsentlig rolle for variationerne i foderoptagelseskapaciteten i løbet af laktationsperioden, som beskrives senere i dette afsnit. Men først beskrives problematikken omkring overgangen mellem dominans af fysisk begrænsning og stofskifteregulering af foderoptagelsen hos malkekøer.

I de data fra forsøgsprojektet med forskellig slættid for ensilage, som dannede en væsentlig baggrund for udviklingen af systemet, var der kun en enkelt foderration med en fyldeværdi på mindre end 0,35 FFk FE^{-1}. Som illustreret i Figur 18.2 viste disse data, at den fysiske regulering af foderoptagelsen kunne antages at være den afgørende faktor for foderoptagelsen i hele det undersøgte interval. Punkterne følger funktionen FE = Kk/(FFk/FE), som er illustreret ved den kraftige, fuldt optrukne kurve.

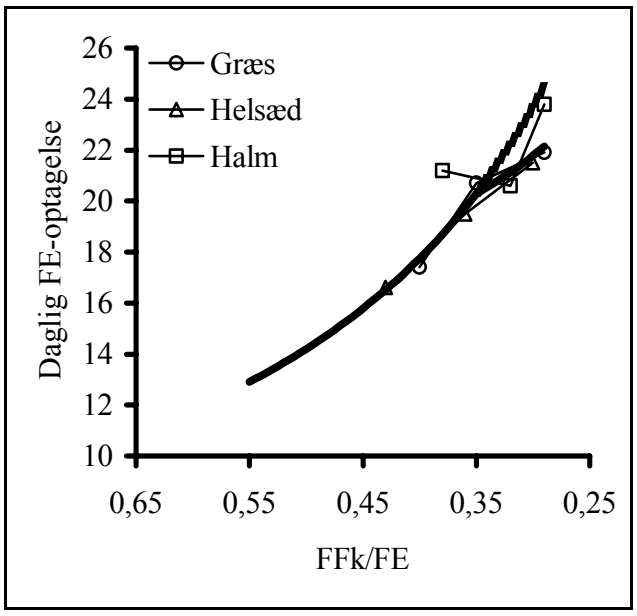


Figur 18.2 *Sammenhæng mellem fyldeværdier af rationer og foderoptagelsen i forsøg med græs høstet på forskelligt udviklingstrin og suppleret med forskellige mængder kraftfoder.*

Der er senere gennemført forsøgsprojekter, hvor der var flere rationer med ned til 0,30 FFk pr. FE. Det ene var et projekt med stigende mængder af byg og/eller melasse i rationen, som blev udført med køer med en ydelseskapacitet svarende til en besætningsårsydelse på godt 7000 kg EKM pr. ko (Figur 18.3) (Aaes, 1987). Det andet var et forsøg med græsensilage, helsædsensilage eller ammoniakbehandlet halm, hver suppleret med tre forskellige andele kraftfoder (Kristensen, 1999), hvor køerne havde en ydelseskapacitet svarende til ca. 10000 kg EKM pr. årsko (Figur 18.4).



Figur 18.3 *Sammenhæng mellem fyldeværdier af rationer og foderoptagelsen i forsøg med stigende mængder byg og/eller melasse i rationen.*



Figur 18.4 *Sammenhæng mellem fyldeværdier af rationer og foderoptagelsen i forsøg med græsensilage, helsæd eller halm sammen med forskellige mængder kraftfoder.*

Resultaterne af begge disse forsøg giver tydelige indicier for, at når fyldeværdien af rationen blev mindre end ca. 0,35 FFk pr. FE, så blev foderoptagelsen noget mindre end beregnet på basis af forudsætningen om primært fysisk regulering (den trappeformede linie i dette område).

Det skal nævnes, at der i begge forsøg blev fodret med fuldfoder, hvilket kan være af væsentlig betydning på dette foderniveau (se senere i afsnit om fodringsprincipper). Disse resultater viser, at stofskiftereguleringen får en væsentligt øget indflydelse ved fyldeværdier mindre end 0,35 FFk pr. FE. Resultaterne i figurerne 18.3 og 18.4 viser, at i intervallet ned til 0,30 FFk FE^{-1}, som resultaterne dækker, er foderniveauet inde i et område, hvor stofskiftereguleringen medfører en væsentlig hæmning af foderoptagelsen. Der er dog ikke i dette område tale om overgang til udelukkende stofskifteregulering, hvilket ville betyde, at kurven blev vandret. En krumliniet afbøjning i området mellem 0,35 og 0,30 FFk pr. FE kan tilnærmelsesvis beskrives ved at korrigere foderoptagelseskapaciteten med faktoren $(-0{,}68 + 8{,}3FFk/FE - 10(FFK/FE)^2)$. En retliniet korrektion synes imidlertid at kunne beskrive forløbet lige så godt i det aktuelle område. Der er i figurerne indlagt en håndfittet retliniet udretning af foderoptagelseskurven, som svarer til, at Kk er korrigeret med følgende faktor:

$$\text{Korrektionsfaktor} = 0{,}44 + 1{,}6 \cdot \text{FFk FE}^{-1} \qquad \textbf{(18.4)}$$

hvor FFk pr. FE er den totale rations fylde pr. FE. Korrektionsfaktoren anvendes i området $0{,}30 \leq \text{FFk FE}^{-1} < 0{,}35$.

Resultaterne tyder på, at afbøjningen kommer på samme niveau af fyldeværdi pr. FE

på trods af, at der var meget forskelligt ydelsesniveau og forskelligt foderniveau ved fodring med rationer med ens fyldeværdi i de to forsøg. Det er imidlertid i god overensstemmelse med de sammenhænge, der er beskrevet i kapitel 5 i bind 2, som indikerer, at responskurver for ydelse i relation til stigende energioptagelse nærmer sig sit maksimale niveau ved samme fyldeværdi af rationen uanset køernes forskellige ydelsespotentiale og som følge deraf forskellige foderniveau. Og når køerne nærmer sig maksimalt produktionsniveau, begynder stofskifteregureringen at få øget betydning for foderoptagelsen. Det forudsættes her, at den stigende energioptagelse er opnået ved ad libitum fodring med rationer med stadig lavere fylde. Forklaringen er, at den større foderoptagelse hos højtydende køer kombineret med en samtidig større mobiliseringsevne sætter de højtydende køer i stand til at opnå maksimal produktion med samme foderration som lavereydende køer. Ydelsesresponskurverne er forskudt til højre i et diagram med FE optaget på X-aksen og kg EKM på Y-aksen svarende til den større foderoptagelseskapacitet hos højtydende sammenlignet med lavtydende køer.

I det danske system er der faste fyldeværdier for fodermidlerne. Det betyder, at der forudsættes faste substitutionsforhold mellem kraftfoder og grovfoder op til det foderniveau, hvor stofskifteregureringen som foran beskrevet begynder at få en dominerende indflydelse. Faverdin et al. (1991) viste en tydelig sammenhæng mellem substitutionsforholdet og køernes energibalance (r = 0,80) i lighed med den, der tidligere blev omtalt ved sammenligning af malkekøer og ungkvæg. Dette er også grundlaget for det franske system til forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer (Dulphy et al., 1989), hvor substitutionen stiger med stigende foderværdi af grovfoderet og med stigende kraftfoderandel i rationen, mens den bliver lavere, jo højere køernes ydelse er. Fyldesystemet tager i sig selv højde for en stigning i substitutionsforholdet ved stigende foderværdi af grovfoderet. Fyldeværdierne for græsensilage fra forskellig slættid varierede fra 0,45 til 0,56 pr. kg tørstof (Kristensen & Skovborg, 1990). Når fyldeværdien for kraftfoder er 0,22 pr. kg tørstof, giver det en variation i substitutionsforholdet fra 0,22/0,45 ≅ 0,49 til 0,22/0,56 ≅ 0,39.

Når der ses bort fra området med fyldeværdier for rationen under 0,35 pr. FE, er der betydelig mindre variation i substitutionsforholdet i det danske end i det franske system. En forklaring på, at der kan opnås forskellige resultater forskellige steder, kan f.eks. være forsøgsperiodernes længde. Thomas (1987) pegede på en sammenhæng mellem substitutionsforholdet og forsøgstidens længde og forklarede, at i langtidsforsøg bliver der større effekt på mælkeydelsen af et større kraftfodertilskud end i korttidsforsøg. Og idet foderoptagelsen er positivt relateret til ydelsen, bliver også grovfoderoptagelsen højere og substitutionsforholdet dermed lavere. Der er således en afledt effekt af, at køernes egenskaber påvirkes på længere sigt. De danske forsøg, der ligger til grund for systemet, har relativt lange forsøgsperioder. I praksis er virkningerne på det lidt længere sigt også de mest relevante. I det foregående er det vist, hvor langt ned i fylde de faste substitutionsværdier holder i tidlig laktation (ca. til 0,35 FFk FE^{-1}). Senere i laktationen forudsættes det, at foderrationen ændres, og foderoptagelsen begrænses i takt med faldet i behovet, således at fyldeværdierne og dermed substitutionen fortsat holder.

Alder

Tabel 18.2 viser resultater vedrørende forskelle i foderoptagelseskapaciteten mellem aldersgrupperne førstekalvskøer versus køer i anden eller senere laktationer. Kvierne var

i gennemsnit ca. 24 måneder gamle ved kælvning. Den registrerede forskel på aldersgruppernes tørstofoptagelse var 2,5 kg. Ud over den målte forskel på foderoptagelsen mellem aldersgrupperne er i tabellen også opgivet en estimeret forskel. Dette tal er beregnet som den forskel, der kan forklares ved forskelle i dyrenes vægt og mælkeproduktion ved brug af de sammenhænge, der er beskrevet senere i dette afsnit. Den estimerede forskel var 1,0 kg tørstof mindre end den målte. Det er karakteristisk, at en del af forskellen mellem de unge og de ældre dyr i tidlig laktation ikke kan forklares af forskelle i kropsstørrelse og mælkeproduktion (Jarrige, 1986). Ædetiden pr. kg ensilage er også betydelig længere hos førstekalvs- end hos ældre køer (Krohn & Konggaard, 1976). Årsagerne kan være udviklingsmæssige, anatomiske forskelle eller forskelle i stofskifteprocesser og deres regulering.

Den gennemsnitlige fyldeværdi af græsensilagen, som blev anvendt i dette projekt, er fastsat til 0,489 FFk pr. kg tørstof. Forskellen på optagelsen mellem de to aldersgrupper i tidlig laktation svarede derfor til en forskel i fyldeenheder på 2,5 kg TS x 0,489 FFk kg^{-1} TS = 1,22 FFk. Forløbet af optagelseskapaciteten i laktationsperioden er beskrevet ved ligninger, som forklares senere i dette afsnit. Dette forløb blev oprindeligt fastlagt således, at der blev en tilsvarende forskel på kapaciteten mellem førstekalvs- og ældre køer i perioden 3-15 uger efter kælvning (5,27 Kk for førstekalvs-, 6,60 Kk for ældre køer ved en ydelseskapacitet på 6500 kg EKM pr. årsko på besætningsniveau). Forskellen mellem aldersgrupper med hensyn til ydelse øges med stigende produktionsniveau (Håndbog i Kvæghold, 2001). Det forventes, at det samme gør sig gældende mht. foderoptagelse. Det bliver diskuteret i afsnittet om forløbet af foderoptagelseskapaciteten i laktationsperioden. Forudsætningerne i forsøgsmaterialet var, at kvierne kælvede ca. 24 måneder gamle og umiddelbart efter kælvning vejede ca. 500 kg. I praksis kælver kvier af de tunge racer først ved en gennemsnitlig alder af 28-29 måneder (Håndbog i Kvæghold, 2001). Franske forsøg tydede imidlertid på, at vægten betød mere end alderen ved første kælvning (Troccon et al., 1979). Vægten af førstekalvskøer i praksis kendes ikke. Den foran fastlagte forskel blev derfor fastholdt i det danske system.

Tabel 18.2 *Vægt, daglig ydelse og ensilageoptagelse i to aldersgrupper samt en forskel på ensilageoptagelsen mellem aldersgrupperne estimeret på basis af vægt og ydelse (Kristensen & Ingvartsen, 1985)*

1. laktation	Vægt, kg	505	(435-583)
	Ydelse, kg 4 % mælk	19,8	(13,3-30,0)
	Foderoptagelse, kg TS	8,6	(4,2-15,1)
≥ 2. laktation	Vægt, kg	573	(453-735)
	Ydelse, kg 4 % mælk	23,1	(12,3-36,7)
	Foderoptagelse, kg TS	11,1	(6,0-18,3)
Målt forskel på tørstofoptagelse		2,5	
Estimeret forskel på tørstofoptagelse[*)]		1,5	

[*)] Estimeret på basis af forskelle på vægt og ydelse.

Der er god overensstemmelse mellem det franske (Coulon et al., 1989) og det danske system til forudsigelse af foderoptagelsen, når det gælder kapacitetsforskellen mellem førstekalvskøer og ældre køer.

Forskellen mellem disse aldersgrupper formindskes i løbet af laktationsperioden (Østergaard, 1979). Det skyldes dels, at førstekalvskøerne vokser og udvikler sig i løbet af laktationsperioden, dels at de har en langt fladere laktationskurve end de ældre køer, således at deres energibehov ikke falder så stærkt gennem perioden. Der tages højde for denne forskel i forløbet i de senere beskrevne ligninger til fastlæggelse af forløbet af foderoptagelseskapaciteten i laktationsperioden.

Køer i anden laktation har også tidligt i laktationsperioden en lidt lavere kapacitet end ældre køer, men denne kan fuldt ud forklares ved forskelle i vægt og ydelse (Jarrige, 1986; Kristensen, 1987 upubliceret). Der fandtes derfor ikke grund til at operere med en særskilt kapacitetsfaktor for andenkalvskøer.

Vægt og ydelse

Tabel 18.3 viser sammenhænge mellem foderoptagelsen, vægten og ydelsen beregnet på data fra tre forskellige forsøgsprojekter. I regressionsanalyserne af sammenhænge mellem foderoptagelsen og vægten eller ydelsen er alder inkluderet som klassevariabel, idet b-værdierne for vægt og ydelse ellers ville blive overestimerede på grund af den "uforklarede" forskel mellem aldersgrupperne. Foderoptagelsen udtrykt i forhold til dyrets vægt er et mål, der kan give anledning til betydelige fejlvurderinger, idet vægten ikke kun udtrykker dyrets størrelse som sådan, men også forskelle i fedningsgrad. En forøgelse af legemsvægten som følge af fedtaflejring reducerer foderoptagelsen pr. kg legemsvægt (Bines et al., 1969; Yadava et al., 1970; Garnsworthy & Topps, 1982). I analyser udført i forbindelse med udviklingen af det danske foderoptagelsessystem for malkekøer er som udtryk for dyrenes størrelse anvendt vægten umiddelbart efter kælvning, hvor der har været tilstræbt et standardiseret huld.

Der er en stærk positiv korrelation mellem koens størrelse og dens foderoptagelse. Størrelsen af parameterestimatet var stabil over de tre projekter (0,011-0,013). De er i overensstemmelse med tilsvarende værdier fundet af Vadiveloo & Holmes (1979) og Bines et al. (1977). Der er også fundet estimater med betydelige afvigelser herfra (Journet & Remond, 1976; Kirchgessner & Schwartz, 1984), men disse kan ofte forklares ved, at der f.eks. ikke er taget forsvarligt hensyn til forskelle i huld, eller at tilskudsfoder er tildelt efter ydelse, hvilket forstyrrer disse sammenhænge, sidstnævnte fordi der er positiv korrelation mellem vægt og ydelse.

Tabel 18.3 *Estimater af hældningskoefficienter i regressionsanalyser af sammenhænge mellem foderoptagelse i kg tørstof (Y) og koens vægt i kg (x) og ydelse i kg 4 % mælk (z). $Y = a + b_1x + b_2z$ (Kristensen & Ingvartsen, 1985)*

	Projekt 1		Projekt 2		Projekt 3	
	b_1	b_2	b_1	b_2	b_1	b_2
Regressionskoefficient	0,013	0,19	0,011	0,14	0,012	0,15
Standardafvigelse	0,0023	0,035	0,0021	0,029	0,0024	0,039

I analyserne fandtes ingen signifikante forskelle mellem førstekalvs- og ældre køer mht. virkningen af kropsvægten på foderoptagelsen (P = 0,61, 0,11 og 0,82 hhv. i de tre projekter).

I foderoptagelsessystemet kan korrektion for vægt foretages ved hjælp af følgende ligninger:

1. laktation:
Korrektionsfaktor = (Vægt - 500) · 0,006 **(18.5)**

≥ 2. laktation:
Korrektionsfaktor = (Vægt - 575) · 0,006 **(18.6)**

hvor Vægt er vægten umiddelbart efter kælvning ved normalt huld. Tallene 500 og 575 var den gennemsnitlige vægt af køerne i de to aldersgrupper i det materiale, der lå til grund for beregningen af sammenhængene. Faktoren 0,006 er fremkommet ved at multiplicere variationen i foderoptagelsen i forhold til vægten med den gennemsnitlige fyldeværdi for grovfoderet i projekt 1: 0,012 x 0,489 ≅ 0,006. Korrektionen bruges normalt ikke i praksis, hvor der som regel ikke foreligger vægte på køerne. Men det er vigtigt at korrigere, hvis der er afvigelser fra ovennævnte størrelser, og opmærksomheden må bl.a. være koncentreret om en evt. ændring af køernes størrelse over tid.

Malkekøernes foderoptagelse er også stærkt korreleret med ydelsen. I resultater i litteraturen er denne sammenhæng imidlertid ofte forstyrret af, at kun en del af foderet er tildelt ad libitum, mens en anden del er varieret efter ydelse. Når ydelsen er højere, tildeles der mere tilskudsfoder, hvilket sænker optagelsen af det basale ad libitum foder, og balancen er ofte sådan, at denne sænkning i optagelsen af ad libitum foderet er af samme størrelse som den større ydelses stimulerende virkning på foderoptagelsen. Det konkluderes derfor, at ydelsen ingen virkning har på ad libitum foderoptagelsen.

Tørstofoptagelsen var i de tre projekter vist i Tabel 18.3 0,14 til 0,19 kg større for hvert kg forskel i mælkeydelse, hvilket er på linie med estimater fastlagt i tilsvarende multiple regressionsligninger af Bines et al. (1977) (0,14) og Vadiveloo & Holmes (1979) (0,16). Andre undersøgelser har ligeledes vist en variation på 0,1-0,2 kg tørstof pr. kg mælk (Andersen et al., 1972; MAFF (Ministry of Agriculture, 1975; Østergaard, 1979; Bertilsson & Burstedt, 1983). Det kan antages, at den fysiske regulering af foderoptagelsen har domineret i disse projekter. Det antages desuden i det følgende, at variationen i forhold til ydelsen også under primært fysisk regulering kan forklares ved det samspil mellem fysisk regulering og stofskifteregulering (stimulering som følge af større energibehov og dermed tolerering af større fylde), som er beskrevet tidligere.

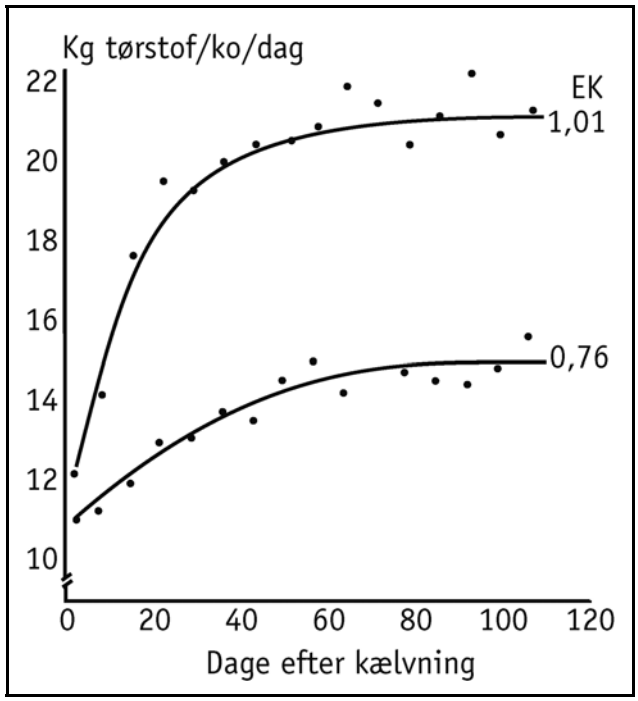
I praksis bruges korrektionen for ydelsesforskelle på besætningsbasis ud fra en besætnings forventede gennemsnitlige årsydelse pr. ko (ydelseskapacitet). Det er nærmere forklaret i kapitel 16 i bind 2. De ukorrigerede værdier i systemet er som nævnt fastlagt ved et ydelsesniveau på 6500 kg energikorrigeret mælk pr. årsko. En afvigelse herfra har hidtil generelt givet anledning til en korrektion af kapaciteten på ± 0,3. Dette tal er fremkommet ved at antage, at en afvigelse på 1000 kg EKM pr. årsko svarer til en forskel på den gennemsnitlige dagsydelse i perioden 1-24 uger efter kælvning på ca. 4 kg EKM for ældre raske køer (Østergaard et al., 1994). Ud fra estimaterne i Tabel 18.3 valgtes en variation i foderoptagelsen på 0,16 kg tørstof pr. kg mælk. Det betyder en forskel i den forventede daglige optagelse på 4 kg EKM x 0,16 kg tørstof = 0,64 kg tørstof. Idet grovfoderet i projekt 1 havde en gennemsnitlig fylde på 0,489 FFk pr. kg tør-

stof, bliver 0,64 x 0,489 ≅ 0,31 FFk. Den afrundede faktor 0,3 har hidtil været anvendt både for førstekalvs- og ældre køer. Standardlaktationskurver (Håndbog i Kvæghold, 2001) viser imidlertid, at mens den daglige ydelse i de første 24 uger af laktationsperioden for ældre køer varierer med 3,7 kg EKM pr. 1000 kg afvigelse i ydelse pr. årsko, varierer den for førstekalvskøer kun med ca. 2,6 kg EKM. Det bør der tages hensyn til fremover, således at korrektionen af foderoptagelseskapaciteten i forhold til ydelsen bliver relativt mindre hos førstekalvskøer. Måden er nærmere beskrevet i afsnittet om forløbet af optagelseskapaciteten gennem drægtigheds- og laktationscyklus.

Brugen af korrektionen for ydelseskapacitet på denne måde kan diskuteres. Variationen i foderoptagelsen i forhold til ydelsen er fastlagt under ensartede miljøbetingelser og hos dyr med kun små sundhedsmæssige problemer. Variationen i ydelsen forventes derfor primært at være forårsaget af forskelle i køernes genetisk betingede egenskaber. Derimod skyldes forskelle mellem besætninger også, endda ofte hovedsagelig, miljøbetingede årsager. Her antages det imidlertid, at en forskel i energibehovet forårsaget af forskellig ydelse påvirker foderoptagelsen på samme måde uanset årsagen til forskellen i ydelse mellem besætninger. Korrektionen skal også tage højde for den udvikling, der sker over tid, hvor der i de seneste årtier er foregået en kraftig stigning i køernes ydelsesniveau.

Drægtigheds- og laktationscyklus

Foderoptagelsen varierer stærkt i tidsrummet omkring kælvning. Der sker et kraftigt fald i de sidste uger af drægtighedsperioden. Umiddelbart efter kælvning stiger optagelseskapaciteten igen relativt hurtigt, men når først sit maksimum 2-3 måneder efter kælvning, hos førstekalvskøer lidt senere end hos ældre køer. Maksimal foderoptagelse forekommer således noget forsinket i forhold til maksimal ydelse, men langt den største del af stigningen sker dog i løbet af de første 5-6 uger. Optagelsen lige omkring kælvningsdagen er kun ca. 60 % af optagelsen på det maksimale niveau 2-3 måneder efter kælvning. Eksempler på stigningen i foderoptagelsen efter kælvning fra projekt 1 med rationer med forskellige forhold mellem kraftfoder og grovfoder er vist i Figur 18.5.



Figur 18.5 *Eksempler på forløb af foderoptagelse i begyndelsen af laktationsperioden for rationer med forskellig energikoncentration (EK) og fylde.*

Østergaard (1979) viste, at foderoptagelseskurvens forløb gennem laktationsperioden kunne beskrives ved følgende funktion:

$$Y = a - b \cdot e^{cx} + d \cdot x \qquad \textbf{(18.7)}$$

hvor: Y = foderoptagelsen pr. dag ved tiden x
x = dage efter kælvning
a, b, c og d = konstanter

Denne funktion blev valgt til at beskrive forløbet af foderoptagelseskapaciteten igennem laktationsperioden. Funktioner for førstekalvs- hhv. ældre køer blev håndfittet ved at vælge konstanter, således at kurveforløbene opfyldte følgende betingelser. Kurvernes niveau skulle svare til de optagelseskapaciteter for aldersgrupperne, som er beskrevet foran, kapaciteten ved kælvning skulle være ca. 60 % af den senere maksimale kapacitet, stigningstakten skulle være sådan, at maksimal kapacitet for ældre køer blev nået ca. 10 uger efter kælvning, lidt senere for førstekalvskøer. På grundlag af nogle få data fra forsøg sent i laktationsperioden samt undersøgelser udført af Østergaard (1979) blev det besluttet, at kapaciteten hos førstekalvskøer skulle forblive uændret i den senere del af laktationsperioden (sidste led i funktionen udelades), mens den skulle falde med ca. 10 % fra toppunktet hen til laktationens slutning hos ældre køer. Det resulterede i følgende ligninger til beskrivelse af kapacitetens forløb, som desuden er illustreret i Figur 18.6:

1. laktation:

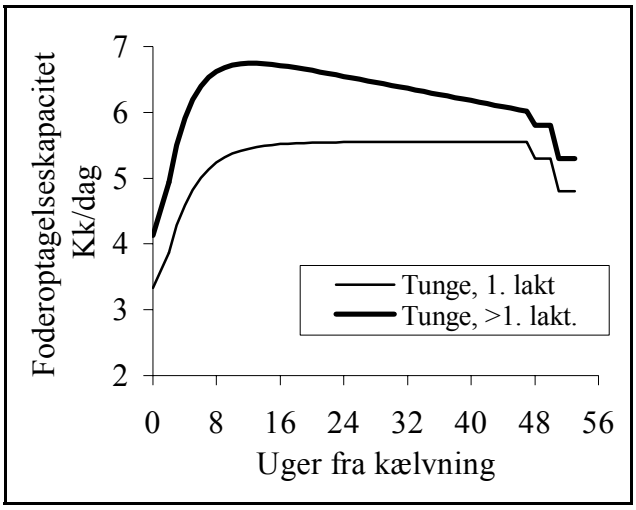
$$Kk = 5{,}55 - 2{,}22 \cdot e^{-0{,}040x} \qquad \textbf{(18.8)}$$

≥2. laktation:

$$Kk = 7{,}08 - 2{,}95 \cdot e^{-0{,}047x} - 0{,}0033x \qquad \textbf{(18.9)}$$

hvor: x = dage efter kælvning

Den korrektion for ydelsesniveau, som er beskrevet foran, og som hidtil har været brugt i systemet, er en parallelforskydning af foderoptagelseskurven, hvilket betyder, at den procentvise variation over forskellige dele af laktationsperioden bliver mindre, når ydelsesniveauet bliver højere, end den var ved det oprindelige niveau. Det samme gælder forskellen mellem aldersgrupperne, idet den absolutte forskel mellem grupperne forbliver uændret efter niveaukorrektionen.



Figur 18.6 *Illustration af forløbet af foderoptagelseskapaciteten (Kk) over laktationsperioden.*

Tabellerne over standardydelser i praktisk kvægbrug, som findes i Håndbog i Kvæghold 2001 viser, at afstanden i daglig ydelse mellem førstekalvs- og ældre køer øges med stigende produktionsniveau. Den daglige ydelse i de første måneder af laktationsperioden øges hos førstekalvskøer med 2,6 kg EKM pr. 1000 kg større ydelse pr. årsko. Den tilsvarende stigning hos ældre køer er 3,7 kg EKM i daglig ydelse. Ydelsesforskellen mellem aldersgrupperne er procentvis af samme størrelsesorden ved forskelligt ydelsesniveau. Noget tilsvarende forventes derfor at gælde forskellen i foderoptagelseskapacitet. Det forventes ligeledes, at den absolutte stigning i foderoptagelsen fra kælvning frem til maksimal optagelse er større, jo højere ydelsesniveauet er. Det foreslås derfor, at korrektionen for ydelsesniveau foretages således, at kapaciteten hos førstekalvskøer fastholdes som en fast procentdel af kapaciteten hos ældre køer, og ligeledes at stigningen fra kælvning frem til maksimal optagelse fastholdes som en fast procentdel, således

at optagelsen på kælvningsdagen er 60 % af maksimal optagelse. Det gøres ved at beregne optagelseskapaciteterne ved følgende ligninger:

1. laktation: $Kk = ((7{,}08 + z)\cdot 0{,}784) - ((7{,}08 + z) \cdot 0{,}314) \cdot e^{-0{,}040\cdot x}$ **(18.10)**

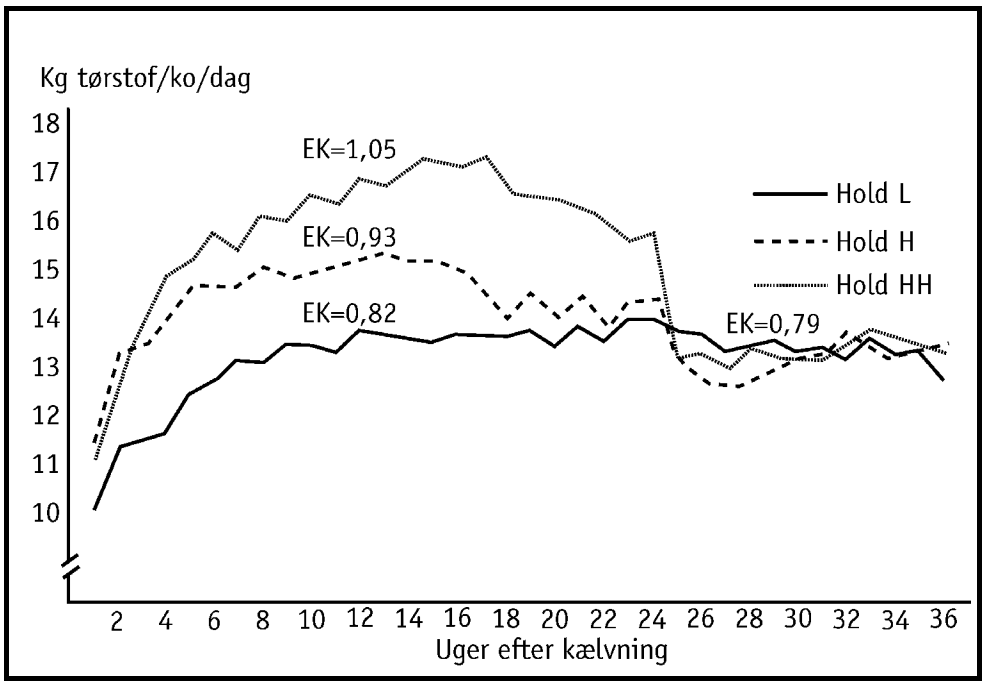
≥ 2. laktation: $Kk = (7{,}08 + z) - ((7{,}08 + z)\cdot 0{,}4) \cdot e^{-0{,}047\cdot x} - 0{,}0033\cdot x$ **(18.11)**

hvor: z = (Kg EKM pr. årsko - 6500)·0,0003
x = dage efter kælvning

hvor det er fastsat, at leddet a i ligningen for førstekalvskøer skal være 78,4 % af størrelsen af det tilsvarende led i ligningen for ældre køer, således som det var i det originale ligningssæt.

Ligningerne har gyldighed ned til en værdi af FFk FE^{-1} på 0,30, når Kk som beskrevet i underafsnittet om stofskifteregulering og fysisk regulering korrigeres ved multiplikation med faktoren beregnet ved ligning 18.4 i området $0{,}30 \leq$ FFk $FE^{-1} < 0{,}35$. Den gennemsnitlige kapacitet over en given del af laktationsperioden udregnes ved at integrere de viste funktioner over den givne periode.

Reguleringen af foderoptagelsen gennem laktationsperioden er dog ikke så enkel, idet forløbet af kapaciteten afhænger af fodringsintensiteten. I et forsøg med førstekalvskøer (Krohn & Andersen, 1981; Krohn et al., 1983) blev der fodret med tre fuldfoderrationer med forskellig energikoncentration i de første 24 uger af laktationsperioden, hvorefter alle grupper blev fodret med en ration med lav energikoncentration til 36 uger efter kælvning (Figur 18.7).



***Figur 18.7** Forløb af foderoptagelseskurver hos førstekalvskøer ved forskellig energikoncentration i foderet (EK = FE kg^{-1} tørstof). (Krohn & Andersen, 1981; Krohn et al., 1983*).

Ved de højeste energikoncentrationer begyndte en vis reduktion i foderoptagelsen ca. 16-18 uger efter kælvning, efter at maksimum var nået. Ved den mellemste energikoncentration skete der også en vis reduktion efter toppen, men ved den laveste energikoncentration forblev foderoptagelsen på et omtrent uændret niveau, efter at det maksimale plateau var nået. Da de tre grupper blev fodret med samme ration med lav koncentration efter 24 uger efter kælvning, lagde de sig ret hurtigt på samme foderoptagelse, men grupperne, der tidligere var fodret med energirigt foder, havde dog lidt lavere kapacitet i nogle få uger. Tilsvarende resultater fandt Friggens et al. (1998) i forsøg med ældre køer. To grupper blev fodret med fuldfoder med græsensilage som grundfoder og hhv. 27 og 59 % af tørstoffet i form af kraftfoder hele laktationsperioden igennem, to andre grupper byttede de nævnte rationer 22 uger efter kælvning. Alle køer øgede foderoptagelsen i op til ca.10 uger efter kælvning. I lighed med det foran beskrevne forsøg forblev foderoptagelsen derefter på uændret niveau hele laktationsperioden igennem, når køerne i hele perioden fik foder med lav energikoncentration, mens optagelsen hos køer, som fik foder med høj energikoncentration, faldt jævnt hen gennem laktationsperioden efter toppunktet. De to grupper, som byttede foderration på halvvejen, byttede også umiddelbart plads mht. foderoptagelse.

Disse resultater viser, at dyrenes begrænsede energibehov, og dermed stofskifteregulerингen, igennem perioden får en større og større indflydelse på foderoptagelsen, når fodring med en ration, som muliggør en høj energioptagelse i forhold til dyrenes behov, fastholdes gennem en lang periode. Det er imidlertid vanskeligt i praksis at forudsige malkekøernes energibehov og variationerne i deres energidepoter i løbet af laktationsperioden. Der er derfor endnu ikke bearbejdet materiale, som kan lægges til grund for forudsigelse af et sådant forløb. I det danske system til optimering af fodringen lægges der op til en begrænsning af periodelængden for planlægningen til maksimalt de første 24 uger af laktationsperioden, hvorefter der forudsættes at ske en regulering af fodersammensætningen i forhold til dyrenes behov, hvilket begrænser den fejl, der kan være knyttet til vurderingen over en lang periode.

Et forventet normalt forløb beskrives ved de foran viste funktioner, hvor funktionen for ældre køer viser et svagt fald hen gennem en stor del af laktationsperioden. Forløbet er i god overensstemmelse med de angivelser, som gives på basis af omfattende analyser udført i Frankrig (Coulon et al., 1989). Det franske system mangler et redskab til fastlæggelse af optagelseskapaciteten i de første måneder af laktationsperioden, men optagelsen i den første uge efter kælvning angives til at være 60-80 % og i 6. uge 95 % af det maksimale niveau. Den estimerede kapacitet i det danske system er midt i den første uge 66 og 70 % af det maksimale niveau for hhv. førstekalvs- og ældre køer, i 6. uge er den for førstekalvskøer 92 % og for ældre køer 96 % af det senere maksimale niveau. Fra 14 til 43 uger efter kælvning sker der i begge systemer et fald i den estimerede optagelseskapacitet for ældre køer på ca. 9 %, mens kapaciteten for førstekalvskøer forløber uændret. Det antages på den baggrund, at det fastlagte forløb er et repræsentativt udtryk for det faktiske forløb ved en standardiseret regulering af fodringsintensiteten hen gennem laktationsperioden, som sigter mod et passende huld ved goldning.

I de sidste 1-2 måneder af drægtighedstiden sker der et kraftigt fald i optagelseskapaciteten (Journet & Remond, 1976; Schneeberger, 1979), og Ingvartsen et al. (1992a) fandt, at foderoptagelsen hos kvier reduceres de sidste 14 uger af drægtigheden. I syste-

met for malkekøer kalkuleres med et kraftigt fald i de sidste ca. 7 uger af drægtigheden svarende til goldperioden, og at faldet sker med stigende styrke frem mod kælvningsdagen. Det blev forudsat, at den for ældre køer umiddelbart før kælvning skulle ende på det niveau, som gælder umiddelbart efter kælvning, dvs. ca. 65 % af den maksimale kapacitet 2-3 måneder efter kælvning. Førstekalvskøer skulle fortsat ligge lidt lavere end ældre køer. For enkelhedens skyld regnes der med faste tal for kapaciteten i to forskellige afsnit af goldperioden. Værdierne korrigeres for ydelsesniveau på linie med værdierne i laktationsperioden. Værdierne for førstekalvskøer sættes til 91 % af værdierne for ældre køer:

	1. laktation	≥2. laktation
Første del af goldperioden:	(5,8 + z)·0,91	5,8 + z
Sidste tre uger før kælvning:	(5,3 + z)·0,91	5,3 + z

z = (kg EKM pr. årsko - 6500)·0,0003.

Bundne versus løsdrift

De variationer i relation til dyrenes egenskaber, som er beskrevet foran og indbygget i det nuværende system, er baseret på registreringer foretaget på bundne dyr, som derfor er fodret individuelt. I praksis bliver flere og flere køer opstaldet i løsdrift, hvor ad libitum foderet som regel bliver udfodret til grupper af dyr. Dyrenes foderoptagelse kan herved blive påvirket af den sociale adfærd i gruppen (Konggaard, 1983). I gruppen opbygges et hierarki, og foderoptagelsen er generelt meget højere hos dyr i toppen af hierarkiet end hos dyr i bunden (Konggaard & Krohn, 1975; Krohn & Konggaard, 1976). Dyrets rangplacering er imidlertid også meget afhængig af dyrets alder, vægt og anciennitet i flokken, så en del af sammenhængen mellem rangplaceringen og foderoptagelsen kan forklares alene af disse egenskaber. Dog kan de sociale interaktioner måske betyde, at forskellen på foderoptagelsen mellem dyrene kan være større i grupper end ved individuel, separat udfodring. I et forsøg med gruppeopdeling blev der registreret flere ædeperioder, længere ædetid, større foderoptagelse og større produktion hos førstekalvskøer, som gik i en særskilt gruppe i forhold til førstekalvskøer, der gik i gruppe med ældre køer (Konggaard & Krohn, 1978). Der er dog ikke i foderoptagelsessystemet indført nogen skelnen i foderoptagelseskapacitet afhængig af opstaldningssystemer og gruppeopdeling. Forudsætningen for, at der ikke bliver betydeligt større forskelle i løsdrift end hos opbundne dyr er, at der ikke er for megen social stress i løsdriftssystemet, og at der er tilstrækkelig plads ved foderbordet eller foderkasserne.

På grundlag af undersøgelser udført med ungkvæg blev det konkluderet, at foderoptagelsen hos løsgående dyr var 4 % højere end hos bundne dyr (Ingvartsen & Andersen, 1993). Der er ikke i forbindelse med udarbejdelsen af systemet for malkekøer udført nogen analyse af bevægelsesfrihedens betydning. Det antages, at øget motion og et dermed forøget energibehov stimulerer appetitten også hos malkekøer. Kk øges derfor generelt med 0,15 for alle køer i løsdrift og på græs. Det svarede ved det oprindelige niveau ved systemets udvikling til en forøgelse på 2-4 % afhængig af alder og tidspunkt i laktationsperioden.

Race

Alle data, der lå til grund for udviklingen af foderoptagelsessystemet, stammer som tidligere nævnt fra forsøg med SDM. Det blev besluttet at anvende disse kapacitetsværdier uændrede for køer af andre tunge racer. For Jersey var det nødvendigt at bestemme en anden kapacitet. På grund af mangel på resultater blev der i første omgang lavet et

skøn ved, at sammenhængen mellem kropsvægt og foderoptagelse hos SDM blev ekstrapoleret ned til normalvægten for Jersey (Kristensen, 1983). Dette skøn viste en kapacitet for Jersey på 85 % af de tunge racers. Siden er der her i landet gennemført tre store forskningsprojekter, i hvilke Jerseykøer kunne sammenlignes med køer af tunge racer. Projekterne omfattede i alt 1234 køer, heraf 231 Jerseykøer. Desuden fandtes resultater af et hollandsk forsøg med Dansk Jersey, hvor der var 48 køer af tunge racer og 48 Jerseykøer i første laktation, og hhv. 34 tunge og 38 Jerseykøer gentog forsøget i 3. laktation. Et gennemsnit vejet i forhold til antallet af observationer i de enkelte undersøgelser viste, at Jerseykøernes foderoptagelse var 83 % af optagelsen hos de tunge racer, når der var korrigeret for ydelsesforskelle (Kristensen & Søndergaard, 1998).

Det er antaget, at kapaciteten hos Jersey følger samme forløb gennem drægtigheds-/laktationscyklussen som hos de tunge racer, men at foderoptagelseskapaciteten kun er 83 % af kapaciteten af de større racer. Derfor beregnes kapaciteten for Jersey ved hjælp af de samme funktioner som de tunge racer og ganges med 0,83.

18.6 Foderets egenskaber

De faktorer, der er afgørende for fodermidlernes fylde, er fordøjelseshastigheden i vommen og passagehastigheden af ufordøjede partikler ud af vommen. Sidstnævnte faktor er afhængig af partikelstørrelsen, hastigheden hvormed store partikler formindskes gennem fordøjelse og drøvtygning, samt fodermidlernes densitet og ændringer heri i miljøet i vommen (se kapitel 7). I foderoptagelsessystemerne beregnes fyldeværdier for de fleste grovfodermidler ved empiriske sammenhænge mellem foderoptagelsen på den ene side, og fordøjeligheden eller energiværdien på den anden. Der er, som beskrevet i kapitel 7, en ringe sammenhæng mellem fordøjelighed og foderoptagelse, når man bevæger sig på tværs af forskellige plantearter og fodermidler, idet der så ikke er god sammenhæng mellem fordøjelighed/-energiværdi og fordøjelses- og passagehastighed. Det har derfor været nødvendigt at bruge forskellige ligninger for forskellige afgrøder, eller at bruge korrektioner.

FFk for kraftfoder og græsensilage

Det primære grundlag for fastsættelsen af de relative fyldeværdier var det tidligere beskrevne forsøgsprojekt med græsensilage (alm. rajgræs), som blev høstet på tre forskellige udviklingstrin, og som blev opfodret i rationer med tre niveauer af kraftfoder, samt resultater fra et betydeligt antal forsøg med andre foderrationer. Siden udarbejdelsen af det oprindelige system for forudsigelse af foderoptagelsen er der gennemført en endelig analyse af data fra forsøgsprojektet med græsensilage med forskellig slættid (Kristensen & Skovborg, 1990). Den førte til mindre ændringer af sammenhænge mellem foderoptagelsen på den ene side og ensilagens fordøjelighed eller mængden af kraftfoder på den anden side. Efterfølgende beskrivelse af fastlæggelsen af fylden af ensilage af rene græsser er baseret på disse reviderede sammenhænge.

På basis af resultaterne i forannævnte forsøgsprojekt blev der først fastsat relative værdier for kraftfoder og gennemsnittet af grovfoderet. Fyldeværdien for kraftfoder blev fastsat til 0,22 FFk pr. kg tørstof. Forholdet mellem fylden af kraftfoderet og grovfoderet er lig med det såkaldte substitutionsforhold, dvs. nedgangen i optagelsen af ensilagetørstof for hvert ekstra kg kraftfodertørstof, der gives. Det gennemsnitlige substitutionsforhold var 0,45 (Kristensen & Skovborg, 1990). Den gennemsnitlige fyldeværdi for grovfoderet kan derfor fastsættes til (0,22 FFk kg^{-1} tørstof)/0,45 ≅ 0,489 FFk kg^{-1} tørstof.

Virkning af grovfoderets foderværdi

Græsensilagens fyldeværdi er baseret på sammenhænge mellem foderoptagelsen og fordøjeligheden eller energiværdien. Disse parametre blev valgt, fordi de i praksis bliver oplyst i forbindelse med analysering af grovfoderet, og fordi det givne materiale ikke var analyseret for indhold af NDF, som også kan forventes at have nær sammenhæng med foderoptagelsen (Mertens, 1993). Der var positiv sammenhæng mellem fordøjeligheden af organisk stof og foderoptagelsen, som steg med 0,10 kg tørstof for hver procentenhed, fordøjeligheden blev forøget (Kristensen & Skovborg, 1990). Den gennemsnitlige fordøjelighed af organisk stof i ensilagen var 74 %, og den gennemsnitlige daglige ensilageoptagelse var 9,6 kg tørstof. Den totale fylde af den optagne ensilage var således i gennemsnit 9,6 kg tørstof x 0,489 FFk pr. kg tørstof ≅ 4,69 FFk. Ud fra den gennemsnitlige fordøjelighed og fyldeværdi for ensilagen, den totale fylde af ensilagen samt variationen i foderoptagelsen i forhold til fordøjeligheden kan der fastsættes følgende ligning til beregning af ensilagens fyldeværdi:

$$FFk\ kg^{-1}\ tørstof = 0{,}86 - 0{,}005 \cdot FK \quad \textbf{(18.12)}$$

hvor FK = fordøjelighedskoefficienten for organisk stof i ensilagen.

Denne ligning giver relative værdier, som er i god overensstemmelse med tilsvarende i det franske system. Fylden af ensilage af almindeligt rajgræs med en fordøjelighed på 70 % er 1,10 gange fylden af ensilage med en fordøjelighed på 79 %, mens det tilsvarende forhold i det franske system er 1,11 (Jarrige, 1989).

Kristensen & Skovborg (1990) beregnede følgende sammenhæng mellem ensilagens FK og energiværdi:

$$FE\ kg^{-1}\ tørstof = 0{,}0155 \cdot FK - 0{,}379;\ r^2 = 0{,}99 \quad \textbf{(18.13)}$$

På basis af ligning (18.12) og (18.13) kan følgende ligning til beregning af fylden ud fra energiværdien udledes:

$$FFk\ kg^{-1}\ tørstof = 0{,}74 - 0{,}32\ FE\ kg^{-1}\ tørstof \quad \textbf{(18.14)}$$

Bælgplanter

Foranstående funktioner antages at gælde for alle afgrøder af rene græsser samt grønkorn (kornafgrøder med under 25 % tørstof ved afhøstning). Der opnås imidlertid en større optagelse af bælgplanter (kløver, lucerne) end af græsser ved samme fordøjelighed. Det skyldes en mindre fylde som følge af et lavere indhold af cellevægsstoffer og en hurtigere nedbrydning af den potentielt fordøjelige del (se også kapitlerne 3 og 9). Derfor korrigeres fyldeværdien, når der indgår bælgplanter i afgrøden. Korrektionen foretages ved følgende ligning, som er fastlagt på basis af en litteraturanalyse (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a), og som bruges til korrektion af fyldeværdierne for ungkvæg (FFk_{BP} er fyldeværdien korrigeret for indhold af bælgplanter):

$$FFk_{BP} = FFk/(1 + 0{,}002 \cdot \%\ bælgplanter) \quad \textbf{(18.15)}$$

hvor % bælgplanter (kløver, lucerne) udtrykker mængden i procent af fodertørstof.

Sammenhængen understøttes af overensstemmende resultater fra sammenligninger af optagelsen af kløvergræs og rene græsser hos malkekøer (Skovborg & Andersen, 1976).

Fodertyper, konserveringsmetoder og tørstofindhold i ensilage

I det danske system anvendes samme basis for fastlægning af fylde for friske afgrøder, hø og ensilage fortørret til >30 % tørstof. Danske forsøg har vist, at optagelsen af velkonserveret hø var af samme størrelse som optagelsen af tilsvarende ensilage med et tørstofindhold på 30-40 % (Skovborg & Andersen, 1973). For friske afgrøder findes ikke tilsvarende dansk materiale. I det franske system regnes der med samme fylde af frisk afgrøde og velkonserveret hø, mens optagelsen af fortørret ensilage antages at være ca. 3 % lavere (Jarrige, 1989). Det skal understreges, at fylden ved beregningen i det danske system er sat i relation til energiværdien, således at der på den måde sker en korrektion for evt. tab af næringsværdi i forbindelse med konserveringsprocesserne.

Et lavt tørstofindhold i græs- og kløvergræsensilage har væsentlig indflydelse på køernes foderoptagelse (se kapitel 7). Denne effekt indregnes i fyldeværdien for græsensilage, selvom virkningsmekanismen sandsynligvis er en anden end fylde. Foderoptagelsen stiger med stigende tørstofindhold op til et plateau, hvor en yderligere forøgelse af tørstofindholdet ikke har nogen positiv virkning på optagelsen. Forskellige undersøgelser viser, at optagelsen ved 20 % tørstof hos både ungkvæg og malkekøer er 12-17 % lavere end ved et tørstofindhold på 30 % (Hermansen, 1983; Wilkins, 1984; Ingvartsen, 1992c). Marsh (1979) fastslog på grundlag af sine analyser, at der er ringe virkning af at øge tørstofindholdet ud over 35 %. Nogle ikke publicerede studier (Kristensen, 1998) viste ikke nogen forøgelse men tværtimod tendens til fald i ensilageoptagelsen hos malkekøer, når tørstofindholdet ved fortørring blev øget fra 30-35 % til 45-50 % tørstof.

På denne baggrund er det besluttet at bruge en korrektion, som fastlægger reduktionen i den forventede ensilageoptagelse, når tørstofindholdet er under 30 %. I det grundlæggende materiale til fastlægning af græsensilagens fyldeværdi varierede ensilagens tørstofindhold mellem 28 og 42 %. De fyldeværdier, der beregnes ved de foran givne ligninger, antages derfor at gælde for ensilage med over 30 % tørstof. Fylden for ensilage, der har et lavere tørstofindhold end 30 %, fastlægges ved følgende funktion:

$$FFk_{TS} = FFk/(1 - (30 - TS\%)\cdot 0{,}015) \text{ for } TS < 30\ \% \qquad \textbf{(18.16)}$$

hvor:

FFk_{TS} = fyldeværdien korrigeret for tørstofindhold

TS% = er ensilagens tørstofindhold i procent.

Nogle undersøgelser har vist, at visse additiver til forbedring af ensileringen kan forventes at medføre en forøgelse af optagelsen af ensilage som virkning af fortørring, mens der må forventes ringe virkning, hvis additiver bruges til fortørret materiale (Hermansen, 1983). I det franske system forudsættes samme fylde af fortørret ensilage og ensilage tilsat additiver (Jarrige, 1989). I modsætning hertil fandt Ingvartsen (1992c) ved en litteraturgennemgang ingen forskel hos ungdyr på virkningen af tørstofindholdet afhængig af, om der var blevet brugt additiver eller ej.

Partikelstørrelse i ensilage

Variation i findelingen af afgrøderne før ensilering er et resultat af høstmetode. Partikelstørrelsen kan variere med brug af finsnitter (snitlængde omkring 2-4 cm) over snittevogn (6-10 cm) til ringe eller næsten ingen findeling ved ensilering i baller. Min-

dre dyr udviser generelt meget større følsomhed over for partikelstørrelsen end udvokset kvæg. Nogle forsøg viser, at optagelsen af ensilage hos køer er afhængig af afgrødens findeling (Gordon, 1987; Petit et al., 1993). Virkningen er afhængig af mængden af kraftfoder (DeToro, 1987; 1994). I en oversigtsartikel konkluderer De Toro (1987), at virkningen af findeling aftager med stigende kraftfoderandel, og ved 50 % kraftfoder er der ikke længere nogen effekt. Steen et al. (1995) konkluderer i en oversigt, at der hos malkekøer ikke findes forskel på optagelsen af ensilage høstet med finsnitter (2-3 cm) og med slaglegrønhøster (8-9 cm). I nogle danske tests, som ikke er publiceret, fandtes der i overensstemmelse med disse resultater ingen virkning på foderoptagelsen ved sammenligning af materiale findelt med finsnitter (2-3 cm) eller snittevogn (6-8 cm) eller ingen findeling (materiale ensileret i storballer). I denne undersøgelse udgjorde kraftfoderet 48-58 % af tørstoffet. Det kan konkluderes, at findeling sandsynligvis kan spille en rolle for køer, som får ensilage alene eller sammen med en lille mængde kraftfoder, men ikke har nogen betydning ved lidt større mængder tilskudsfoder. De danske fyldeværdier er fastsat med fintsnittet materiale, og det er på den beskrevne baggrund besluttet ikke som standard at indlægge nogen korrektion af fylden for grovere findelt ensilage.

Halm

Fyldeværdierne for vårbyghalm blev oprindeligt fastsat på basis af nogle fodringsforsøg til 0,85 FFk pr. kg tørstof af ubehandlet halm og til 0,70 FFk pr. kg tørstof for NH3-behandlet byghalm, senere ændret til 0,65. Hvis værdien for NH_3-behandlet byghalm beregnes ud fra energiværdien ved hjælp af ligningen for rene græsser m.v., fås en værdi på ca. 0,62, lidt afhængig af energiværdien af halmen, altså tæt på den hidtidige værdi. Der findes meget lidt materiale til fastlægning af fyldeværdier for ubehandlet halm til malkekøer, hvorimod der er et stort materiale vedrørende opdræt. Den hidtidige FFk-værdi er meget høj i forhold til andet grovfoder sammenlignet med de relative værdier i det franske system og i systemet for ungkvæg. I forhold til værdien for græsensilage med en fordøjelighed på ca. 75 % er den hidtidige værdi således ca. 1,8 gange så stor, mens forholdet i det franske system og i systemet for ungkvæg er hhv. ca. 1,5 og 1,4. Hvis FFk-værdien for byghalm beregnes ved ligningen for græsser, bliver den 0,66 FFk pr. kg tørstof, hvilket også er ca. 1,4 gange værdien for den før nævnte græsensilage. På den baggrund kan brug af ligningen for græsser m.v. udstrækkes til at gælde generelt også for halm.

Friske afgrøder og ensilage af helsæd, herunder majs, ærter og hestebønner

Kornafgrøder regnes som helsæd, når tørstofindholdet er over 25 % ved høst. Niveauet for fyldeværdier for helsæd af byg er fastsat på grundlag af resultater med 32 forskellige forsøgshold a 8-10 køer (Kristensen & Kristensen, 1987). De viste, at konstanten i beregningen af fyldeværdi ud fra energiværdien skulle være ca. 7 % lavere end for græsser. Den lavere fylde skyldes antagelig, at helsæd indeholder en kerneandel, hvis relative fylde er mere lig med fylden af kraftfoder end med fylden af strådelen. Der er derimod ikke fundet velegnet materiale til at bestemme betydningen af forskelle i foderværdi. Derfor anvendes samme hældningskoefficient i relationen mellem energiværdi og fylde som i ligningen for græsser:

$$FFk = 0{,}69 - 0{,}32 \cdot FE\ kg^{-1}\ tørstof \qquad \textbf{(18.17)}$$

Det foreslås, at samme ligning (18.17) anvendes til helsæd af andre kornsorter. Det gælder også majs, for hvilken der kun findes et spinkelt dansk forsøgsmateriale. Fyldeværdien af ærte- og hestebønnehelsæd er på

basis af resultater af Skovborg & Kristensen (1976) vurderet til at være lidt lavere ved samme energiværdi end fyldeværdien af kornarterne. Derfor er indført følgende korrektion:

$$FFk_{BP} = FFk/(1 + 0{,}0005 \cdot \%bælgplanter) \quad \textbf{(18.18)}$$

hvor % bælgplanter udtrykker mængden af ærte- eller hestebønnehelsæd i procent af fodertørstof.

For helsædsensilage foretages der ikke nogen korrektion for tørstofindhold. Det skyldes dels, at der til helsæd kun medregnes afgrøder, som ved høst har et tørstofindhold på over 25 %, dels at Kristensen & Skovborg (1991) fandt, at tørstofindholdet næsten ingen indflydelse havde på foderoptagelsen.

Foderemner med lille partikelstørrelse

Under denne kategori regnes alle fodermidler med lille partikelstørrelse svarende til formalede og/eller pelleterede eller valsede produkter og flydende fodermidler såsom korn, oliekager, melasse, græs- og lucernepiller/cobs og animalske produkter. For denne kategori af fodermidler er der som beskrevet foran for kraftfoder fastsat en relativ fylde på 0,22 FFk kg^{-1} tørstof. Den lille partikelstørrelse betyder, at partiklerne umiddelbart kan passere ud af vommen, så snart de føres ned i de nedre lag i vomindholdet. Mellem disse fodermidler er der så små forskelle i fylde, at det ikke er muligt at fastlægge dem i almindelige fodringsforsøg. På et højt foderniveau kan f.eks. grønpiller eller tørret roeaffald give tendens til en lavere substitution end kraftfoder (Aaes, 1991), sandsynligvis fordi disse fodermidler i sammenligning med korn/oliekager i nogle tilfælde skaber et bedre vommiljø, som er mindre hæmmende for forgæringen af cellevægsstoffer.

Roer og andre foderemner

For roer er fyldeværdien på grundlag af resultater af ombytning af roer med byg (Krohn & Andersen, 1979) fastsat til 0,25 FFk kg^{-1} tørstof. Den lidt højere værdi for roer end for kraftfoder kan måske skyldes vand, som fra starten er indelukket i cellerne. På tilsvarende måde er der ved prøvefodringer fastlagt værdier for en række våde biprodukter.

Fodringsprincip

Når andelen af let omsætteligt foder i rationen bliver høj, spiller fodringsprincippet en rolle for de foran diskuterede forhold. Op til 50 % let omsætteligt foder er der generelt ingen forskel på foderoptagelsen afhængig af, om fodermidlerne tildeles separat eller som fuldfoderblanding. Men udgør let omsættelige foderemner 60 % eller mere af fodertørstoffet, bliver optagelsen væsentligt højere ved fodring med fuldfoder end ved separat tildeling (Aaes, 1993). Årsagen hertil er formodentlig, at der ved separat tildeling af store mængder kraftfoder skabes et forringet miljø i vommen for de cellulolytiske bakterier og dermed en langsommere omsætning af grovfoderet. Sammenligningen er i de fleste tilfælde baseret på, at tilskudsfoderet ved separat tildeling er givet ad to gange daglig. En fordeling af det let omsættelige foder over flere gange dagligt forventes at kunne formindske forskellen. I specielle tilfælde, hvor der bruges et fodermiddel med ringe appetitlighed, kan der undertiden opnås en højere optagelse med fuldfoder end ved separat tildeling også ved mindre end 50 % kraftfoder, men i det tilfælde er foderoptagelsen ved separat tildeling begrænset af palatabilitet og ikke af fylde. Aaes (1993) sammenlignede fuldfoder med separat tildeling ved en andel af let omsætteligt foder fra 63 til 78 % af tørstoffet i fuldfoder og fra 68 til 80 % ved separat tildeling. Optagelsen af fuldfoder var på højde

med den beregnede kapacitet op til ca. 70 % kraftfoder, men optagelsen ved separat tildeling var i alle tilfælde betydeligt lavere. Fylden blev beregnet til i gennemsnit at være ca. 15 % større ved separat tildeling end ved fodring med fuldfoder

I det foderplanlægningssystem, som anvendes i praksis, har det i en tid været forudsat, at køernes foderoptagelse, når der fodres med fuldfoder, generelt er øget med 5 % i forhold til det forventede ud fra foderoptagelsessystemet (Strudsholm et al., 1999). Denne korrektion er ikke korrekt. De foreliggende resultater har vist, at foderoptagelsen ikke er afhængig af fodringsprincippet ved op til 50 % kraftfoder på tørstofbasis. I dette område bør der derfor ikke korrigeres afhængigt af fodringsprincippet. Ved 60-70 % let omsættelige fodermidler er der indikation for, at foderoptagelsen bliver lavere end forventet ved separat tildeling af de let omsættelige fodermidler, i hvert fald når disse tildeles ad to gange daglig. I dette område har foderoptagelse derimod ved fodring med fuldfoder været i overensstemmelse med det forventede ifølge foderoptagelsessystemet. Der bør derfor ikke korrigeres ved fodring med fuldfoder. Foderets fylde kan f.eks. øges med 10-15 %, når let omsættelige fodermidler udgør mere end 55 % af fodertørstoffet og opfodres separat ved to gange daglig tildeling, mindre hvis det let omsættelige foder tildeles i mindre portioner ad flere gange i løbet af døgnet.

Retningslinier for beregning af FFk

For såvel friske afgrøder som hø og ensilage af græs og kløvergræs, grønkorn, blandede grønafgrøder, rene bælgplanter samt halm beregnes FFk først ved hjælp af ligning 18.14. Grønkorn, blandede grønafgrøder og bælgplanter regnes til disse kategorier, når tørstofindholdet i afgrøderne ved høst er under 25 %.

Dernæst foretages nødvendige korrektioner i følgende rækkefølge: Indhold af bælgplanter (ligning 18.15), tørstofindhold i ensilage, når dette er under 30 % (ligning 18.16).

FFk for friske afgrøder og ensilage af helsæd, herunder majs, ærter og hestebønner beregnes ved ligning 18.17. Afgrøderne regnes som helsæd, når tørstofindholdet i afgrøderne er over 25 % ved høst. For disse afgrøder korrigeres for indhold af bælgplanter ved ligning 18.18, men der korrigeres ikke for tørstofindhold i ensilage.

For andre foderemner aflæses FFk fra fodermiddeltabeller.

18.7 Systemet for ungdyr

Foderoptagelsessystemet er udviklet i perioden fra 1986 frem til 1992 og har siden været anvendt i de danske foderplansværktøjer. Siden 1992 har der kun været en beskeden videreudvikling og test af systemet. Idegrundlaget er udviklet af Ingvartsen et al. i 1986, forbedret af Andersen et al. (1987) og revideret af Ingvartsen (1992a; 1994a). I det følgende gives en detaljeret gennemgang af systemets grundlag, herunder basis for foderoptagelseskapaciteterne for energi (FEmax) og fylde (Ku) samt fodermidlernes fylde til ungdyr. Overordnede definitioner og principper er givet i afsnit 18.3.

18.8 Ungdyrenes foderoptagelseskapacitet

FEmax afhængig af race og vægt

FEmax bestemt af Ingvartsen et al. (1986) var baseret på ungtyre i afkomsprøverne fra 1979 til 1983. Alle dyrene fik kraftfoder efter ædelyst indtil slagtning ved ca. 360 kg. FEmax for RDM, SDM og DRK blev fastlagt på basis af foderoptagelsesdata fra henholdsvis 500, 727 og 95 ungtyre, mens FEmax for dansk Jersey var fastlagt på kun 23 ungtyre.

FEmax blev korrigeret i 1992 (Ingvartsen, 1992a). Baggrunden for korrektionen var, at Ingvartsen (1992a) fandt, at FEmax for afkom efter 19 uselekterede RDM-tyre, 19 uselekterede SDM-tyre og 16 uselekterede Jerseytyre var steget i forhold til gennemsnitsniveauerne rapporteret af Ingvartsen et al. (1986). Ved 100 og 450 kg (350 kg for Jersey) var estimatet for FEmax steget henholdsvis 0,23 og 0,51 for RDM, 0,45 og 0,21 for SDM og 0,11 og 0,47 for Jersey. Forskellene skyldes sandsynligvis for en stor dels vedkommende en ændring i det genetiske niveau for foderoptagelseskapacitet (Andersen et al., 1991). Den gennemsnitlige forskel i FEmax mellem SDM og RDM var kun 0,09 FE ved 100 kg levende vægt, og den blev mindre ved højere vægte. FEmax var ens for Jersey, SDM og RDM ved en vægt på ca. 150 kg. Ved vægte under og over 150 kg var FEmax for Jersey henholdsvis højere og lavere sammenlignet med FEmax for de tunge malkeracer.

På trods af at FEmax for DRK var lavere end FEmax for RDM og SDM, foreslog Ingvartsen et al. (1986) kun en værdi for FEmax for tunge racer (RDM, SDM, DRK og Charolais x Jersey krydsninger). I overensstemmelse hermed fandt Andersen et al. (1991), at det genetiske niveau for foderoptagelseskapacitet var øget relativt mest for DRK, og at det var tæt på niveauet for SDM. Derfor er det foreslået, at FEmax for tunge racer er lig med FEmax for SDM. FEmax for tunge racer og Jersey kan beregnes afhængig af dyrenes vægt (W) ved hjælp af efterfølgende ligninger (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

Ingvartsen (1988) fandt, at den observerede optagelse af FE for dyr på mellem 100 og 600 kg fra adskillige forsøg svarer til FEmax angivet af Ingvartsen et al. (1986). Det antages derfor, at ovenstående ligninger er gældende for vægte mellem 100 og mindst 600 kg for tunge racer og mellem 75 og 450 kg for Jersey. Estimater for FEmax i forhold til race og kg vægt ses i Tabel 18.4.

Beregnede Ku_W-værdier for kvier, tyre og stude er vist i Tabel 18.4. Der er tilsyneladende ingen forskelle i optagelseskapacitet mellem tyre og stude uanset rationen (Ingvartsen et al., 1992a). Hvorvidt FEmax-værdier for kvier adskiller sig fra FEmax-værdierne for tyre og stude eller ej, er endnu ikke undersøgt.

Optagelseskapacitet for energi ($FEmax_W$) for tyre og stude af tunge racer:
$FEmax_W = 3{,}700 \ln(W) - 13{,}93$ **(18.19)**

Optagelseskapacitet for energi ($FEmax_W$) for tyre og stude af Jerseyrace:
$FEmax_W = 2{,}663 \ln(W) - 8{,}80$ **(18.20)**
hvor W er dyrenes vægt i kg.

Kompensatorisk foderoptagelse

Estimaterne for FEmax er baseret på forsøg, hvor ungtyre har været fodret med energirigt foder fra fravænning og indtil slagtning. På grund af det generelt høje foderniveau, der har været anvendt i hele vækstperioden, har dyrene i disse forsøg generelt en høj fedningsgrad, dvs. de har generelt været i godt huld. En høj fedningsgrad eller huld nedregulerer appetitten (Ingvartsen & Andersen, 2000; Ingvartsen & Boisclair, 2001) (se også kapitel 7). Det er derfor nærliggende at antage, at FEmax undervurderes hos dyr, der ikke har udnyttet vækstpotentialet og har et lavt huld forud for en slutfedningsperiode. Ligeledes er det nærliggende at antage, at differencen mellem den aktuelle foderoptagelse og FEmax er størst umiddelbart efter et skift fra restriktiv energioptagelse (f.eks afgræsning af stude/kvier) til fodring efter ædelyst med et meget energirigt foder (slutfedning). Difference går mod 0, efterhånden som dyrenes fedningsgrad nærmer sig den, der er normal for dyr, der har været fodret efter FEmax i hele vækstperioden. En sådan midlertidigt højere foderoptagelseskapacitet benævnes kompensatorisk foderoptagelse.

At der kan optræde kompensatorisk foderoptagelse fremgår af forsøg med stude (Andersen et al., 1998; Andersen et al., 2002). Stude, der er fodret stærkt gennem hele vækstperioden, har en daglig FE-optagelse, der svarer til FEmax for de pågældende racer (Andersen et al., 1983; Andersen et al., 1998). Derimod har stude, der skifter fra at være fodret restriktivt til ad libitum fodring, en betydelig højere foderoptagelse (ca. 2 FE) i perioden umiddelbart efter foderskiftet sammenlignet med stude, der har været fodret efter ædelyst i hele vækstperioden (Andersen et al., 1998). En senere undersøgelse har ligeledes vist en høj grad af kompensatorisk foderoptagelse, idet foderoptagelsen var mere end 3 FE højere end FEmax (Andersen et al., 2002). Den kompensatoriske foderoptagelse er i overensstemmelse med mange udenlandske undersøgelser (Berge et al., 1991). Det er imidlertid meget vanskeligt at forudsige den kompensatoriske foderoptagelse, idet den afhænger af en række faktorer som f.eks., hvornår i vækstperioden den restriktive fodring blev iværksat, hvor længe dyrene er fodret restriktiv, graden af restriktiv fodring samt den opnåede fedningsgrad/-huld.

Ku afhængig af race og vægt

Ku-værdierne foreslået af Ingvartsen et al. (1986) var udledt af en model, der forudsiger daglig tørstofoptagelse afhængig af dyrenes vægt og andel af hø i rationen – der henvises til Ingvartsen et al. (1986) og afsnit 18.3 for detaljer. Ingvartsen (1992a) analyserede Ku hos forskellige racer, der fik rationer med store mængder halm og majs- eller græsensilage. Når tyre fik en fuldfoderration med 52 % snittet ammoniakbehandlet halm, 22 % roemelasse og 26 % kraftfoder samt mineraler og vitaminer, var optagelsen af FFu-enheder signifikant højere end FFu-optagelsen hos dyr, der fik majs- og græsensilage. Dette var ventet, da Andersen et al. (1987) konkluderede, at systemet ikke kunne forudsige optagelsen af rationer sammensat af 20-50 % snittet NH3 eller NaOH behandlet halm og 20-30 % melasse, og at optagelsen af sådanne rationer var 10-30 % højere end forventet. Disse data blev derfor udeladt ved estimeringen af Ku for forskellige racer, og det konkluderes, at Ku kan beregnes efter følende ligninger (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

Optagelseskapacitet for fylde (Ku_W) for tyre og stude af tunge racer:
$Ku_W = 4{,}740 \ln(W) - 18{,}75$ **(18.21)**

Optagelseskapacitet for fylde (Ku_W) for tyre og stude af Jersey race:
$Ku_W = 3{,}737 \ln(W) - 13{,}50$ **(18.22)**
hvor W er dyrenes vægt i kg.

Forskellene i optagelseskapacitet mellem Jersey og tunge racer svarer til forskellene mellem tidligt og sent udviklede racer (Ingvartsen et al., 1986; Jarrige et al., 1986a). I Tabel 18.4 ses Ku-værdier beregnet efter ligningerne (18.21) og (18.22). Det er vigtigt at bemærke, at Ku-værdierne kun gælder for dyr, der er tilvænnet rationen, og Ku kan indtil da være lavere.

Kønnets indflydelse på Ku

Nogle forfattere har konkluderet, at køn har forholdsvis lille indflydelse på foderoptagelsen, når denne er begrænset af fysiske faktorer (Beranger & Micol, 1980; Agricultural Research Council, 1984). NRC (1987) antyder, at kvier har en højere optagelse pr. vægtenhed^{0,75} end stude ved samme huld. Ingvartsen et al. (1992a) har i et forsøg tildelt kvier, stude og tyre en ration, hvor optagelsen var begrænset af fysiske faktorer, og fandt, at kvierne havde en højere optagelse end tyre og stude ved vægte op til 250 kg. Forskellene i optagelsen var små, når dyrene vejede over 250 kg. Da kvier må anses for tidligt udviklede sammenlignet med tyre, er disse resultater i overensstemmelse med, at tidligt udviklede racer har højere optagelseskapacitet ved lav vægt sammenlignet med sent udviklede racer, mens det modsatte er tilfældet ved højere vægt (Ingvartsen et al., 1986; Jarrige et al., 1986a; Ingvartsen et al., 1992b). Baseret på forskellene i optagelseskapacitet fundet af Ingvartsen et al. (1992a) kan Ku for kvier af tunge malkeracer beregnes ud fra optagelseskapaciteten for tyre efter nedenstående modificering af ligning (18.21) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).

Der findes ingen data for Jersey vedrørende kønsforskelle. Det antages imidlertid, at der er tilsvarende forskelle mellem kvier og tyre hos Jersey som for de tunge racer, og det foreslås derfor, at Ku for Jerseykvier beregnes ud fra Ku for Jerseytyre efter følgende modificering af ligning (18.23) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

Optagelseskapacitet for fylde (Ku_W) for kvier af tunge racer:
$Ku_W = [4{,}740 \ln(W) - 18{,}75] [3{,}125 - 0{,}6056 \ln(W) + 0{,}0420 \ln(W)^2]$ **(18.23)**
hvor W er dyrenes vægt i kg.

Optagelseskapacitet for fylde (Ku_W) for kvier af Jersey race:
$Ku_W = [3{,}737 \ln(W) - 13{,}50] [3{,}125 - 0{,}6056 \ln(W/0{,}75) + 0{,}0420 \ln(W/0{,}75)^2]$ **(18.24)**
hvor W er dyrenes vægt i kg.

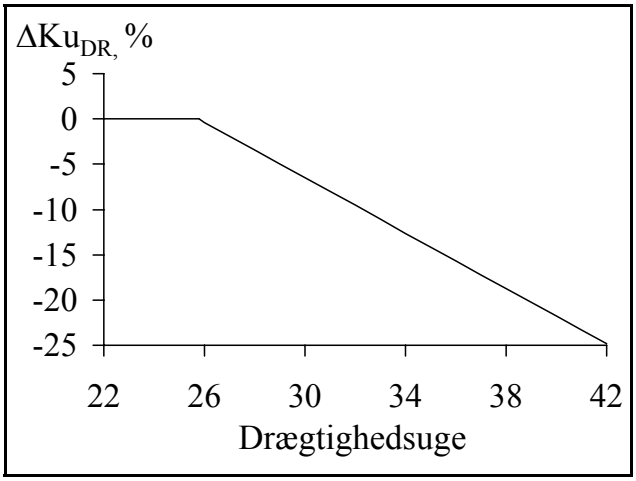
Drægtighed og Ku

Drægtighed kan påvirke foderoptagelsen hos kvæg (Journet & Remond, 1976; Forbes, 1985; Forbes, 1986; Ingvartsen et al., 1992a). De fleste af forsøgene er gennemført med drægtige køer i de sidste seks til otte uger før kælvning (Ingvartsen et al., 1992a). Imidlertid viste forsøget af Ingvartsen et al. (1992a), at ad libitum tørstofoptagelsen blev reduceret med 1,53 % pr. uge eller med ca. 0,17 kg tørstof pr. uge fra 26. til 36. drægtighedsuge. Rationen indeholdt 0,65 FE pr. kg tørstof. Energioptagelsen faldt altså 0,11 FE pr. uge fra 14 til 4 uger før kælvning. Optagelsen blev ikke registreret de sidste fire uger før kælvning. Et gennemsnitligt fald i tørstofoptagelsen på 1,53 % pr. uge i de resterende fire uger ville være i overensstemmelse med faldet rapporteret fra adskillige andre undersøgelser i de sidste seks drægtighedsuger (Ingvartsen et al., 1992a). Faldet i optagelse kan imidlertid være endnu mere udtalt, da en reduktion på op til 10 % gennem de sidste 1-2 uger før kælvning er rapporteret (Ingvartsen et al., 1992a; Ingvartsen, 1994a). På trods af det noget høje fald de sidste uger konkluderes det, at ændringen i fyldekapaciteten (ΔKu_{DR}) for drægtige kvier bør korrigeres i henhold til følgende ligning fra 26. til 40. drægtighedsuge (DR) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

$$\Delta Ku_{DR} = Ku_W (-0{,}0153\ DR + 1{,}394) - Ku_W \quad \textbf{(18.25)}$$

hvor DR = drægtighedsuge for DR ≥ 26.

Ændringen i ΔKu_{DR} i løbet af drægtighedsperioden fremgår af Figur 18.8.



Figur 18.8 *Virkningen af drægtighed på den relative ΔKu_{DR} afhængig af drægtighedsuge (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).*

Det anbefales, at kvier af tunge og lette racer skal have en daglig tilvækst på henholdsvis 600 og 420 g indtil puberteten (Ingvartsen et al., 1988; Foldager & Sejrsen, 1991). Kvier tildeles derfor normalt en ration med lav energikoncentration ad libitum, og optagelsen er således oftest reguleret af fysiske faktorer. Større mængder kraftfoder kan imidlertid tildeles fra midten af drægtighedsperioden og frem til kælvning for at forberede kvierne til laktationsperioden. Givetvis reduceres FEmax gennem de sidste 14 drægtighedsuger som følge af stofskifteregulering (Ingvartsen & Andersen, 2000), men størrelsesordenen er ikke undersøgt.

18.9 Miljøfaktorer der påvirker foderoptagelseskapaciteten

Daglængde eller fotoperiode og Ku

Baseret på en gennemgang af litteraturen konkluderede Ingvartsen et al. (1992b), at

kunstig forlængelse af fotoperioden fremmer tørstofoptagelse, daglig tilvækst og foderudnyttelsen hos tidligt kønsmodne kvier. Resultaterne for stude og tyre er mere varierende, men hos tyre ser det ud til, at en forlænget fotoperiode øger foderoptagelsen og den daglige tilvækst.

Naturlig daglængde kan også påvirke foderoptagelsen hos opstaldet kvæg. Ingvartsen et al. (1992b) fandt en stigning i tørstofoptagelsen på 0,32 % for hver time, dagen blev længere, når foderoptagelsen var begrænset af fysiske faktorer. I Danmark, hvor daglængden varierer fra 6,5 til 17,5 time, svarer det til ca. 3,5 % lavere tørstofoptagelse i den mørkeste periode af året sammenlignet med den lyseste periode af året. Baseret på resultaterne af Ingvartsen et al. (1992b) kan den forventede ændring i foderoptagelseskapaciteten (ΔKu_{DL}) afhængig af daglængde (DL) beregnes efter ligning (18.26) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

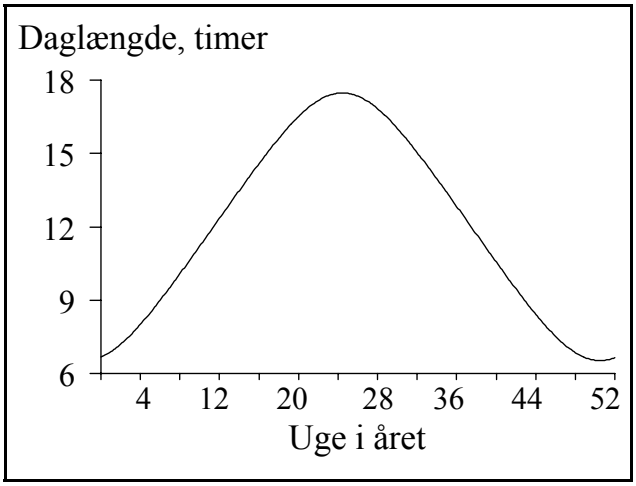
$$\Delta Ku_{DL} = Ku_W [0{,}0032 (DL - 12)] \quad \textbf{(18.26)}$$

hvor DL = daglængde i timer.

I Danmark kan daglængden (DL) beregnes efter dag i året (i) ved brug af følgende ligning (Thompson et al., 1981):

$$DL = 7{,}6394 \arccos[-1{,}5108 \tan(0{,}4102 \cos [6{,}283(i - 172) / 365])] \quad \textbf{(18.27)}$$

Den gennemsnitlige daglængde i Danmark afhængig af uge i året fremgår af Figur 18.9.



Figur 18.9 *Daglængden i Danmark i forhold til uge i året.*

Daglængde eller fotoperiode og FEmax

Fotoperioden kan også øge optagelsen, når stofskiftefaktorer er fremherskende i reguleringen af foderoptagelsen. Tyre, der fik kraftfoder efter ædelyst, havde 4-5 % højere optagelse, når den naturlige fotoperiode blev forlænget med 8 timers kunstigt lys (Roche & Boland, 1980; Sørensen & Andersen, 1983). FEmax synes således at være påvirket af daglængden på samme måde som Ku. Ingvartsen (1992a; 1994a) foreslog derfor, at ændringen i FEmax med daglængde ($\Delta FEmax_{DL}$) beregnes ved en tilsvarende ligning:

$$\Delta FEmax_{DL} = FEmax_W [0{,}0032 (DL - 12)] \quad \textbf{(18.28)}$$

hvor DL = daglængde i timer.

Virkningen af ovennævnte variationer i naturlig daglængde på foderoptagelse er i overensstemmelse med resultater fra littera-

turen, hvor ændringer i kunstig fotoperiode ændrede foderoptagelsen fra 0,6 % til 1,5 % pr. times forlængelse af den lyse periode (Ingvartsen et al., 1992b). Ingvartsen (1992a; 1994a) foreslog derfor, at ligning (18.27) og (18.28) også anvendes til justering af foderoptagelseskapaciteten, hvis fotoperioden ændres kunstigt.

Belægningsgrad og opstaldningstype

Optagelseskapaciteterne i Tabel 18.4 blev bestemt på ungkvæg opstaldet i bindestalde. Andre opstaldningstyper kan påvirke optagelse og produktion, sandsynligvis gennem stressreaktioner (Andersen & Ingvartsen, 1991; Ingvartsen & Andersen, 1993).

Dyr i løsdrift æder mere end bundne dyr, forudsat at belægningsgraden er tilstrækkelig stor til at undgå socialt stress. Ingvartsen & Andersen (1993) konkluderede, at dyr i løsdrift optager 4 % mere foder og har et 4 % større foderforbrug end bundne dyr, forudsat at belægningsgraden i løsdriftssystemet er tilstrækkelig (>4,7 m^2 pr. dyr) til at sikre maksimal produktion. Ændringen i foderoptagelse og foderforbrug skyldes sandsynligvis mere motion. Ingvartsen (1992a; 1994a) foreslog derfor, at FEmax og Ku justeres i overensstemmelse med disse resultater. Ændringen i optagelseskapaciteten ved løsdrift (ΔKu_L, $\Delta FEmax_L$) kan beregnes efter følgende ligninger:

$$\Delta FEmax_L = 0{,}04\ FEmax_W \qquad \textbf{(18.29)}$$

$$\Delta Ku_L = 0{,}04\ Ku_W \qquad \textbf{(18.30)}$$

Ingvartsen & Andersen (1993) undersøgte virkningen af belægningsgrad (m^2 pr. dyr) på foderoptagelsen hos dyr i løsdrift og hovedsageligt tildelt kraftfoder efter ædelyst. Når belægningsgraden øges fra 1,3 m^2 til 4,7 m^2, stiger den relative optagelse hos dyr, der vejede over 250 kg. En belægningsgrad på over 4,7 m^2 pr. dyr forventes at tillade maksimal foderoptagelseskapacitet. Baseret på ligningen for relativ optagelse afhængig af belægningsgrad (Ingvartsen & Andersen, 1993) foreslog Ingvartsen (1992a; 1994a), at ændringen i FEmax og Ku ($\Delta FEmax_B$, ΔKu_B) beregnes efter ligning (18.31) og (18.32) for belægningsgrad (X) ≤4,7 m^2 pr. dyr:

$$\Delta FEmax_B = FEmax_W\ [(0{,}55X - 0{,}059X^2 + 6{,}36) / 7{,}64] - FEmax_W \qquad \textbf{(18.31)}$$

$$\Delta Ku_B = Ku_W\ [(0{,}55X - 0{,}059X^2 + 6{,}36) / 7{,}64] - Ku_W \qquad \textbf{(18.32)}$$

De fleste af forsøgene gennemgået af Ingvartsen & Andersen (1993) blev gennemført med tyre og stude. Da de neuroendokrine mekanismer involveret i nedreguleringen af foderoptagelsen på grund af stress sandsynligvis er uafhængige af køn (Ingvartsen & Andersen, 1993; Ingvartsen & Andersen, 2000), kan ligning (18.31) og (18.32) formodentlig anvendes uanset køn.

Pladsen pr. dyr ved foderbordet kan påvirke produktionen hos ungdyr (Ingvartsen & Andersen, 1993). De rapporterede virkninger er imidlertid varierende. Virkningen er ofte lille, når der er mere end 20 cm pr. dyr (Keys et al., 1978; Morrison & Zinn, 1985; Hanekamp et al., 1990). Der mangler mere information på dette område. Virkningen af foderautomater til forskelligt antal dyr på optagelse og produktion bør også undersøges yderligere.

18.10 Retningslinier til beregning af FEmax og Ku

I det følgende opsummeres retningslinierne til beregning af foderoptagelseskapacitet. FEmax og Ku bestemmes hovedsageligt på baggrund af dyrenes vægt (W), race og køn, men kan modificeres afhængig af drægtighedsuge (DR), løsdrift (L), belægnings-

grad (B) og daglængde (DL). FEmax og Ku beregnes derfor efter henholdsvis ligning (18.33) og (18.34) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

$$FEmax = FEmax_W + \Delta FEmax_L + \Delta FEmax_B + \Delta FEmax_{DL} \quad \textbf{(18.33)}$$

$$Ku = Ku_W + \Delta Ku_{DR} + \Delta Ku_L + \Delta Ku_B + \Delta Ku_{DL} \quad \textbf{(18.34)}$$

FEmax reduceres givetvis også gennem de sidste 14 drægtighedsuger, men størrelsesordenen er ikke undersøgt er den ikke anført i ligning 18.33.

Tabel 18.4 *Foderoptagelseskapacitet af energi ($FEmax_W$) og fylde (Ku_W) for ungtyre (T), stude (S) og kvier (K) afhængig af race og vægt*

Vægt (W)	Tunge racer			Jersey		
kg	$FEmax_W$, T, S, K (18.19)	Ku_W, T, S (18.21)	Ku_W, K (18.23)	$FEmax_W$, T, S, K (18.20)	Ku_W, T, S (18.22)	Ku_W, K (18.24)
75	-	-	-	2,70	2,63	3,23
100	3,11	3,08	3,78	3,46	3,71	4,33
125	3,93	4,14	4,88	4,06	4,54	5,12
150	4,61	5,00	5,73	4,54	5,22	5,72
175	5,18	5,73	6,40	4,95	5,80	6,22
200	5,67	6,36	6,97	5,31	6,30	6,63
225	6,11	6,92	7,46	5,62	6,74	6,99
250	6,50	7,42	7,88	5,90	7,13	7,31
275	6,85	7,87	8,26	6,16	7,49	7,59
300	7,17	8,29	8,59	6,39	7,82	7,85
325	7,47	8,67	8,90	6,60	8,11	8,08
350	7,74	9,02	9,19	6,80	8,39	8,30
375	8,00	9,34	9,45	6,98	8,65	8,51
400	8,24	9,65	9,69	7,16	8,89	8,70
425	8,46	9,94	9,92	7,32	9,12	8,88
450	8,67	10,21	10,13	7,47	9,33	9,05
475	8,87	10,46	10,34	7,61	9,53	9,21
500	9,06	10,71	10,53	-	-	-
525	9,24	10,94	10,71	-	-	-
550	9,42	11,16	10,89	-	-	-
575	9,58	11,37	11,06	-	-	-
600	9,74	11,57	11,22	-	-	-

$FEmax_W$ og Ku_W værdierne afhængig af dyrenes vægt, race og køn gælder for dyr opstaldet i bindestalde med dagslys eller kunstigt lys i 12 timer. $FEmax_W$ og Ku_W fremgår af Tabel 18.4 med henvisning til ligningerne på baggrund af hvilke, værdierne kan beregnes. Optagelseskapaciteten kan justeres for afvigelser i daglængde eller kunstig fotoperiode (Figur 18.8) ved brug af ligning (18.27) og (18.28).

Hvis dyrene holdes i løsdrift, skal $\Delta FEmax_L$, $\Delta FEmax_B$ og $\Delta FEmax_{DL}$ eller ΔKu_L, ΔKu_B og ΔKu_{DL} tages i betragtning. Som vist i ligning (18.34) er disse faktorer additive. De relative virkninger af løsdrift, belægningsgrad og fotoperiode er imidlertid opsummeret i Tabel 18.5. Optagelseskapaciteten for dyr i løsdrift kan derfor beregnes ved at gange $FEmax_W$ og Ku_W fra Tabel 18.4 med en faktor afhængig af belægningsgrad og daglængde fra Tabel 18.5.

Tabel 18.5 *Multiplikationsfaktor[1)] for konvertering af foderoptagelseskapaciteter for bundne voksende kvæg med en daglig fotoperiode på 12 timer (værdier anført i Tabel 18.3) til den forventede optagelseskapacitet for dyr i løsdrift afhængig af belægningsgrad og fotoperiode*

Belægningsgrad	Fotoperiode, timer				
m^2 pr. dyr	6	9	12	15	18
1,2	0,93	0,94	0,95	0,96	0,97
1,4	0,94	0,95	0,96	0,97	0,98
1,6	0,95	0,96	0,97	0,98	0,99
1,8	0,96	0,97	0,98	0,99	1,00
2,0	0,97	0,98	0,99	1,00	1,01
2,4	0,98	0,99	1,00	1,01	1,02
2,8	0,99	1,00	1,01	1,02	1,03
3,2	1,00	1,01	1,02	1,03	1,04
3,6	1,01	1,02	1,03	1,04	1,05
≥4	1,02	1,03	1,04	1,05	1,06

1) Baseret på ligning (18.26), (18.28), (18.29)-(18.32) i teksten.

18.11 Foderets egenskaber

FFu for kraftfoder

Kraftfoder er i dette afsnit defineret som oliekager, skrå, korn, frø, biprodukter fra kornafgrøder, fodermidler af animalsk oprindelse og rodfrugter. Nogle fodermidler, såsom kartofler, sukkerroeaffald og roer, betragtes oftest som grovfoder, men på grund af deres forholdsvis høje fordøjelighed, og fordi dyrene gerne æder dem, bliver de her betragtet som kraftfoder. I 86/87-systemet er det antaget, at alt kraftfoder har en FFu på 1,05 pr. kg tørstof. Det må imidlertid antages, at FFu for kraftfoder varierer ikke blot med fylden, men også med forskelle i kemisk sammensætning, fysisk form, findelingsgrad, smag, vandindhold, foderpartiklernes overfladeareal, renhed og gæringskvalitet. Det kan især være tilfældet for fodermidler som sukkerroe- og kartoffelpulp, mask, sukkerroer, kartofler, melasse og valle, der enten har en stor "overflade", er hurtigt forgærbar og/eller har en god palatabilitet.

Fylden af kartoffelpulp, sukkerroer og roemelasse blev sammenlignet med et kraftfodermiddel i tre overkrydsningsforsøg med henholdsvis 48, 62 og 62 SDM-ungtyre (Ingvartsen, 1992b). Tyrene på kontrolrationen blev restriktivt fodret med valset byg og sojaskrå svarende til 50 % af forventet ad libitum optagelse og byghelsædsensilage ad libitum. I forsøgsrationen blev 1,08, 1,21 og 1,32 kg tørstof i form af valset byg erstattet med henholdsvis 1,83 kg, 1,96 kg og 1,71 kg tørstof i kartoffelpulp, sukkerroer eller roemelasse. Niveauet af fordøjeligt råprotein var konstant. Optagelsen af byghelsædsensilage var mellem 53 % og 67 % af den totale tørstofoptagelse, og det blev derfor antaget, at optagelsen hovedsageligt blev begrænset af fysiske faktorer (Ingvartsen, 1992b).

Frisk kartoffelpulp blev ædt villigt, og den fundne FFu var 0,74 pr. kg tørstof, hvilket var signifikant lavere end FFu for byg (Ingvartsen, 1992b). Det lave tørstofindhold (11,5 %) taget i betragtning er det overraskende, at FFu var lavere end i byg. En sandsynlig grund er, at erstatning af stivelse med cellevægsbestanddele forbedrer vomforholdene og efterfølgende øger forgæringshastigheden af de fordøjelige fibre i byghelsædsensilagen.

FFu for roemelasse blev bestemt til 0,90 pr. kg tørstof, og tenderede til at være signifikant lavere end FFu for byg (Ingvartsen, 1992b). Det var forventet, at FFu for melasse var lav på grund af det store overfladeareal og den hurtige forgæring i vommen. Den lille forskel i FFu mellem melasse og valset byg kan imidlertid skyldes de negative effekter af det høje melasseniveau på fordøjelseshastigheden af byghelsædsensilage.

Den beregnede FFu for sukkerroer var 0,96 pr. kg tørstof, hvilket ikke var signifikant forskellig fra FFu for valset byg, på trods af at sukkerroer indeholder hurtigt forgærbare kulhydrater. Det skyldes sandsynligvis de skårne sukkerroers forholdsvis lille overfladeareal.

Den beregnede FFu for frisk kartoffelpulp, sukkerroer og roemelasse var henholdsvis 0,74, 0,96 og 0,90. Der er imidlertid behov for mere viden om forskellige kraftfodermidlers fylde. Indtil flere forsøgsdata er blevet opsamlet for forskellige kraftfodermidler, bør FFu fortsat sættes til 1,05 pr. kg tørstof for alle kraftfodermidler (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).

FFu for grovfoder

Oprindeligt foreslog Ingvartsen et al. (1986), at FFu for snittet hø, halm og ensilage med et tørstofindhold over 40 % beregnes ud fra samme ligning i forhold til energikoncentration (FFu pr. FE = 1,16 / FE kg^{-1} tørstof - 1,15). FFu for langt hø og halm blev anslået

at være 20 % højere end den beregnede værdi for det snittede fodermiddel ved tilsvarende fordøjelighed.

Metoderne til beregning af FFu for grovfoder blev modificeret i 1987 efter en evaluering af systemet (Andersen et al., 1987). Der var imidlertid behov for yderligere forbedringer af beregningen af FFu-værdierne for grovfoder som beskrevet af Ingvartsen (1992a; 1994a). Især var der behov for at revidere funktionen for fylde for grovfoder og betydning af findelingsgrad, fylden af bælgplanter, effekt af ensilagens tørstofindhold og forgæringskvalitet på fylden, og endelig hvad fylden for frisk græs er i forhold til ensilage (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).

Virkning af fysisk form

Grovfoder kan forarbejdes for at lette håndtering og blanding samt for at undgå selektion. Tidligere undersøgelser viser klart, at forarbejdning af grovfoder kan have en markant indflydelse på drøvtyggeres foderoptagelse (Minson, 1963; Greenhalgh & Wainman, 1972; Jarrige et al., 1973; Agricultural Research Council, 1984; National Research Council, 1984; Church, 1991).

Minson (1963) konkluderede, at brikettering af hø kun havde en mindre virkning på drøvtyggeres optagelse og produktion, mens formaling og pelletering forøgede foderoptagelsen og tilvæksten signifikant hos får. Tendensen var tilsvarende for ungkvæg, selvom resultaterne var mere varierende. Lignende konklusioner er draget i senere studier. Forskelle i optagelsen af snittet hø, hø presset i briketter eller piller er små (Wallace et al., 1961) forudsat foderet har samme partikellængde. Sammenlignet med langt hø er stigningen i optagelsen af snittet hø, hø presset i briketter eller piller (cubes) mindre end 8 % (Jarrige et al., 1973; Belyea et al., 1985; Andersen, 1991; Church, 1991). Der foreligger kun begrænsede oplysninger om virkningen på foderoptagelsen af at snitte grovfoder med lav energikoncentration, såsom halm, men den øgede optagelse antages at være mindre end 10 %.

Antagelsen i 86/87-systemet om, at FFu for formalet grovfoder svarer til FFu for kraftfoder, er baseret på danske forsøg med forskellig mængde formalet foder (Andersen & Sørensen, 1972; Andersen & Sørensen, 1974). Hovedsageligt på baggrund af resultater fra disse forsøg konkluderede Andersen et al. (1987), at FFu for formalet foder svarede til FFu for kraftfoder, 1,05 pr. kg tørstof. Antagelsen om, at FFu for formalet kraftfoder er uafhængig af energikoncentration, er også i overensstemmelse med litteraturen, forudsat optagelsen hovedsageligt reguleres af fysiske faktorer. Ifølge Ingvartsen et al. (1986) er fysiske faktorer fremherskende hos små dyr (200 kg levende vægt), når de tildeles rationer, der indeholder mindre end 0,97 FE pr. kg tørstof (ca. 11,7 MJ ME pr. kg tørstof) og hos større dyr (500 kg levende vægt), når rationen indeholder mindre end 0,88 FE pr. kg tørstof (ca. 10,9 MJ ME pr. kg tørstof). Hvis fysiske faktorer begrænsede optagelsen, forblev tørstofoptagelsen konstant, når formalet grovfoder med forskellig energikoncentration blev inkluderet i rationen (Cottyn et al., 1969). Tørstofoptagelsen forblev også konstant, når der i rationen indgik stigende andele af formalet tørret græs eller hø (Montgomery & Baumgardt, 1965; Levy et al., 1972; McCullough, 1974; Marsh, 1975) eller formalet halm (Swan & Lamming, 1970; Kay et al., 1970; Levy et al., 1972). ARC-reviewet (1984) antyder ligeledes, at der ingen effekt er af omsættelig energi (ME) i fint formalede rationer på daglig tørstofoptagelse, når rationens ME er under 11 MJ pr. kg tørstof. På trods heraf rapporteres der en negativ regressionskoefficient for tørstofoptagelse afhængig af indholdet af omsættelig energi.

I 86/87-systemet er stigningen i optagelsen på grund af formaling af grovfoder af mindre god kvalitet anslået til at være henholdsvis 43 % og 19 % ved en energikoncentration på 0,3 (ca. 6,9 MJ ME pr. kg tørstof) og 0,6 FE pr. kg tørstof (ca. 9,0 MJ ME pr. kg tørstof). Disse stigninger i optagelsen er i overensstemmelse med tidligere undersøgelser (Greenhalgh & Wainman, 1972; Jarrige et al., 1973; Agricultural Research Council, 1984). Formaling og pelletering af grovfoder forøger optagelsen mere hos unge dyr end hos ældre (Greenhalgh & Reid, 1973). Endvidere kan virkningen af at forarbejde grovfoder på optagelsen være påvirket af slutproduktets appetitlighed – optagelsen af formalet foder er ofte lavere end optagelsen af piller, og optagelsen af hårde piller kan være reduceret.

Ingvartsen (1992a; 1994a) konkluderede, at FFu pr. kg tørstof for formalet grovfoder svarer til FFu for kraftfoder, som er 1,05. Endvidere foreslås, at FFu pr. kg tørstof for langt halm og hø beregnes i henhold til energikoncentration (FFu_{EK}) ved hjælp af ligning (18.35), og at FFu for snittet (1,5-2,5 cm) hø og halm beregnes efter ligning (18.36) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).

Langt materiale:

$$FFu_{EK} = 1{,}85 - 1{,}31X + 0{,}55X^2, \quad \textbf{(18.35)}$$

for $0{,}25 \leq X \leq 0{,}85$

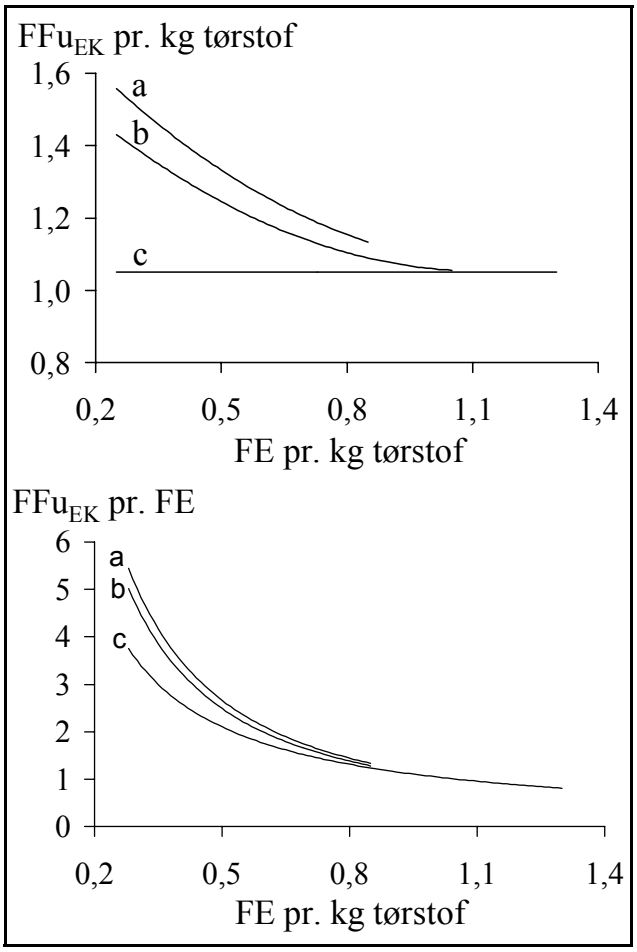
Snittet materiale:

$$FFu_{EK} = 1{,}68 - 1{,}12X + 0{,}50X^2, \quad \textbf{(18.36)}$$

for $0{,}25 \leq X \leq 1{,}05$

hvor FFu_{EK} = fylden pr. kg tørstof og X = foderets energikoncentration (FE pr. kg tørstof).

FFu_{EK} beregnet ud fra ligningerne (18.35) og (18.36) er vist i Figur 18.10.



Figur 18.10 *Fyldeværdien (FFu_{EK}) pr. kg tørstof og pr. FE i forhold til energikoncentration (FE pr. kg tørstof), fysisk forarbejdning og grovfodertype (a: Langt hø og halm; b: Snittet (1,5-2,5 cm) halm, hø, høj kvalitet græsensilage (TS% > 45), helsædsensilage (TS%+10 > 45), majsensilage (TS%+10 > 45), roetopensilage og frisk græs; c: Kraftfoder, formalet og pelleteret grovfoder) (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).*

Virkning af konservering, tørstofindhold i ensilage og gæringskvalitet

Demarquilly (1970) fandt samme optagelse af kunstigt tørret foder som af friskt foder, men som diskuteret ovenfor vil snitning, formaling og pelletering øge optagelsen. Kviers optagelse af hø var 5 % mindre, end

når den samme afgrøde blev tildelt frisk, men forskellen i optagelsen var mindre ved stor optagelse af frisk græs (2 %) end ved lav optagelse af frisk græs (8 %) (Dulphy & Rouel, 1988). Ud fra ovennævnte antages det, at FFu for tørret græs og frisk høstet græs kan beregnes ved ligning (18.36).

Sædvanligvis er optagelsen af ensilage lavere end af frisk græs eller hø (Demarquilly, 1973). Imidlertid regnes forskellene i optagelse mellem ensilage og snittet hø for ubetydelige, hvis ensilagen er fintsnittet, af høj gæringskvalitet og indeholder mere end 40-50 % tørstof. Optagelsen af snittet ensilage med højt tørstofindhold og god kvalitet forventes derfor at være højere end optagelsen af langt hø. Ingvartsen (1992c) konkluderede, at optagelsen af fintsnittet ensilage (1,5-2,5 cm) af god gæringskvalitet (mindre end 5 g smørsyre pr. kg tørstof) og med et tørstofindhold højere end 42 % ville være mellem 5 og 12 % højere end optagelsen af langt hø, når der sammenlignes ved samme fordøjelighed. Ingvartsen (1992a; 1994a) foreslog derfor, at FFu for denne type græsensilage beregnes ved ligning (18.36).

Foderoptagelsen mindskes, hvis græsensilagens tørstofindhold er mindre end 40-50 %. Reduktionen i optagelse afhænger af, om der suppleres med kraftfoder (Marsh, 1979; Jarrige & Demarquilly, 1982; Ingvartsen, 1992c). På basis af resultater præsenteret af Ingvartsen (1992c) foreslås FFu korrigeret for forskelligt tørstofindhold ved følgende ligninger afhængig af, om der tildeles tilskudsfoder eller ej (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).

Suppleringsfoder tildeles:

$$\Delta FFu_{TS} = FFu_{EK} / (0{,}383 + 0{,}0247\ TS - 0{,}000247\ TS^2) - FFu_{EK}\text{ , for } 17 \le TS \le 50 \quad \textbf{(18.37)}$$

Udelukkende ensilagefodring:

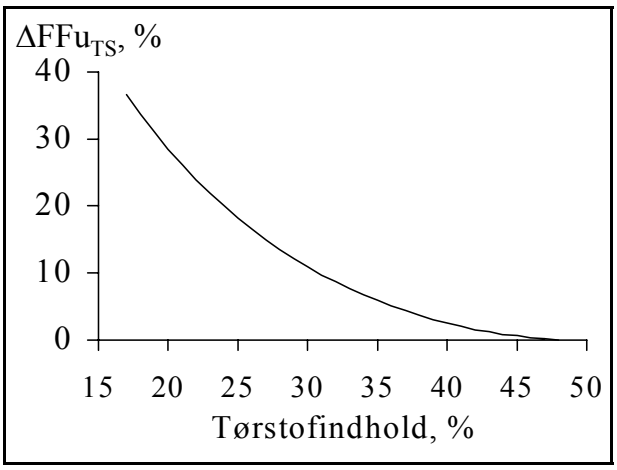
$$\Delta FFu_{TS} = FFu_{EK} / (0{,}020 + 0{,}0469\ TS - 0{,}000561\ TS^2) - FFu_{EK}\text{ , for } 17 \le TS \le 42, \quad \textbf{(18.38)}$$

hvor

ΔFFu_{TS} = ændring af fylden på grund af tørstofindhold

FFu_{EK} = fylden afhængig af energikoncentrationen

TS = tørstofindholdet i ensilagen i procent.



Ligning (18.37) antages at være mest aktuel under danske forhold. Virkningen af tørstofindhold på ΔFFu_{TS} for ensilage er illustreret i Figur 18.11.

Figur 18.11 *Virkningen af tørstofindhold på den relative ΔFFu_{TS} af græsensilage når der tildeles suppleringsfoder (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).*

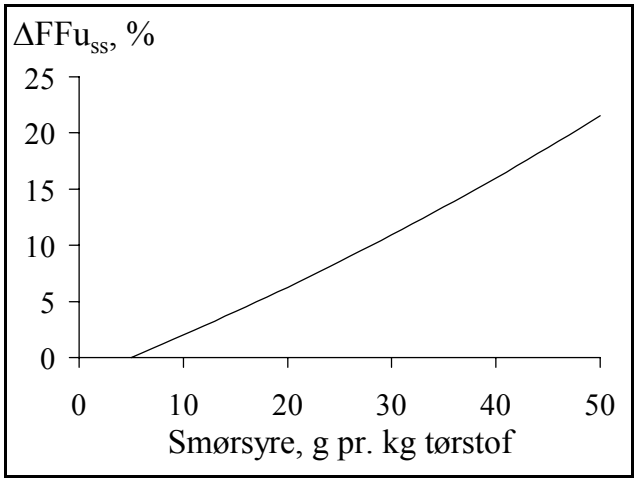
Ensilageoptagelsen kan også være reduceret på grund af slutprodukter fra forgæring af ensilagen (Ingvartsen, 1992c). Rook et al. (1990a; 1990b) har antydet, at indregningen af smørsyre frem for NH_3-N var i bedre overensstemmelse med videnskabelige beviser, og at smørsyre i højere grad end NH_3-N burde måles rutinemæssigt i praksis. Ingvartsen (1992c) har foreslået, at FFu for ensilage korrigeres for gæringskvalitet ved hjælp af ligning (18.39) på basis af regressionsestimater præsenteret af Rook et al. (1990a):

$$\Delta FFu_{SS} = FFu_{EK} / [65 - 0{,}256(SS - 5)] / 65 - FFu_{EK} \text{ for } SS>5, \quad \textbf{(18.39)}$$

hvor:

ΔFFu_{SS} = ændring af fylden på grund af smørsyreindholdet i ensilagen
FFu_{EK} = fylden afhængig af energikoncentrationen
SS = g smørsyre pr. kg ensilagetørstof.

Virkningen af smørsyre på ΔFFu_{SS} er vist i Figur 18.12.



Figur 18.12 *Virkningen af forgæringskvaliteten (smørsyreindholdet) på den relative ΔFFu_{SS} for græsensilage (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).*

Virkning af bælgplanter

Drøvtyggere optager bælgplanter i større mængder end græsser ved samme fordøjelighed (Van Soest, 1965; Thomson, 1971; Hight et al., 1972; Michell, 1973; Demarquilly & Jarrige, 1974; Thomson, 1979). Fordøjelseshastigheden er højere for bælgplanter end for græsser med samme fordøjelighed på trods af et højere ligninindhold (Chenost et al., 1970; Smith et al., 1972; Demarquilly & Jarrige, 1974; Mertens, 1983; Vik-Mo, 1989).

Desværre er der kun få sammenlignende undersøgelser med ungkvæg fodret med græsser og bælgplanter. Taylor & Wilkins (1976) sammenlignede optagelsen af flerårigt rajgræs og rødkløver tildelt med eller uden et dagligt tilskud af 11,5 g tørstof valset byg pr. kg levende vægt. Uden tilskud var tørstofoptagelsen i rødkløverensilagen 21 % højere end optagelsen af græsensilage. Med tilskud var forskellen 19 %. Lignende resultater blev opnået med flerårigt rajgræs og rødkløver til kalve (Thomas et al., 1981). I overensstemmelse hermed fandt Bowman et al. (1991) en 5 % stigning i optagelsen af organisk stof, når 25 % græs blev erstattet af 25 % rødkløver.

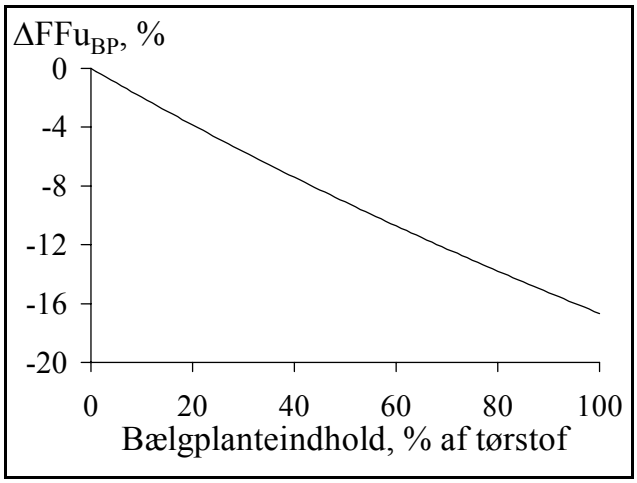
Fra studier, hvor optagelsen af lucerne blev sammenlignet med græsser, rapporterede Prigge et al. (1990) en fordøjelseshastighed pr. time på 0,154 for lucerne og 0,084 for græs med samme fordøjelighed. Tørstofoptagelsen hos tyrekalve steg lineært, når andelen af lucerne blev øget fra 0 til 25 %, 50 % og 100 %, og der var ingen antydninger af associerede effekter på optagelsen. Tørstofoptagelsen af lucerne var 18 % højere end af græs tildelt alene. I nyere sammenligninger var optagelsen af lucerneensilage ca. 29 % højere end optagelsen af græs med samme fordøjelighed (Goering et al., 1991; Thomson et al., 1991).

På baggrund af ovennævnte foreslås det, at FFu korrigeres for andelen af bælgplanter i ensilagen. Den forventede ændring i FFu kan beregnes ved følgende ligning (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a):

$$\Delta FFu_{BP} = FFu_{EK} / (1 + 0{,}002BP) - FFu_{EK} \quad \textbf{(18.40)}$$

hvor:
BP = procent bælgplantetørstof.

Virkningen af bælgplanteindhold på ΔFFu_{BP} er illustreret i Figur 18.13.



Figur 18.13 *Virkningen af bælgplanteindholdet på den relative ΔFFu_{BP} for ensilage, hø og friske afgrøder (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a).*

Da forskellene i fordøjelseshastigheden for græsser og bælgplanter antages at være uafhængige af konserveringsmetode, foreslås ligning (18.40) også anvendt til at korrigere FFu for andelen af bælgplanter i frisk græs og hø.

Helsædsensilage og roetopensilage
FFu_{EK} for helsæd og majsensilage kan beregnes med ligning (18.36). Derved opnås samme FFu som foreslået i 86/87-systemet for ensilager med en energikoncentration mellem 0,7 og 0,8 FE pr. kg tørstof. I 86/87-systemet skulle majsensilage korrigeres for tørstofindhold, hvorimod helsædsensilage af kornafgrøder ikke skulle korrigeres for tørstofkoncentrationen.

I et review af 19 forsøg konkluderede Maltere & Lelong (1976), at optagelsen af majsensilage steg med 2 g tørstof pr. kg levende vægt, når ensilagetørstofindholdet steg fra 20 % til 35 % tørstof. Schwarz et al. (1988) rapporterede følgende regressionsligning for den totale tørstofoptagelse hos Simmental ungtyre (Y, kg tørstof) fodret med majsensilage efter ædelyst afhængig af kg levende vægt (X_1), majsensilagens tørstofindhold (X_2, %) og mængden af tildelt kraftfoder (X_3, kg tørstof):

$$Y = -16{,}977 + 3{,}720 \ln X_1 + 0{,}054 X_2 + 0{,}128 X_3.$$

På baggrund af regressionskoefficienterne for den tildelte mængde kraftfoder kan det beregnes, at majsens fylde er 1/(1-0,128) = 1,15 gange kraftfoders. Sammenlignet ved 30 % tørstof er optagelsen i overensstemmelse med den totale tørstofoptagelse ved forskellig vægt og kraftfoderniveauer rapporteret af Ingvartsen et al. (1986). Schwartz et al. (1988) fandt under gennemsnitsforhold (400 kg levende vægt og 2 kg tørstof i kraftfoder), at tørstofoptagelsen steg med 1,1 g pr. kg levende vægt, når ensilagetørstofindholdet steg fra 27 % til 35 %, hvilket er i overensstemmelse med Malterre & Lelong (1976). Ændringen i optagelse pr. procentenhed stigning i tørstofindholdet svarer til dem, der kan beregnes efter ligning (18.37) mellem 30 % og 45 % tørstof. Derfor foreslås, at FFu for majsensilage korrigeres i henhold til ligning (18.37) efter at den aktuelle tørstofprocent i majsensilagen er adderet 10 %-enheder. Optagelsen af helsædsensilage forventes at være påvirket på samme må-

de af tørstofindholdet, og det foreslås derfor, at FFu korrigeres for helsædsensilage på tilsvarende måde.

Roetopensilage optages også gerne af ungdyr. Kvier mellem 210 og 272 kg optog mellem 6,8 og 10,5 kg tørstof dagligt pr. dyr, når de blev tildelt roetopensilage (askeindhold 20 %) efter ædelyst (Sørensen, 1987). Det er overraskende meget og tæt ved FE-max. Boldt & Hoffmann (1990) undersøgte effekten af at erstatte majsensilage (24 % tørstof) med roetopensilage (17 % tørstof) på optagelse og tilvækst i et forsøg med 160 slagtetyre. Ved vægte fra 180 til 550 kg blev der ikke fundet forskelle i tørstofoptagelse og daglig tilvækst, når majs- eller roetopensilage blev tildelt efter ædelyst. Derfor konkluderes, at FFu for roetopensilage skal beregnes efter ligning (18.36) uden at korrigere for tørstofindhold (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a). I Boldt & Hoffmanns (1990) forsøg var askeindholdet 25 %. Virkningen af askeindhold på FFu er ukendt, men det forventes, at et højere askeindhold kan reducere optagelsen.

18.12 Retningslinier for beregning af FFu

I det følgende opsummeres retningslinierne for beregning af FFu for fodermidler (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a). Det foreslås, at FFu beregnes i forhold til energikoncentration (FE pr. kg tørstof), fysisk forarbejdning og fodertype som illustreret i Figur 18.10.

FFu for kraftfoder og formalet pelleteret grovfoder er 1,05 pr. kg tørstof. FFu for andet foder kan beregnes på basis af ligningerne (18.35) til (18.40). Ligning (18.35) og (18.36) beskriver FFu_{EK} afhængig af energikoncentration. Ligning (18.35) gælder for langt hø og halm. Ligning (18.36) anvendes, når FFu beregnes for snittet halm og hø, frisk høstet græs, roetopensilage og ensilage med et tørstofindhold højere end 42. FFu justeres for indhold af bælgplanter (ΔFFu_{BP}) i frisk grønt, hø og ensilage ved brug af ligning (18.40). FFu for ensilage korrigeres for tørstofindhold (ΔFFu_{TS}) ved ligning (18.37), og for gæringskvalitet (ΔFFu_{SS}) efter ligning (18.39). FFu for majsensilage og helsædsensilage justeres for tørstofindhold (%) ved at lægge 10 til. Alle justeringer i FFu er foretaget i forhold til FFu_{EK}, og FFu kan beregnes som:

$$FFu = FFu_{EK} + \Delta FFu_{TS} + \Delta FFu_{SS} + \Delta FFu_{BP} \quad \textbf{(18.41)}$$

FFu pr. kg tørstof og pr. FE for forskelligt energiindhold, fysisk forarbejdning og fodertype samt tørstofindholdet i ensilage kan aflæses i henholdsvis Tabel 18.6 og 18.7. FFu-værdierne for ensilage, der ses i Tabel 18.6 og 18.7, gælder for ensilage af høj gæringskvalitet, uden bælgplanteindhold. FFu for ensilage afhængig af gæringskvalitet (middel eller dårlig) og indhold af bælgplanter kan beregnes ved at gange FFu for ensilage indeholdende 50 % tørstof eller mere (Tabel 18.6 eller 18.7) med en faktor i Tabel 18.8. Eksempel: Kvier tildeles ensilage ad libitum indeholdende 25 % tørstof, 0,7 FE pr. kg tørstof, 20 % kløver på tørstofbasis og med 20 g smørsyre pr. kg tørstof. FFu pr. kg tørstof er 1,14 (ensilage med ≥50 tørstof, Tabel 18.6) gange 1,21 (Tabel 18.8) = 1,38.

Den beregnede FFu er kun gældende, hvis dyrenes behov for proteiner, mineraler og vitaminer er tilgodeset i henhold til danske anbefalinger for ungdyr (Strudsholm et al., 1992). Endvidere skal rationens struktur være tilstrækkelig til at sikre normal fordøjelsesfunktion.

Tabel 18.6 *Fyldeværdien (FFu) pr. kg tørstof for forskelligt energiindhold, fysisk forarbejdning, grovfodertype og tørstofindhold i ensilage, når der tildeles tilskudsfoder (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a)*

Energiindhold		Kraftfoder[a], formalet pelleteret grovfoder	Langt hø[b] og halm	Snittet halm og hø[b], frisk høstet græs og roetopensilage	Ensilage[c] Tørstofindhold, %					
FE/ kg TS	Kg TS/FE				≥50	40	35	30	25	20
0,25	4,00	1,05	1,56	1,43						
0,30	3,33	1,05	1,51	1,39						
0,35	2,86	1,05	1,46	1,35						
0,40	2,50	1,05	1,41	1,31						
0,45	2,22	1,05	1,37	1,28						
0,50	2,00	1,05	1,33	1,25						
0,55	1,82	1,05	1,30	1,22						
0,60	1,67	1,05	1,26	1,19	1,19	1,22	1,26	1,32	1,40	1,53
0,65	1,54	1,05	1,23	1,16	1,16	1,19	1,23	1,29	1,37	1,49
0,70	1,43	1,05	1,20	1,14	1,14	1,17	1,21	1,27	1,35	1,47
0,75	1,33	1,05	1,18	1,12	1,12	1,15	1,19	1,24	1,33	1,44
0,80	1,25	1,05	1,15	1,10	1,10	1,13	1,17	1,22	1,30	1,42
0,85	1,18	1,05	1,13	1,09	1,09	1,12	1,15	1,21	1,29	1,40
0,90	1,11	1,05		1,08						
0,95	1,05	1,05		1,07						
1,00	1,00	1,05		1,06						
1,05	0,95	1,05		1,06						
1,10	0,91	1,05								
1,15	0,87	1,05								
1,20	0,83	1,05								
1,25	0,80	1,05								
1,30	0,77	1,05								
1,35	0,74	1,05								

a) Oliekager, skrå, korn, frø, biprodukter fra korn, foder af animalsk oprindelse og rodfrugter

b) FFu kan korrigeres for indhold af bælgplante (BP, % af tørstof) i afgrøden

c) FFu-værdien for ensilage kan korrigeres for indehold af bælgplanter og middel eller dårlig forgæringskvalitet ved at gange FFu-værdien for ensilage indeholdende mere end 50 % tørstof med en faktor opgivet i Tabel 18.8.

Tabel 18.7 *Fyldeværdien (FFu) pr. foderenhed (FE) for forskelligt energiindhold, fysisk forarbejdning, grovfodertype og tørstofindhold i ensilage, når der tildeles tilskudsfoder (Ingvartsen, 1992a; Ingvartsen, 1994a)*

Energiindhold		Kraftfoder[a], formalet pelleteret grovfoder	Langt hø[b] og halm	Snittet halm og hø[b], frisk høstet græs[b] og roetopensilage	Ensilage[c] Tørstofindhold, % TS					
FE /kg TS	kg TS /FE				≥50	40	35	30	25	20
0,25	4,00	4,20	6,23	5,72						
0,30	3,33	3,50	5,02	4,63						
0,35	2,86	3,00	4,17	3,86						
0,40	2,50	2,62	3,54	3,28						
0,45	2,22	2,33	3,05	2,84						
0,50	2,00	2,10	2,67	2,49						
0,55	1,82	1,91	2,36	2,21						
0,60	1,67	1,75	2,11	1,98	1,98	2,03	2,10	2,20	2,34	2,55
0,65	1,54	1,62	1,90	1,79	1,79	1,84	1,90	1,99	2,12	2,30
0,70	1,43	1,50	1,72	1,63	1,63	1,67	1,73	1,81	1,93	2,10
0,75	1,33	1,40	1,57	1,49	1,49	1,53	1,58	1,65	1,76	1,92
0,80	1,25	1,31	1,44	1,38	1,38	1,41	1,46	1,53	1,63	1,77
0,85	1,18	1,24	1,34	1,29	1,29	1,32	1,36	1,43	1,52	1,65
0,90	1,11	1,17		1,20						
0,95	1,05	1,10		1,12						
1,00	1,00	1,05		1,06						
1,05	0,95	1,00		1,00						
1,10	0,91	0,96								
1,15	0,87	0,91								
1,20	0,83	0,87								
1,25	0,80	0,84								
1,30	0,77	0,81								
1,35	0,74	0,78								

a) Oliekager, skrå, korn, frø, biprodukter fra korn, foder af animalsk oprindelse og rodfrugter

b) FFu kan korrigeres for indhold af bælgplante (BP, % af tørstof) i afgrøden

c) FFu-værdien for ensilage kan korrigeres for indehold af bælgplanter og middel eller dårlig forgæringskvalitet ved at gange FFu-værdien for ensilage indeholdende mere end 50 % tørstof med en faktor opgivet i Tabel 18.8.

Tabel 18.8 *Multiplikationsfaktor[1)] til korrektion af FFu for effekten af bælgplanteindhold, forgæringskvalitet og tørstofindhold i ensilagen*

Bælg-	Tørstof-	Forgæringskvalitet[a)], g smørsyre pr. kg TS							
planter	indhold	Høj		Middel			Dårlig		
% tørstof	%	≤5	10	15	20	25	30	40	50
0	17	1,37	1,39	1,41	1,43	1,45	1,48	1,53	1,58
	20	1,29	1,31	1,33	1,35	1,37	1,39	1,44	1,50
	25	1,18	1,20	1,22	1,24	1,27	1,29	1,34	1,40
	30	1,11	1,13	1,15	1,17	1,19	1,22	1,27	1,32
	35	1,06	1,08	1,10	1,12	1,14	1,17	1,22	1,27
	40	1,02	1,04	1,07	1,09	1,11	1,13	1,18	1,24
	45	1,01	1,03	1,05	1,07	1,09	1,11	1,17	1,22
	≥50	1,00	1,02	1,04	1,06	1,09	1,11	1,16	1,21
20	17	1,33	1,35	1,37	1,39	1,41	1,44	1,49	1,54
	20	1,25	1,27	1,29	1,31	1,33	1,36	1,41	1,46
	25	1,14	1,16	1,18	1,21	1,23	1,25	1,30	1,36
	30	1,07	1,09	1,11	1,13	1,16	1,18	1,23	1,29
	35	1,02	1,04	1,06	1,08	1,11	1,13	1,18	1,24
	40	0,99	1,01	1,03	1,05	1,07	1,10	1,15	1,20
	45	0,97	0,99	1,01	1,03	1,05	1,08	1,13	1,18
	≥50	0,96	0,98	1,00	1,08	1,05	1,07	1,13	1,18
40	17	1,29	1,31	1,33	1,36	1,38	1,40	1,45	1,51
	20	1,21	1,23	1,25	1,27	1,30	1,32	1,37	1,43
	25	1,11	1,13	1,15	1,17	1,19	1,22	1,27	1,32
	30	1,03	1,06	1,08	1,10	1,12	1,14	1,19	1,25
	35	0,98	1,00	1,03	1,05	1,07	1,09	1,14	1,20
	40	0,95	0,97	0,99	1,01	1,04	1,06	1,11	1,17
	45	0,93	0,95	0,97	0,99	1,02	1,04	1,09	1,15
	≥50	0,93	0,95	0,97	0,99	1,01	1,03	1,09	1,14
60	17	1,26	1,28	1,30	1,32	1,35	1,37	1,42	1,48
	20	1,18	1,20	1,22	1,24	1,26	1,29	1,34	1,39
	25	1,07	1,09	1,12	1,14	1,16	1,18	1,23	1,29
	30	1,00	1,02	1,04	1,06	1,09	1,11	1,16	1,22
	35	0,95	0,97	0,99	1,01	1,04	1,06	1,11	1,17
	40	0,92	0,94	0,96	0,98	1,00	1,03	1,08	1,13
	45	0,90	0,92	0,94	0,96	0,98	1,01	1,06	1,11
	≥50	0,89	0,91	0,93	0,96	0,98	1,00	1,05	1,11

1) Baseret på ligningerne (18.37), (18.38), (18.39) og (18.40).

a) Høj, når smørsyreindholdet pr. kg tørstof er ≤5 g.
Middel, når smørsyreindholdet pr. kg tørstof er >5 og ≤20 g.
Dårlig, når smørsyreindholdet pr. kg tørstof er >20 g.

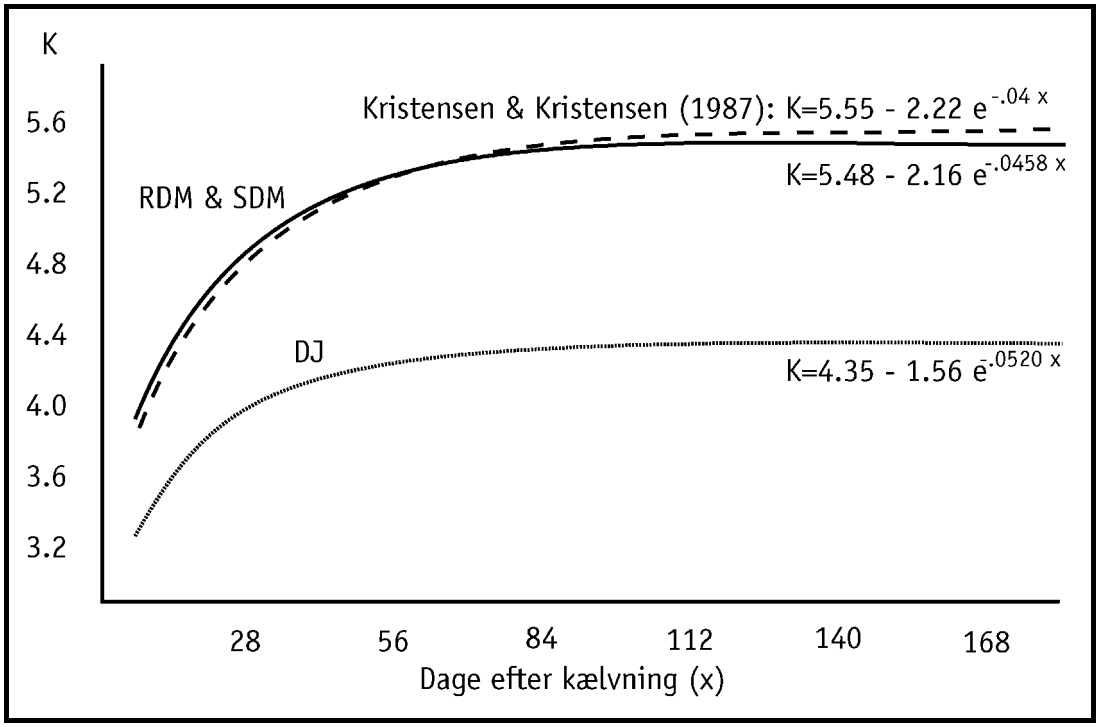
18.13 Forudsigelsernes sikkerhed

Systemet for malkekøer

I 1987 blev der foretaget en test af foderoptagelsessystemet på nye forsøgsdata, som var produceret siden systemets udvikling i 1983. I dette materiale indgik 743 enkeltkoperioder i 16 fodringsforsøg med i alt 92 forsøgshold (Kristensen & Kristensen, 1987). Forsøgene var udført dels i begyndelsen af laktationsperioden (4-19 uger efter kælvning), dels i midtlaktationen (24-33 uger efter kælvning). I Tabel 18.9 er den beregnede kapacitet (K) sammenlignet med summen af fyldeværdierne. Gennemsnitsværdierne viste en helt tilfredsstillende overensstemmelse. Spredningen på differencen mellem K og summen af FF beregnet på gennemsnitsresultater for forsøgshold (a i gennemsnit 8,1 køer) var 0,45 fyldeenheder. Det svarer til ca. 1 kg tørstof i en god græsensilage.

Tabel 18.9 *Test af systemet for malkekøer ved sammenligning af beregnet foderoptagelseskapacitet (K) og sum af fyldeenheder (∑FF) (Kristensen & Kristensen, 1987)*

	Laktationsafsnit, uger efter kælvning					
	4-19			24-33		
	Antal	K	∑ FF	Antal	K	∑ FF
1. laktation	98	5,30	5,24	93	5,53	5,37
≥ 2. laktation	200	6,73	6,85	186	6,44	6,33
Alle forsøg	464	6,22	6,23	279	6,14	6,01



Figur 18.14 *Test af forløbet af foderoptagelseskapaciteten hos førstekalvskøer (Foldager & Haarbo, 1994).*

Foldager & Haarbo (1994) analyserede data over foderoptagelsen hos 287 1. laktations køer af racerne SDM, RDM og Jersey med forskellige genotyper og forskellig fodring i opdrætningsperioden. For de tunge racer var den fastlagte funktion over optagelsen i løbet af de første 24 uger af laktationsperioden praktisk taget identisk med funktionen i foderoptagelsessystemet (Figur 18.14). Optagelsen hos Jersey viste et tilsvarende forløb, men niveauet var kun 79 % af de tunge racers optagelse mod de 88 %, der på det tidspunkt blev regnet med i systemet. Det er som tidligere beskrevet senere ændret til 83 %.

Systemet for ungdyr

Der er ikke gennemført egentlige tests af foderoptagelsessystemets sikkerhed i prædiktionen af foderoptagelsen. Ingvartsen (1992a; 1994a) har dog givet en detaljeret gennemgang af systemets fordele og begrænsninger, og der henvises hertil for yderligere information.

18.14 Referencer

Agricultural Research Council 1984. Feed Intake. The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock, 59-72.

Andersen, B.B., Madsen, P., Klastrup, S. & Ovesen, E. 1991. Avlsstationer for kødproduktion 1989/-1990. Beretning 692, Statens Husdyrbrugsforsøg, 60 pp.

Andersen, H.R., Andersen, B.B., Jensen, L.R. & Ovesen, E. 1998. Specialproduktion af stærkt marmoreret oksekød. Effekt af race, fodringsstrategi/slagtetidspunkt og opstaldning på produktion, slagte-, kød- og spisekvalitet. DJF-rapport nr. 6, Danmarks JordbrugsForskning, 56 pp.

Andersen, H.R., Foldager, J. & Ingvartsen, K.L. 1987. Foderoptagelsessystem for ungkvæg. Meddelelse 683, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-4.

Andersen, H.R. & Ingvartsen, K.L. 1991. Produktionsresultater for ungtyre afhængig af staldtype og belægningsgrad. Beretning 686, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-31.

Andersen, H.R., Ingvartsen, K.L., Buchter, L., Kousgaard, K. & Klastrup, S. 1983. Slagtevægtens og foderstyrkens betydning for vækst, foderudnyttelse, slagte- og kødkvalitet hos tyre og stude. Beretning 544, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-145.

Andersen, H.R., Kristensen, T., Bligaard, H.B. & Thamsborg, S.M. 2002. Studeproduktion ved afgræsning af ferske enge. Effekt af belægningsgrad og slutfedningsstrategier på sundhed, tilvækst, foderforbrug, slagte- og kødkvalitet samt produktionsøkonomi. DJF-rapport nr. 40, Danmarks Jordbrugs-Forskning, 87 pp.

Andersen, H.R. & Sørensen, M. 1972. Formalet halm som bestanddel af fuldfoder til fedekalve. Landøkonomisk Forsøgslaboratoriumsefterårsmøde, København, 356-370.

Andersen, H.R. & Sørensen, M. 1974. Formalet halm i foderblandinger til ungtyre. Meddelelse 19, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Andersen, O. 1991. Health control. Annual Report, National Committee on Danish Cattle Husbandry, 9-17.

Andersen, P.E., Kirsgaard, E. & Skovborg, E.B. 1972. Forskellige faktorers indflydelse på foderoptagelsen af ensilage, ladetørret hø og briketter af kløvergræs. I: Landøkonomisk Forsøgslaboratoriums efterårsmøde, 302-308.

Baumgardt, B.R. 1970. Control of feed intake in the regulation of energy balance. In: Philipson, A.T. (eds.). Physiology of digestion and metabolism in the ruminant, Oriel Press, 235-253.

Beauchemin, K.A., Farr, B.I., Rode, L.M. & Schaalje, G.B. 1994. Effect of alfalfa silage chop length and supplementary long hay on chewing and milk production of dairy cows. J. Dairy Sci. 77, 1326-1339.

Belyea, R.L., Marin, P.J. & Sedgwick, H.T. 1985. Production technical notes. Utilization of chopped and long alfalfa by dairy heifers. J. Dairy Sci. 68, 1297-1301.

Beranger, C. & Micol, D. 1980. Intake in relation to the animal. Ann. Zootech. 29, 209-226.

Berge, P., Geay, Y. & Micol, D. 1991. Effect of feeds and growth rate during the growing phase on subsequent performances during the fattening period and carcass composition in Friesian young bulls. Livest. Prod. Sci., Call no. 3198.

Bertilsson, J. & Burstedt, E. 1983. Effects of conservation method and stage of maturity upon the feeding value of forages to dairy cows. 1. Forage intake and effects of concentrate forage ratio. Swed. J. Agr. Res. 13, 189-200.

Bines, J.A., Napper, D.J. & Johnson, V.W. 1977. Long-term effects of level of intake and diet composition on the performance of lactating dairy cows. 2. Voluntary intake and ration digestibility in heifers. Proc. Nutr. Soc. 36, 146A.

Bines, J.A., Suzuki, S. & Balch, C.C. 1969. The quantitative significance of long-term regulation of food intake in the cow. Brit. J. Nutr. 23, 695-704.

Boldt, E. & Hoffmann, M. 1990. Zur Beeinflussung von Futteraufnahme und Lebendmassezunahme von Mastbullen durch den Austausch von Maissilage durch Zuckerrübenblattsilage in der Futterration. Tierzucht 44, 58-60.

Bowman, J.G.P., Hunt, C.W., Kerley, M.S. & Paterson, J.A. 1991. Effect of grass maturity and legume substitution on large particle size reduction and small particle flow from the rumen of cattle. J. Anim. Sci. 69, 369-378.

Chenost, M., Grenet, E., Demarquilly, C. & Jarrige, R. 1970. The use of nylon bag technique for the study of digestion in the rumen and the predicting feed value. In: Proc. 11th Int. Grassl. Congress, 697-701.

Church, D.C. (ed.). 1991. Livestock feeds and feeding. 3. Prentice-Hall International Inc., 1-546.

Conrad, H.R., Pratt, A.D. & Hibbs, J.W. 1964. Regulation of feed intake in dairy cows. 1. Change in importance of physical and physiological factors with increasing digestibility. J. Dairy Sci. 47, 54-62.

Cottyn, B.G., Boucqué, C.V. & Buysse, F.X. 1969. Physical form and growth stage of Italian ryegrass hay on bull performance, digestibility and characteristics of rumen fermentation. Paper presented at the 4th Int. Symp. of Zootech., Milano, 358-367.

Coulon, J., Hoden, A., Faverdin, P. & Journet, M. 1989. Dairy cows. In: Jarrige, R. (ed.). Ruminant Nutrition. Recommended allowances and feed tables, INRA and John Libbey Eurotext, 73-91.

Demarquilly, C. 1970. Influence de la déshydration à basse température sur la valeur alimentaire des fourrages. Ann. Zootech. 19, 45-51.

Demarquilly, C. 1973. Chemical composition, fermentation characteristics, digestibility and voluntary feed intake of forage silage compared to initial green forage. Ann. Zootech. 22, 1-35.

Demarquilly, C. & Jarrige, R. 1974. The comparative value of grasses and legumes. Växtodling 28, 33-41.

DeToro, A. 1987. Hackelselangdens inflytande på insilagets kvalitet och anvandbarhet. I: Grovfoder 6, 53-83.

Dulphy, J.P. & Demarquilly, C. 1994. The regulation and prediction of feed intake in ruminants in relation to feed characteristics. Livest. Prod. Sci. 39, 1-12.

Dulphy, J.P., Faverdin, P. & Jarrige, R. 1989. Feed intake: the Fill Unit systems. In: Jarrige, R. (ed.). Ruminant nutrition. Recommended allowances and feed tables, 61-71.

Dulphy, J.P. & Rouel, J. 1988. Modifications d'ingestibilité entrainées par la fenaison chez les bovins. Comparison aves les ovins. Ann. Zootech. 37, 31-42.

Faverdin, P., Baumont, R. & Ingvartsen, K.L. 1995. Control and prediction of feed intake in ruminants. In: Journet, M., Grenet, E., Farce, M.H., Theriez, M. & Demarquilly, C. (eds.). Recent developments in the nutrition of herbivores, INRA Editions, 95-120.

Faverdin, P., Duk, Culon, J.B., Vérité, R., Garel, J.P., Rouel, J. & Marquis, B. 1991. Substitution of roughage by concentrates for dairy cows. Livest. Prod. Sci. 27, 137-156.

Foldager, J. & Haarbo, K. 1994. Effect of breed and feeding intensity during rearing on feed intake capacity of first lactation dairy cows. Livest. Prod. Sci. 39, 39-42.

Foldager, J. & Sejrsen, K. 1991. Opdrætningsintensitet hos kvier og indflydelsen på den efterfølgende mælkeproduktion. Beretning 693, Statens Husdyrbrugsforsøg, 131 pp.

Forbes, J.M. 1977. Development of a model of voluntary food intake and energy balance in lactating cows. Anim. Prod. 24, 203-214.

Forbes, J.M. 1985. The importance of meals in the regulation of food intake. Proc. Nutr. Soc. Aust. 14-24.

Forbes, J.M. 1986. The effects of sex hormones, pregnancy, and lactation on digestion, metabolism, and voluntary food intake. In: Milligan, L.P., Grovum, W.L., and Dobson, A. (eds.). Control of Digestion and Metabolism in Ruminants, Prentice-Hall, 420-435.

Fox, D.G. & Black, J.R. 1984. A system for predicting body composition and performance of growing cattle. J. Anim. Sci. 58, 725-739.

Fox, D.G., Sniffen, C.J. & O'Connor, J.D. 1988. Adjusting nutrient requirements of beef cattle for animal and environmental variations. J. Anim. Sci. 66, 1475-1495.

Friggens, N.C., Emmans, G.C., Kyriazakis, I., Oldham, J.D. & Lewis, M. 1998. Feed intake relative to stage of lactation for dairy cows consuming total mixed diets with a high or low ratio of concentrate to forage. J. Dairy Sci. 81, 2228-2239.

Garnsworthy, P.C. & Topps, J.H. 1982. The effect of body condition of dairy cows at calving on their food intake and performance when given complete diets. Anim. Prod. 35, 113-119.

Goering, H.K., Waldo, D.R., Tyrrell, H.F. & Thomson, D.J. 1991. Composition of formaldehyde- and formic acid-treated alfalfa and orchard grass silages harvested at two maturities and their effects on intake and growth by Holstein heifers. J. Anim. Sci. 69, 4634-4643.

Gordon, F.J. 1987. The influence of the system of silage harvesting and feeding and the use of protected protein on milk production. Grass and Forage Science 42, 9-19.

Greenhalgh, J.F.D. & Reid, G.W. 1973. The effects of pelleting various diets on intake and digestibility in sheep and cattle. Anim. Prod. 16, 223-233.

Greenhalgh, J.F.D. & Wainman, F.W. 1972. The nutritive value of processed roughages for fattening cattle and sheep. Proc. Brit. Soc. Anim. Prod. 61-72.

Hanekamp, W.J.A., Smits, A.C. & Wierenga, H. 1990. Huisversting vleesstieren vanaf 6 maanden. Publication no. 66, Proefstation voor de Rundveehouderij, Schapenhouderij en Paardenhouderij (PR), Lelystad, 20 pp.

Hermansen, J.E. 1983. Foderoptagelsens afhængighed af græsmarksfoderets konserveringsmæssige og fysiske egenskaber. I: Optimale Foderrationer til Malkekoen, Beretning 551, Statens Husdyrbrugsforsøg , København, 8.1-8.14.

Hight, G.H., Kirton, A.H., Browning, H.A. & Duganziich, D.H. 1972. The autumn growth and carcass composition of hoggets grazed on lucerne, perennial ryegrass plus white clover, and white clover pastures. New Zealand J. Agr. Res. 15, 527-537.

Hyppölä, K. & Hasunen, O. 1970. Dry matter and energy standards for dairy cows. Acta Agralia Fennica 116(1), Call no. 3082, 830.

Håndbog i Kvæghold 2001. Landbrugets Rådgivningscenter, Landskontoret for Uddannelse.

Ingvartsen, K.L. 1988. A model for prediction of daily gain of young bulls for beef production. In: Korver, S. & Arendonk, J.A.M. (eds.). Modelling of Livestock Production Systems, Kluwer Acad. Publ., 22-31.

Ingvartsen, K.L. 1992a. A system for prediction of voluntary feed intake in growing cattle and use of feed intake to monitor performance. Ph.D. Thesis, Institut for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, 212 pp.

Ingvartsen, K.L. 1992b. Fylden af kartoffelpulp, sukkerroer og roemelasse til ungdyr. Meddelelse 818, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-5.

Ingvartsen, K.L. 1992c. Virkning af græsmarksafgrøders konservering og tørstofindhold på ungdyrs foderoptagelse, tilvækst og foderudnyttelse: En oversigt. Beretning 711, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-44.

Ingvartsen, K.L. 1994a. Foderoptagelsessystemet for ungdyr. Revision og videreudvikling af 86/87-systemet. Beretning 724, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-41.

Ingvartsen, K.L. 1994b. Models of voluntary food intake in cattle. Livest. Prod. Sci. 39, 19-38.

Ingvartsen, K.L. & Andersen, H.R. 1993. Space allowance and type of housing for growing cattle: A review of performance and possible relation to neuroendocrine function. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 43, 65-80.

Ingvartsen, K.L. & Andersen, J.B. 2000. Integration of metabolism and intake regulation: a review focusing on periparturient animals. J. Dairy Sci. 83, 1573-1597.

Ingvartsen, K.L., Andersen, H.R. & Foldager, J. 1986. Foderoptagelse hos voksende kvæg. Beretning 614, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-115.

Ingvartsen, K.L., Andersen, H.R. & Foldager, J. 1992a. Effect of sex and pregnancy on feed intake capacity of growing cattle. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 40-46.

Ingvartsen, K.L., Andersen, H.R. & Foldager, J. 1992b. Random variation in voluntary dry matter intake and effect of day length on feed intake capacity in growing cattle. Acta Agr. Scand., Sect. A, Anim. Sci. 42, 121-126.

Ingvartsen, K.L. & Boisclair, Y. 2001. Leptin and the regulation of food intake, energy homeostasis and immunity with special focus on periparturient ruminants. Dom. Anim. Endoc. 21, 215-250.

Ingvartsen, K.L., Foldager, J., Larsen, J.B. & Østergaard, V. 1988. Vækst og mælkeydelse hos Jerseykøer opdrættet på forskellig fodringsintensitet. Beretning 645, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-72.

Ingvartsen, K.L., Friggens, N.C. & Faverdin, P. 1999. Food intake regulation in late pregnancy and early lactation. Brit. Soc. Anim. Sci. Occ. Publ. No. 24, 37-54.

Ingvartsen, K.L. & Kristensen, V.F. 1987. Opbygning af foderoptagelsessystem til malkekøer og ungdyr. I: Bilag til Statens Husdyrbrugsforsøg Årsmøde, 1-3.

Jarrige, R. 1986. Measurement and prediction of voluntary intake. IDF Bulletin 196, 4-16.

Jarrige, R. (ed.). 1989. Ruminant Nutrition. Recommended allowances and feed tables. INRA and John Libbey Eurotext, 387 pp.

Jarrige, R. & Demarquilly, C. 1982. Forage conservation. In: Hacker, J. B. (ed.). Nutritional Limits to Animal Production from Pastures, Commonwealth Agr. Bureaux.

Jarrige, R., Demarquilly, C., Duk, Hoden, A., Robelin, J., Beranger, C., Geay, Y., Journet, M., Malterre, C., Micol, D. & Petit, M. 1986a. The INRA "fill unit" system for predicting the voluntary intake of forage-based diets in ruminants: A review. J. Anim. Sci. 63, 1737-1758.

Jarrige, R., Demarquilly, C. & Dulphy, J.P. 1973. The voluntary intake of forages. Växtodling 28, 98-106.

Jarrige, R., Demarquilly, C., Dulphy, J.P., Hoden, A., Robelin, J., Beranger, C., Geay, Y., Journet, M., Malterre, C., Micol, D. & Petit, M. 1986b. The Inra "FILL UNIT" System for Predicting the Voluntary Intake of Forage Based Diets in Ruminants: a Review. J. Anim. Sci. 63, 1737-1758.

Journet, M. & Remond, B. 1976. Physiological factors affecting the voluntary intake of feed by cows: a review. Livest. Prod. Sci. 3, 129-146.

Kay, M., MacDermid, A. & Massie, R. 1970. Intensive beef production. 11. Replacement of cereal with straw. Anim. Prod. 12, 419-424.

Keys, J.E., Pearson, R.E. & Thompson, P.D. 1978. Effect of feedbunk stocking density on weight gains and feeding behaviour of yearling Holstein heifers. J. Dairy Sci. 61, 448-454.

Kirchgessner, M. & Schwartz, F.J. 1984. Einflussfaktoren auf die Grundfutteraufnahme bei Milchkühen. Übers. Tierernähr 12, 187-214.

Konggaard, S.P. 1983. Foderoptagelsens afhængighed af miljøet. 551, Statens Husdyrbrugsforsøg, 9.1-9.30.

Konggaard, S.P. & Krohn, C.C. 1975. Undersøgelser over foderoptagelse og social adfærd hos gruppefodrede køer i løsdrift. I Faktorer der påvirker den individuelle roeoptagelse ved restriktiv tildeling. 425, Statens Husdyrbrugsforsøg, 25 pp.

Konggaard, S.P. & Krohn, C.C. 1978. Undersøgelser over foderoptagelse og social adfærd hos gruppefodrede køer i løsdrift. III. Førstekalvskøer i gruppe for sig eller i gruppe med ældre køer. 469. Beretning, Statens Husdyrbrugsforsøg, 30 pp.

Kristensen, V.F. 1983. Styring af foderoptagelsen ved hjælp af foderrationens sammensætning og valg af fodringsprincip. I: Optimale Foderrationer til Malkekoen, Beretning 551, Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 7.1-7.35.

Kristensen, V.F. 1995. Forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer. 61, Statens Husdyrbrugsforsøg, 1-28.

Kristensen, V.F. 1999. Grovfoderkildens betydning for malkekoens produktion og fodereffektivitet. Intern Rapport 118, Danmarks Jordbrugsforskning, 18-33.

Kristensen, V.F. & Ingvartsen, K.L. 1985. Variations in voluntary feed intake in cattle related to animal factors. Dairy cows. Resumé vol. 1, 36th Annual Meeting of the EAAP, Kallithea, Greece, 302-303.

Kristensen, V.F. & Kristensen, T. 1987. Vurdering og justering af foderoptagelsessystemet til malkekøer, Bilag til Statens Husdyrbrugsforsøgs Årsmøde, 9-11.

Kristensen, V.F. & Skovborg, E.B. 1990. Betydning af tidspunkt for 1. slæt i græs for græsudbytte og -kvalitet og for ensilageoptagelse og produktion hos malkekøer. 15. Beretning fra Fællesudvalget for Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, 1-37.

Kristensen, V.F. & Skovborg, E.B. 1991. Høsttid for helsæd af vinterhvede. II. Beretning 784, Statens Husdyrbrugsforsøg.

Kristensen, V.F. & Søndergaard, E. 1998. Foderoptagelsen hos jerseykøer. 10, Grøn Viden, Danmarks Jordbrugsforskning, 4 pp.

Krohn, C.C. & Andersen, P.E. 1979. Foderrationer med roer eller byg til malkekøer tildelt separat eller som fuldfoder. I: Beretning 480, Statens Husdyrbrugsforsøg, Frederiksberg, 1-28.

Krohn, C.C. & Andersen, P.E. 1981. Fuldfoder med forskellig energikoncentration til førstekalvskøer før og efter kælvning. I: Meddelelse 401, Statens Husdyrbrugsforsøg, Frederiksberg, 1-4.

Krohn, C.C., Hvelplund, T. & Andersen, P.E. 1983. The effect on performance of different energy concentrations in complete rations for first lactation cows before and after calving. Livest. Prod. Sci. 10, 223-237.

Krohn, C.C. & Konggaard, S.P. 1976. Undersøgelser over foderoptagelse og social adfærd hos gruppefodrede køer i løsdrift. II. I: Faktorer der påvirker den individuelle optagelse af græsensilage ved ad libitum tildeling. Beretning 441, Statens Husdyrbrugsforsøg, 26 pp.

Levy, D., Amir, S., Holzer, Z. & Neumark, H. 1972. Ground and pelleted straw and hay for fattening Israeli-Friesian male calves. Anim. Prod. 15, 157-165.

Lewis, M. 1981. Equations for predicting silage intake by beef and dairy cattle. In: Summary of papers of the VI Silage Conference, 35-36.

MAFF (Ministry of Agriculture, F.a.F.) 1975. Energy allowances and feeding systems for ruminants. In: Tech. Bull. 33, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.

Malterre, C. & Lelong, C. 1976. Utilizing the maize crop in various forms for beef production. Anim. Feed Sci. Technol. 1, 412-427.

Marsh, R. 1975. Intake and live-weight gain by British Friesian calves offered different rations of dried grass and concentrates. Anim. Prod. 20, 345-353.

Marsh, R. 1979. The effect of wilting on fermentation in the silo and on nutritive value of silages. Grass and Forage Sci. 34, 1-10.

McCullough, T.A. 1974. The effect of different proportions of dried grass and concentrates in the diet on voluntary intake and performance of calves. Anim. Prod. 18, 49-58.

Mertens, D.R. 1983. Using neutral detergent fiber to formulate dairy rations and estimate the net energy content of forages. Proc. Cornell Nutr. Conf. Feed Manufact., 60-68.

Mertens, D.R. 1987. Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. J. Anim. Sci. 64, 1548-1558.

Mertens, D.R. 1992. Nonstructural and structural carbohydrates. I: Van Horn, H. H. and Wilcox, C. J. (eds.), Large Dairy Herd Management, 219-235.

Mertens, D.R. 1993. Kinetics of cell wall digestion and passage in ruminants. In: Jung, H.G., Buxton, D.R., Hatfield, R.D. & Ralph, J. (eds.). Forage cell wall structure and digestibility, ASA-CSSA-SSSA, 535-570.

Michell, P.J. 1973. Digestibility and voluntary intake measurements on regrowth of six Tasmanian pasture species. Aust. J. Exp. Agr. Anim. Husbandry 13, 158-164.

Minson, D.J. 1963. The effect of pelleting and wafering on the feeding value of roughage - a review. J. Brit. Grassld. Soc., 39-44.

Montgomery, M.J. & Baumgardt, B.R. 1965. Regulation of food intake in ruminants. 1. Pelleted rations varying in energy concentration. J. Dairy Sci. 48, 569-574.

Morrison, S.R. & Zinn, R.A. 1985. Beef cattle performance on slotted floors: manger space allotment. Am. Soc. of Agr. Eng. paper no. 85-4522, 5 pp.

Mäkelä, A. 1956. Studies on the question of bulk in the nutrition of farm animals with animals with special reference to cattle. Acta Agralia Fennica 85, 130.

National Research Council. (eds.) 1984. Nutrient requirements of beef cattle. 6th revised ed. National Academy Press, 1-90.

National Research Council. (eds.) 1987. Predicting feed intake of food-producing animals. National Academic Press, 85 pp.

Petit, H.V., Tremblay, G.F., Savoie, P., Tremblay, D. & Wauthy, J.M. 1993. Milk yield, intake, and blood traits of lactating cows fed grass silage under different harvest methods. J. Dairy Sci. 76, 1365-1374.

Prigge, E.C. Stuthers, B.A. & Jacquement, N.A. 1990. Influence of forage diets on ruminal particle size, passage of digesta, feed intake and digestibility by steers. J. Anim. Sci. 68, 4352-4360.

Rayburn, E.B. & Fox, D.G. 1990. Predicting growth and performance of Holstein steers. J. Anim. Sci. 68, 788-798.

Rayburn, E.B. & Fox, D.G. 1993. Variation in Neutral Detergent Fiber Intake of Holstein Cows. J. Dairy Sci. 76, 544-554.

Roche, J.F. & Boland, M.P. 1980. Effect of photoperiod on growth rate of Friesian male cattle. Ir. J. Agr. Res. 19, 85-90.

Rook, A.J., Dhanoa, M.S. & Gill, M. 1990a. Prediction of the voluntary intake of grass silages by beef cattle. 3. Precision of alternative prediction models. Anim. Prod. 50, 455-466.

Rook, A.J., Dhanoa, M.S. & Gill, M. 1990b. Prediction of the voluntary intake of grass silages by beef cattle. 2. Principal component and ridge regression analyses. Anim. Prod. 50, 439-454.

Schneeberger, H. 1979. Möglichkeiten und Grenzen des Raufuttereinsatzen in der Rindviehfütterung. Schweiz. Landw. Monatsh. 57, 1-20.

Schwartz, F.J., Kirchgessner, M. & Carmanns, R. 1988. Zur schätzung der Futteraufname von Flechviehbullen bei Mastverfahren mit Maissilage. Züchtungskunde 60, 135-142.

Skovborg, E.B. & Andersen, P.E. 1973. Konserverede græsmarksafgrøder til malkekøer. II. 4.beretn. Fællesudvalget for Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, København, 46 pp.

Skovborg, E.B. & Andersen, P.E. 1976. Konserverede græsmarksafgrøder til malkekøer. III. 5. Beretning fra Fællesudvalget for Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, Statens Planteavls- og Husdyrbrugsforsøg, København, 1-49.

Smith, L.W., Goering, H.K. & Gordon, C.H. 1972. Relationship of forage compositions with rates of cell wall digestion and indigestibility of cell walls. J. Dairy Sci. 55, 1140-1147.

Steen, R.W.J., Gordon, F.J., Mayne, C.S., Poots, R.E., Kilpatrick, D.J., Unsworth, E.F., Barnes, R.J., Porter, M.G. & Pippard, C.J., 1995. Prediction of the intake of grass silage by cattle. In: Garnsworthy, P.C. & Cole, D.J.A. (eds.). Prediction of the intake of grass silage by cattle, 67-89.

Strudsholm, F., Aaes, O., Madsen, J., Kristensen, V.F., Andersen, H.R., Kristensen, V.F., Hvelplund, T. & Østergaard, S. 1999. Danske fodernormer til kvæg. 84, Landsudvalget for kvæg, Skejby, Denmark, 1-47.

Swan, H. & Lamming, G.E. 1970. Studies on the nutrition of ruminants. 5. The effect of diets containing up to 70 % ground barley straw on the live-weight gain and carcass composition of yearling Friesian cattle. Anim. Prod. 12, 63-70.

Sørensen, J.T. 1987. Koens tilvækst i harmoniske og uharmoniske vægtgrupper i forhold til vægt og to foderrationer. Beretning 628, Statens Husdyrbrugsforsøg, 172-185.

Sørensen, M.T. & Andersen, B.B. 1983. Kunstig forlænget daglængde til ungtyre. Meddelelse 525, Statens Husdyrbrugsforsøg, København, 3 pp.

Taylor, J.C. & Wilkins, R.J. 1976. Conserved forage-complement on competition to concentrates. In: Swan, H. & Broster, W.H. (eds.). Principles of Cattle Production, Butterworth, 343-364.

Thomas, C. 1987. Factors affecting substitution rates in dairy cows on silage based rations. In: Haresign, W. & Cole, D.J.A. (eds.). Recent advances in animal nutrition, 205-218.

Thomas, C., Gibbs, B.G. & Tayler, J.C. 1981. Beef production from silage. 2. The performance of beef cattle given silages of either perennial ryegrass or red clover. Anim. Prod. 32, 149-153.

Thompson, N., Barnie, I.A. & Ayles, M. 1981. The meteorological office rainfall and evaporation calculation system: MORECS (July 1981). Hydrological Memorandum No. 45, Meteorological Office, Bracknell, Bershire, England, 69 pp.

Thomson, D.J. 1971. The voluntary intake of diploid (S.22) and tetraploid (Tetile tetrone) Italian ryegrass and white clover by sheep. J. Brit. Grassl. Soc. 16, 149-155.

Thomson, D.J. 1979. Effect of the proportion of legumes in the sward on animal output. I: Changes in Sward Composition and Productivity. Brit. Grassl. Soc. Occasional Symp. 10, 101-106.

Thomson, D.J., Waldo, D.R., Goering, H.K. & Tyrrell, H.F. 1991. Voluntary intake, growth rate, and tissue retention by Holstein steers fed formaldehyde- and formic acid-treated alfalfa and orchard grass silages. J. Anim. Sci. 69, 4644-4659.

Troccon, J.L., Rulquin, H. & Journet, M. 1979. Capacite d´ingestion comparee des vaches primipares et multipares. Bull. Tech. C. R. Z. V. Theix, INRA 36, 43-48.

Vadiveloo, J. & Holmes, W. 1979. The prediction of the voluntary feed intake of dairy cows. J. Agr. Sci. 93, 553-562.

Van Soest, P.J. 1965. Symposium on factors influencing the voluntary intake of herbage by ruminants: voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. J. Anim. Sci. 24, 834-843.

Vik-Mo, L. 1989. Degradability of Forages in Sacco. 2. Silages of Grasses and Red Clover at Two Cutting Times, with Formic Acid and Without Additive. Acta Agr. Scand. 39, 53-64.

Wallace, J.D., Raleigh, R.J. & Sawyer, W.A. 1961. Utilization of chopped, wafered, and pelleted native meadow hay by weaned Hereford calves. J. Anim. Sci. 20, 778-781.

Wilkins, R.J. 1984. A review of the effects of wilting on the composition and feeding value of silages. Landbauforschung Völkenrode, Sonderheft 69, 5-15.

Yadava, R.K., Gilmore, L.O. & Conrad, H.R. 1970. Effect of body condition on feed intake in dairy cattle. Journal of Dairy Science 53, 657.

Yearsley, J.J., Tolkamp, B.J. & Illius, A.W. 2001. Theoretical developments in the study and prediction of food intake. Proc. Nutr. Soc. 60, 145-156.

Østergaard, S., Sørensen, J.T., Hindhede, J. & Houe, H. 2003. Control strageties against milk fever in dairy herds evaluated by stochastic simulation. Livest. Prod. Sci. (in press).

Østergaard, S., Sørensen, J.T. , Kristensen, V.F. & Kristensen, T. 1994. Modellering af malkekoens produktion ud fra nettoenergisystemet (FE). Præsentation og dokumentation af PC-modellen SIMCOW. Forskningsrapport 24, Statens Husdyrbrugsforsøg, 37 pp.

Østergaard, V. 1979. Strategies for concentrate feeding to attain optimum feeding level in high yielding dairy cows. Beretning 482, Statens Husdyrbrugsforsøg, 138 pp.

Aaes, O. 1987. Foderoptagelse og mælkeproduktion ved varierende mængder af byg og melasse. Bilag til Statens Husdyrbrugsforsøgs årsmøde den 20. maj 1987, 12-14.

Aaes, O. 1991. Grønkobs som erstatning for kraftfoder til malkekøer. I: Bilag til Seminar "Foderværdi og anvendelse af kunsttørret grønfoder til malkekøer", Herning, 12. marts 1991.

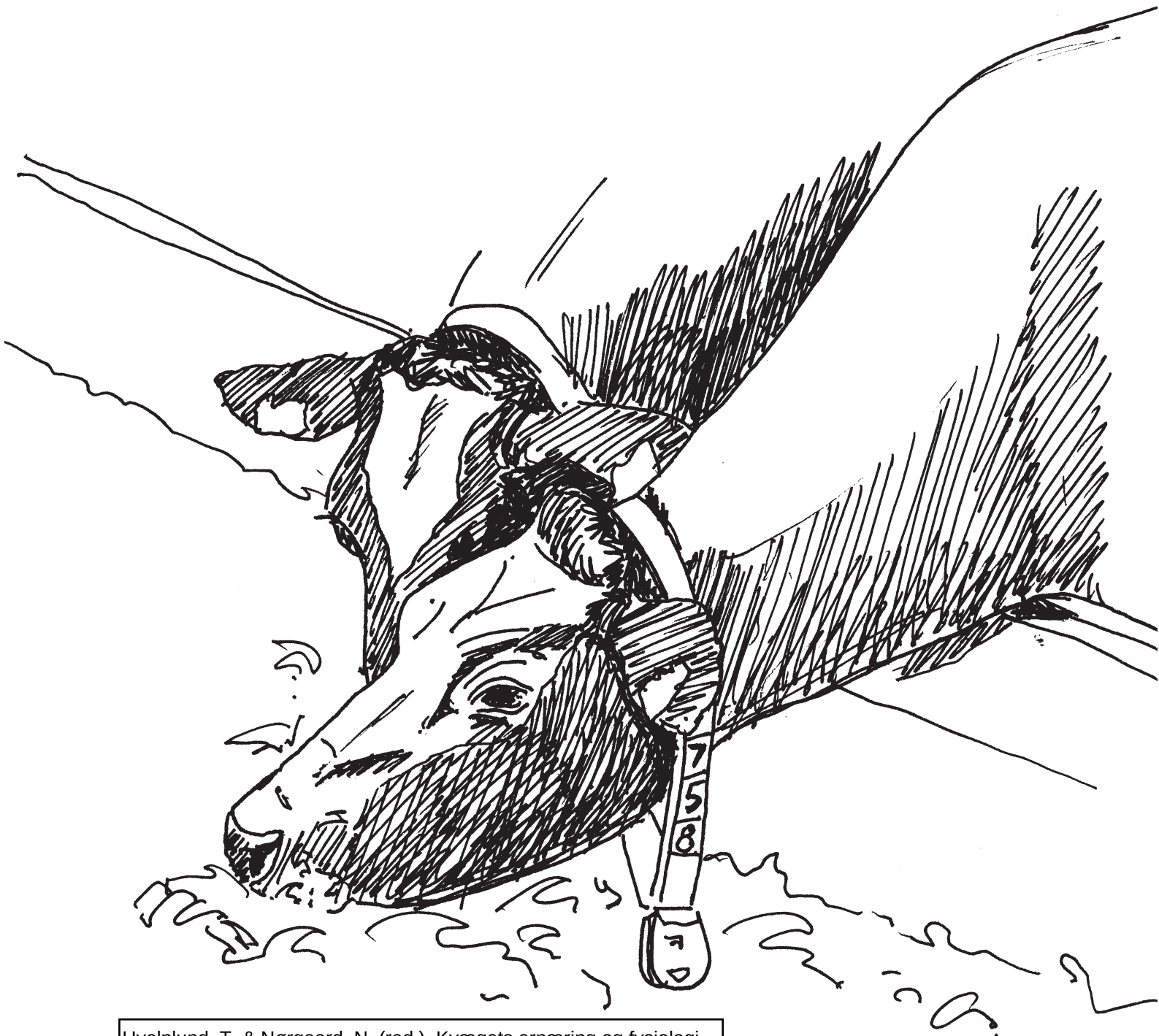
Aaes, O. 1993. Fuldfoder kontra seperat tildeling af energirige foderrationer udfodret efter ædelyst eller restriktivt til malkekøer. I: Forskningsrapport 16, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 1-23.

Energivurdering

19

af André Chwalibog [1] og Torben Hvelplund [2]

[1] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed,
Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole og
[2] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

19.1 Indledning

Formålet med energivurderingen er i en given produktion (vækst, foster, mælk) at kunne bestemme den fodermængde, som er nødvendig for at dække dyrenes behov for energi. Derfor må foderstoffernes energiværdi vurderes efter deres evne til at dække dyrenes behov. Det vil sige, at energivurderingen forudsiger en direkte sammenhæng mellem fodermidlers energiværdi og dyrenes respons på den givne energimængde.

Hvor meget energi, de enkelte næringsstoffer er i stand til at levere, er afhængig af den måde, hvorpå de nedbrydes, absorberes og omsættes i organismen. Det følger heraf, at samme mængde af et næringsstof fra et givet fodermiddel har forskellig energieffekt, alt efter om det anvendes til vækst, fosterproduktion, mælkeproduktion eller fedning, det vil sige, at energiværdien afhænger af type og omfang af livsytringer. Desuden kan en række eksterne og interne faktorer som omgivelsestemperatur og -fugtighed, staldindretning samt dyrenes genetiske anlæg, legemsvægt, alder m.m. påvirke energiværdien.

Der er igennem en lang årrække udfoldet stærke bestræbelser på at bestemme fodermidlers næringsværdi og dyrenes behov for næringsstoffer og energi på en sådan måde, at de to begreber svarer til hinanden på et ernæringsmæssigt forsvarligt grundlag.

19.2 Grundbegreber ved energivurdering

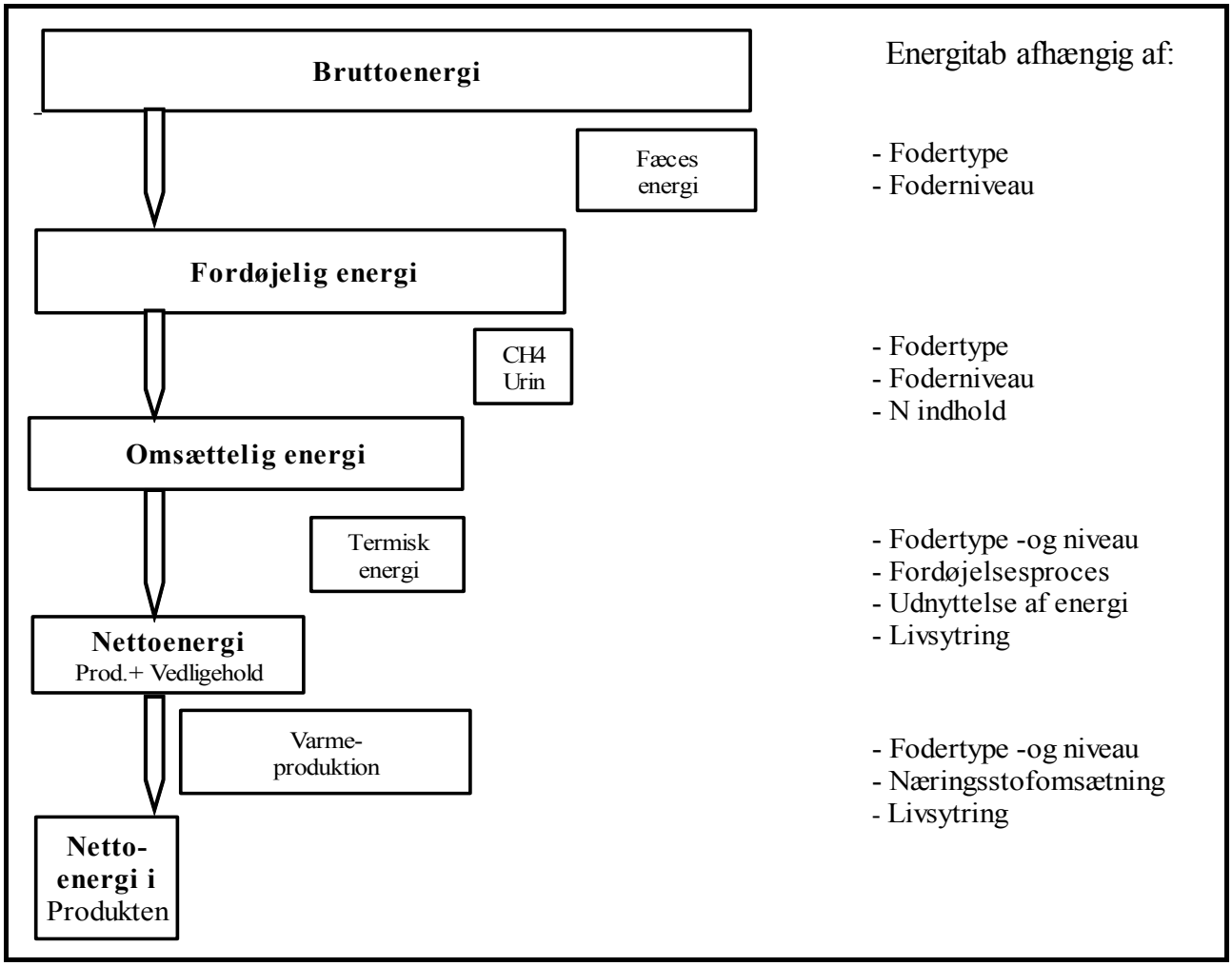
Med henblik på at vurdere energiværdi af foder skelnes mellem forskellige energiformer afhængig af overførsel fra foder, via organismens omsætning, til et slutprodukt. Ved foderets fordøjelse og næringsstoffers omsætning fremkommer der på forskellig måde et tab af energi, der må betragtes som en nødvendig udgift. Skematisk kan disse forhold illustreres som vist i Figur 19.1.

Den totale mængde af energi i foder, som kan måles ved fuldstændig forbrænding i en kalorimetrisk bombe, betegnes bruttoenergi (GE-*gross energy*). I gennemsnit indeholder protein 23,9 kJ GE pr. gram, kulhydrat 17,6 kJ/g og fedt 39,8 kJ/g. For de fleste fodermidler er GE-indholdet forholdsvis konstant, omkring 18,4 MJ/kg tørstof.

Den energimængde, der tilsyneladende er fordøjelig i organismen, bestemmes som forskellen mellem GE og energi udskilt med fæces og betegnes fordøjelig energi (DE-*digestible energy*).

Den energimængde, der kan frigøres ved oxidation af absorberede næringsstoffer eller aflejres i livsytringer, benævnes omsættelig energi (ME-*metabolizable energy*). Omsættelig energi repræsenterer således den energimængde, der kan omsættes til andre energiformer, uanset om energien aflejres eller frigøres som varme. Forsøgsmæssigt kan ME bestemmes efter samme princip som fordøjelig energi, men fordøjelighedsforsøg skal suppleres med kvantitativ urinopsamling og måling af metan produceret ved kulhydratets fermentering i mave-tarmkanalen.

Nettoenergi (NE-*net energy*) er et direkte mål for, hvor stor en del af et fodermiddels eller en foderrations totale energiindhold, som direkte kan genfindes i form af energikrævende livsytringer. NE repræsenterer således den energimængde, som er energiækvivalent med den livsytring, der er fremgået af det pågældende foder, dvs. 1 MJ NE i foder svarer til 1 MJ NE i en livsytring, uafhængig af om energien i livsytringen er frigjort som varme (vedligeholdelsesprocesser) eller findes i aflejret stof i kroppen og mælken. Den totale NE omfatter både den del af varmeproduktion, som er frigjort ved vedligeholdelsesprocesser, betegnet NE til vedligeholdelse og energi aflejret i "produktet", betegnet NE til produktion.



Figur 19.1 *Skematisk oversigt over energiomsætningen.*

Den mængde af energi som er aflejret i kroppen eller udskilt med mælken, dvs. nettoenergi i produktet, svarer til forskellen mellem ME og den totale varmeproduktion.

Forskellen mellem ME og den totale NE udgøres af den termiske energi (HI-*heat increment*), hvorved forstås den del af varmeproduktion, som frigøres ved foderets optagelse, passage, fordøjelse, næringsstofabsorption, samt den varme, der frigøres ved syntese- og aflejringsprocesser. Størrelsen af HI afhænger i væsentlig grad af fodermængde og fodersammensætning, idet energetiske omkostninger forbundet med nedbrydning af foder i mave-tarmkanalen er direkte relateret til fodringsniveau og foderstruktur. I en række kraftfodermidler udgør HI mellem 15-25 % af omsættelig energi, mens den udgør mellem 35-60 % i grovfodermidler, hovedsagelig afhængig af fiberindhold (Chwalibog, 2000).

Den termiske energi, som modsvarer den mængde energi, der forbruges til syntese- og aflejringsprocesser, er afhængig af størrelsen og typen af de anaboliske processer. Ved malkekøers energiaflejring i mælken bliver ME udnyttet med ca. 60-70 % (ARC, 1980; NRC, 1988), dvs. 60-70 % af ME, der er til rådighed, for mælkeproduktion overføres til mælken, mens den resterende del indgår i den samlede HI og afgives som en del af varmeproduktion.

Den mængde HI, der udvikles ved mælkeproduktion, er først og fremmest afhængig af mængden af protein, fedt og kulhydrat aflejret i mælken, idet de partielle udnyttelsesgrader ved syntese og aflejring er højere for fedt end for protein og laktose. Substratkilde og typen af intermediære processer påvirker desuden størrelsen af de energetiske omkostninger og hermed varmeproduktionen. For eksempel har målinger af energiomsætning hos Jerseykøer (Chwalibog, 1991) vist, at udnyttelsen af ME fra foder til energiaflejring i mælken var 68 %, mens udnyttelsen af ME mobiliseret fra kroppens fedtreserver var næsten 10 % højere, hvilket indikerer, at HI ved energiaflejringen ud fra fedtmobilisering fra kroppen var meget mindre, end når energi fra de absorberede næringsstoffer aflejredes i mælken. Udnyttelse af ME til fedtaflejring i mælken var 82 %, mens udnyttelsen til protein og kulhydrataflejringen kun var 54 %.

19.3 Grundlag for den skandinaviske foderenhed

Det første forsøg på at fastsætte de enkelte fodermidlers næringsværdi blev gjort af den tyske læge og landbrugsreformator Thaer, der i 1809 foreslog den såkaldte "høværdi." Thaer prøvede på at måle de forskellige fodermidlers værdi til forskellige produktioner ved at sammenligne dem med "middelgodt enghø." Han angav ligefrem, hvor mange vægtenheder af de forskellige fodermidler, der havde samme "nærende kraft", dvs. kunne muliggøre den samme produktion som 100 vægtenheder af middelgodt enghø. Høværdien vandt stor tilslutning hos landmændene. Men fra videnskabelig side blev den genstand for megen kritik, navnlig efter at Liebig og hans medarbejdere i 1842 havde fremsat en ny basis for ernæringslære, der byggede på resultater af kemiske analyser, og hvori det blev påpeget, at proteinstoffer havde en anden ernæringsmæssig betydning end de andre kemiske forbindelser. Efterhånden udviklede man metoder til kemiske analyser af protein, kulhydrat og fedt. I 1861 indførtes Weende analysemetoden af Henneberg og Stohmann til den kemiske bestemmelse af fodermidlernes næringsstofindhold. Sådanne kvantitative analyser blev i større udstrækning udført af den danskfødte Wolf, der arbejdede i Möckern (Tyskland). Wolf grundlagde det første fodervurderingssystem, der hvilede på et forsvarligt kemisk grundlag. Han opstillede ved hjælp af en række fordøjelighedsforsøg tabeller over fodermidlernes indhold af fordøjeligt protein, kulhydrat og fedt. Selvom man ved fodermidlernes vurdering skulle tage hensyn til de tre næringsstofgrupper, var det ønskeligt at have et enkelt udtryk for det samlede næringsindhold. Som enhed valgte man kulhydraterne, men spørgsmålet blev nu, hvilken værdi proteinet og fedtet skulle tillægges ved omregning til kulhydratenheder. I USA blev systemet videreført af Atwater, der under hensyn til de tre stoffers energiindhold udformede TDN-systemet (Total Digestible Nutrients), hvor TDN er et indirekte mål for foderets indhold af fordøjelig energi.

Omkring århundredskiftet udarbejdede Armsby i USA og Kellner i Tyskland ved hjælp af balance- og respirationsforsøg omfattende systemer til bestemmelse af energetisk værdi i fodermidler og behov for energi hos kvæg. Kellners klassiske undersøgelser over forskellige fodermidlers fedningsværdi til okser, og de deraf udledte faktorer til beregning af fodermidlernes indhold af nettoenergi til fedning – stivelsesværdi – kom til at præge hele den efterfølgende udvikling og dannede derved grundlag for en række af de energivurderingssystemer, som anvendes i dag.

Da den skandinaviske foderenhed (SFE) er opbygget på grundlag af Kellners stivelsesværdibestemmelse, skal udgangspunktet for

en beskrivelse af FE-systemet tages i Kellners (1905) omtalte undersøgelser. Kellner bestemte ved hjælp af kulstof-kvælstofbalance- og respirationsforsøg, hvor stor en mængde "beregnet fedt", der aflejres hos udvokset kvæg på grundlag af 1 kg fordøjelige, rene næringsstoffer. Næringsstofferne blev givet som tillæg til et passende grundfoder, hvormed dyret var i svag positiv energibalance. Resultaterne af disse undersøgelser er angivet i Tabel 19.1.

Den gennemsnitlige fedtaflejring, der blev opnået ved fodring med 1 kg fordøjelig stivelse, blev målt til at være 250 g fedt, og blev sat som enhed svarende til – 1 kg stivelsesværdi – og de andre næringsstoffers fedtaflejring blev sat i forhold til denne størrelse. Ved forbrænding af 250 g fedt udvikles 2365 kcal (beregnet som 250 x 9,46 kcal), og hermed vil 1 kg stivelsesværdi (1 stivelsesværdienhed) modsvare 2365 kcal (9,90 MJ) nettoenergi målt ved fedning hos kvæg.

Efter at værdien af de enkelte næringsstoffer var bestemt, søgte Kellner på lignende måde at få bestemt værdien af de forskellige fodermidler. Den aflejrede fedtmængde fra forskellige fodermidler blev sammenlignet med den teoretisk beregnede værdi ud fra fodermidlernes indhold af rene næringsstoffer. Herved blev det fundet, at der aflejredes mindre fedt ved fodring med et fodermiddel end med de tilsvarende mængder rene næringsstoffer. Denne nedgang skyldtes først og fremmest det forøgede energiforbrug til tygge- og fordøjelsesarbejde forårsaget af foderets fysiske beskaffenhed. Forholdet mellem den teoretisk beregnede og den fundne stivelsesværdi betegnede Kellner som fodermidlets "værdifaktor", der svarer til det værdital, som fodermidlets beregnede stivelsesværdi skal multipliceres med for at give den reelle værdi. Man kan med andre ord sige, at værditallet korrigerer for de energetiske omkostninger, der opstår som følge af en overgang fra rene næringsstoffer til fodermidler. For de fleste kraftfodermidler ligger værditallet mellem 90-99, mens det er lavere for grovfodermidlerne, især for de træstofrige fodermidler såsom halm, hvor det kun er 30-50.

Tabel 19.1 *Aflejring af beregnet fedt[1)] pr. kg fordøjeligt stof af rene næringsstoffer (Kellner, 1905)*

Fordøjeligt stof 1 kg	Aflejret fedt g	Forholdstal	Aflejret energi kcal	KJ
Stivelse	250	1,00	2365	9898
Renprotein[2)]	235	0,94	2223	9304
Råfedt				
- i oliekager	598	2,41	5657	23677
- i korn	526	2,12	4976	20827
- i grovfoder	474	1,91	4484	18768

1) eventuelt aflejret glykogen og protein blev beregnet som fedt

2) effekten af den resterende del af råprotein ("amidstof") var ikke kendt dengang.

I 1913 blev der i Danmark indført en ændring i stivelsesværdisystemet med henblik på fodermiddelvurdering til mælkeproduktion i stedet for fedning baseret på ændring af faktoren for protein (Hansson, 1913). Systemet blev kaldt det Skandinaviske foderenhedssystem. I princippet afviger dette system ikke fra Kellners system, man har kun ændret faktoren for proteinværdi fra 0,94 til 1,43. Denne faktor fremkom på grund af den antagelse, at proteinets energiværdi til mælkeproduktion burde tillægges samme udnyttelse, som Kellner fandt for kulhydraternes værdi ved fedning, med baggrund i, at alt proteinet blev brugt til proteinaflejring i mælken og ikke blev oxideret. Ved division af bruttoenergiindholdet (brændværdi) for protein på 5,7 kcal/g (23,9 kJ/g) med indholdet for kulhydrat på 4 kcal/g (16,7 kJ/g) fremkommer faktoren 1,43.

Det er ofte hævdet, at forholdstallet for protein er blevet sat for højt i FE-systemet, en kritik som uden tvivl er berettiget, og faktoren burde ligge midt mellem værdierne, da alt protein under normale fodringsbetingelser hverken fuldt ud bruges til fedtaflejring (0,94) eller aflejres i mælken (1,43). Imidlertid indgår der også i dette system et værdital, som i nogen grad udjævner den overvurdering, som har fundet sted. I modsætning til stivelsesværdisystemet, hvor værditallet blev fastsat ud fra fedtaflejring bestemt ved differensforsøgsprincippet, fastsættes værditallet i skandinaviske foderenheder ud fra mælkeproduktion. I praksis blev produktionsforsøg (Fjords erstatningsforsøg) benyttet, da det er meget ressourcekrævende at bestemme værditallet på alle fodermidler i respirationskammer som i de grundlæggende bestemmelser af Kellner.

Den klassiske beregning af energiværdien, udtrykt som FE, er analog med beregning af stivelsesværdien, idet kun den nævnte faktor for proteinets vedkommende er ændret. Beregninger af FE foretages ud fra foderstofanalysen, idet man ved brug af fordøjelseskoefficienter (FK) finder kg fordøjede næringsstoffer. Den fordøjede mængde multipliceres med forholdstallene, der, som nævnt tidligere, er 1,43 for protein og for de øvrige fraktioner de samme, som blev anvendt i stivelsesværdisystemet (Tabel 19.1). Summen af kg fordøjeligt næringsstof multipliceret med forholdstallene betegnes fodermidlets teoretiske mælkeproduktionsværdi (mpv). Efter korrektion med værditallet fås den korrigerede mælkeproduktionsværdi, som omregnes til FE. I den skandinaviske foderenhed benyttes byg som sammenligningsfodermiddel. Da 1 kg byg (85 % tørstof) er lig med 1 FE og indeholder 0,75 korrigeret mpv, beregnes antallet af foderenheder ved at dividere med 0,75. Indholdet af nettoenergi i en FE udgør 7890 kJ, svarende til den energimængde, der udskilles med 2,5 kg energi korrigeret mælk (EKM). Som et eksempel er i Tabel 19.2 anført beregning af FE i rapskage.

Tabel 19.2 *Beregning af skandinaviske foderenheder (SFE) i 100 kg tørstof af rapskage*

Sammensætning	%	Fordøjelighed		Forholdstal	Teoretisk
		FK %	Kg		mpv, kg
Råprotein	34,0	84	28,6	1,43	40,9
Råfedt	15,4	90	13,9	2,41	33,5
Træstof	12,1	30	3,6	1,00	3,6
NFE	31,5	80	25,2	1,00	25,2
Teoretisk mælkeproduktionsværdi:					103,2
Værdital: 94					
Korr. mælkeproduktionsværdi: 103,2 x 0,94 =					97
FE: 97 / 0,75 =					129

19.4 Nye metoder til bestemmelse af foderenheder

Da både fordøjelighedsforsøg og værditalbestemmelser kræver et stort og kostbart forsøgsapparat, har man i tidens løb udviklet alternative forsøgs- og beregningsmetoder for bestemmelse af næringsstoffernes fordøjelighedskvotienter samt værdital til fastlæggelse af fodermidlernes indhold af foderenheder.

I 1980 blev der nedsat en arbejdsgruppe ved Statens Husdyrbrugsforsøg, som introducerede en ny fremgangsmåde til bestemmelse af foderenheder til kvæg (Møller et al., 1983). Målet var at erstatte den hidtil anvendte beregningsprocedure for FE med en metode, hvor det eneste kendte grundlag var kemisk indhold og mængde af fordøjelige næringsstoffer bestemt på får eller i in vitro forsøg og samtidig således, at der ikke skal udføres produktionsforsøg (erstatningsforsøg) til fastlæggelse af fodermidlernes værdital. Man ville konstruere en funktion, der på grundlag af fordøjelig energi kunne beregne nettoenergien til produktion af mælk og kød hos kvæg.

Funktionen til beregning af fodermidlernes indhold af foderenheder som resultat af arbejdsgruppens arbejde er vist i efterfølgende formel, der samtidig betød, at den skandinaviske foderenhed beregnet efter de principper, der er beskrevet ovenfor, blev omdøbt til foderenheder kvæg (FE_k) som følge af det nye beregningsprincip (Møller et al., 1983).

Formel 19.1
FE_k/kg TS = – 0,452 + 0,101 DE (MJ/kg TS) – 0,502 fordøjeligt træstof (kg/kg TS).

Ovenstående formel til beregning af foderenheder fandt aldrig nogen større udbredelse. Dette skyldes primært, at beregningen krævede kendskab til fodermidlernes indhold af fordøjeligt træstof, en værdi som bliver bestemt i et traditionelt fordøjelighedsforsøg med får, men som ikke foreligger, når fodermidlernes fordøjelighed bestemmes ved hjælp af in vitro metoder, hvor kun mængden af fordøjeligt organisk stof bliver bestemt.

I 1992 indførtes et EU-direktiv, der ikke tillod en råvaredeklaration ved salg af kraftfoderblandinger. Dette bevirkede, at den hidtidige kontrol af kraftfoders indhold af foderenheder, ikke kunne gennemføres, da denne var baseret på oplysninger om blandingernes råvaresammensætning. Råvaredeklarationen

tillod beregning af indholdet af foderenheder baseret på analyse af kemisk sammensætning samt fordøjeligheder af de forskellige fraktioner baseret på værdier i fodermiddeltabellen. Denne nye situation medførte en fornyet indsats vedrørende beregning af fodermidlernes indhold af foderenheder.

Fordøjeligheden er den faktor, der ud over kemisk sammensætning har størst betydning for energiværdien, og udvikling af en egnet metode til bestemmelse af fordøjeligheden var derfor vigtig i dette arbejde. In vitro metoden, der bygger på brug af vomvæske og dermed adgang til vomfistulerede dyr (se kapitel 4), må ikke anvendes i en kontrolfunktion, som der er tale om i forbindelse med kontrol af foderblandingers energiværdi. Det var derfor nødvendigt at udvikle en alternativ metode til bestemmelse af fodermidlernes fordøjelighed, og dette førte til udviklingen af en in vitro metode, der er baseret på anvendelse af forskellige enzymer, og som nu betegnes som $EFOS_{kvæg}$ (se kapitel 4).

In vitro metoderne giver ikke den samme absolutte værdi, som bestemmes i fordøjelighedsforsøg med får, der er grundlaget for bestemmelse af fodermidlernes energetiske værdi, som tidligere nævnt, og in vitro værdierne skal derfor transformeres til fåreforøjeligheder. Dette gøres ved hjælp af ligninger, hvor sammenhængen mellem fordøjeligheden bestemt med får samt med in vitro metoden er fastlagt (se kapitel 4). En yderligere komplikation ved brug af in vitro metoder er, at disse metoder kun giver oplysning om fordøjeligheden af organisk stof og ikke de enkelte fraktioner, som anvendes i beregningen af foderenheder som vist i Tabel 19.2. En opdeling af kulhydratfraktionen i fordøjelig NFE og fordøjeligt træstof er ikke nødvendig ud fra et energetisk synspunkt, da begge disse fraktioner har det samme forholdstal med hensyn til energetisk værdi som vist i Tabel 19.2. Det er imidlertid nødvendigt at opdele det fordøjede organiske stof i fordøjeligt protein, fordøjeligt fedt og fordøjeligt totalkulhydrat, da disse fraktioner har forskellig brandværdi, som afspejles i forskellige forholdstal, som vist i Tabel 19.2.

På baggrund af et stort antal fordøjelighedsforsøg er det vist, at der er en nøje sammenhæng mellem den tilsyneladende fordøjelighed af henholdsvis råprotein og råfedt og indholdet af disse komponenter i fodermidlerne.

Fordøjeligt råprotein kan beregnes efter følgende formel (Thomsen, 1979):

Formel 19.2
Fordøjeligt råprotein (%) = 93 – 300 / % råprotein i tørstof.

Fordøjeligt råfedt kan beregnes efter følgende formel (Weisbjerg et al., 1991):

Formel 19.3
Fordøjeligt råfedt (%) = 96 – 100 / % råfedt i tørstof.

Fra ovenstående formler kan mængderne af fordøjeligt råprotein og fordøjeligt råfedt i et fodermiddel beregnes, og med oplysning om mængden af fordøjeligt organisk stof kan mængden af fordøjeligt kulhydrat beregnes som differens. Med oplysninger om brændværdien af næringsstofferne kan fordøjelig energi beregnes således:

Formel 19.4
Fordøjelig energi (MJ/kg TS) =

24,237 * fordøjeligt råprotein (kg/kg TS)
+34,116* fordøjeligt råfedt (kg/kg TS)
+17,30 * fordøjeligt kulhydrat (kg/kg TS)
– 0,766 * sukker (kg/kg TS)
(sukkerkorrektionen kun hvis % sukker i tørstof > 20).

Korrektionen for sukkerindhold skyldes et mindre energiindhold i sukker end i polysakkarider som stivelse og træstof (Møller et al., 1983).

Ved beregningen af FE_k var det nødvendigt at ændre i formel 19.1, som vist ovenfor, da denne krævede kendskab til fordøjeligt træstof, som ikke kan bestemmes i fordøjelighedsbestemmelser baseret på in vitro teknik. I stedet for fordøjeligt træstof blev den nye beregning baseret på træstof, der er en let analyserbar størrelse på alle fodermidler. Formlen til beregning af FE_k er vist efterfølgende:

Formel 19.5
FE_k/kg TS = –0,369 + 0,0989 DE (MJ/kg TS) –0,347 træstof (kg/kg TS).

Konstanten –0,369 udtrykker det antal FE_k, der skal reduceres med for hvert kg optaget tørstof. Det er et fradrag for de energetiske omkostninger ved foderets optagelse, transport og fordøjelsesprocesser, dvs. for en del af den termiske energi.

Koefficienten 0,0989 udtrykker, at fodermidlernes indhold af FE_k stiger med 0,0989 for hver stigning på 1 MJ DE pr. kg tørstof.

Fradraget for træstof –0,347 skal ses som et udtryk for, at de energetiske omkostninger, der er forbundet med optagelse, transport og fordøjelsesprocesser, er større for træstof end for de andre næringsstoffer, som er omfattet af konstantleddet. Denne ekstra energetiske omkostning vil også resultere i termisk energi.

Den ovennævnte metode til fastlæggelse af fordøjelighed og energiværdi er nærmere beskrevet i Forskningsrapport nr. 3 fra Statens Husdyrbrugsforsøg (Weisbjerg & Hvelplund, 1993), og metoden er endvidere anerkendt som den officielle metode til bestemmelse af energiindholdet i foderblandinger til drøvtyggere (FO-10/99, 1999). I Figur 19.2 er vist et eksempel på beregning af indholdet af FE_k i rapskage. Beregningen viser, at 1 kg rapskage indeholder 1,29 FE_k pr. kg tørstof, som er den samme størrelse som beregnet efter den traditionelle metode (Tabel 19.2).

Energiværdien beregnet efter ovenstående princip fastsætter således en og kun en energiværdi på et givet fodermiddel. Brug af disse energiværdier til beregning af en rations energiværdi forudsætter således additivitet, når de enkelte fodermidlers bidrag adderes til beregning af rationens energiværdi. Det er nu 60 år siden, at Møllgaard meget klart formulerede, at energieffekten vil være betinget af den termiske energi, der er forbundet med omsætningen af den fordøjede energi, og dette varmetab vil variere stærkt, afhængig af art, sammensætning og mængde af den totale ration. Den værdi, der er tillagt de enkelte fodermidler, er bestemt under standardiserede betingelser og vil kun være udtryk for det pågældende fodermiddels værdi under disse givne betingelser. Dette betyder, at man ikke ubetinget kan regne med, at antallet af foderenheder eller mængden af nettoenergi af en samlet foderration er lig med summen af foderenheder fra hvert enkelt fodermiddel. Foderværdierne vil ganske simpelt ikke være additive i alle situationer i den mangfoldighed af kombinations-

muligheder, der i virkeligheden er til stede mellem de enkelte fodermidler. Som en konsekvens af manglende additivitet og faldende udnyttelse af den optagne energi ved øget foderniveau er der i det danske system indført en korrektionsfaktor, der korrigerer udnyttelsen af de beregnede foderenheder til udnyttede foderenheder på et givet produktionsniveau. Dette er yderligere uddybet i kapitel 5, bind 2.

Kemisk sammensætning af rapskager (% af tørstof)

Råaske	7,0
Råprotein	34,0
Råfedt	15,4
Træstof	12,1
NFE	31,5

Fordøjeligt råprotein (%) = 93 – (300/34) = 84,2 %
Fordøjeligt råfedt (%) = 96 – (100/15,4) = 89,5 %
Målt enzymopløselighed af organisk stof med $EFOS_{kvæg}$ = 86,1 %
In vivo fordøjelighed af organisk stof (%) = 5,38 + (0,867*86,1) = 80,0

Fordøjede næringsstoffer (kg/kg TS)
Råprotein: 0,340*0,842 = 0,286 kg
Råfedt: 0,154*0,895 = 0,138 kg
Kulhydrater = Fordøjelig organisk stof – (Fordøjeligt råprotein + Fordøjeligt råfedt)

=[(1 – 0,070)*0,800] – (0,286 + 0,138) = 0,320 kg

Fordøjelig energi (MJ/kg TS)
(0,286*24,237) + (0,138*34,116) + (0,320*17,30) = 17,2 MJ

FE_k/kg TS
–0,369 + (0,0989*17,2) – (0,347*0,121) = 1,29 FE_k

Figur 19.2 *Beregning af indholdet af fordøjelig energi og FE_k i rapskage baseret på analyse af kemisk sammensætning og enzymopløselighed af organisk stof ($EFOS_{kvæg}$).*

Indførelsen af en sådan korrektion tager i nogen grad højde for problemet med manglende additivitet og indflydelse af foderniveau på energiudnyttelsen, og i en sammenligning af ni forskellige energivurderingssystemer konkluderede Kaustell et al. (1997), at det danske system var det mest præcise til forudsigelse af produktionen, når denne korrektionsfaktor var inkluderet i beregningen af foderets energiværdi.

Korrektioner for manglende additivitet og indflydelse af foderniveau m.v. vil blive overflødige i den næste generation af foder-

vurderingssystemer, som der arbejdes med, hvor foderets værdi i en given kombination bestemmes ved hjælp af en matematisk simuleringsmodel, og hvor værdien af en foderration fastsættes på grundlag af de simulerede livsytringer og dermed forudsiger foderets produktionsværdi i den givne kombination af fodermidler på et givet produktionsniveau. Dette er nærmere omtalt i kapitel 21.

19.5 Sammenligning med andre energivurderingssystemer

I modsætning til den skandinaviske foderenhed benytter man i de fleste nye energivurderingssystemer i Europa ikke den direkte omregning af fordøjelig energi til nettoenergi (NE), men et fælles mellemstadium – den omsættelige energi (ME) – hvorefter der korrigeres på forskellig vis for at nå frem til angivelsen af et fodermiddels NE-værdi. Systemerne inkluderer vurdering af ME i foderrationen. Før energiværdien af foderrationerne kan angives, foretages forskellige korrektioner, der blandt andet justerer for nedsat fordøjelighed ved stigende foderniveau, for sukkerindhold og for energikoncentration.

I de fleste lande foretages en bestemmelse af næringsstoffernes fordøjelighed med får, der fodres på vedligeholdelsesniveau, mens man i Frankrig bestemmer fordøjeligheden af organisk stof ved ad libitum fodring. Det næste skridt er bestemmelsen af omsættelig energi ved, at de enkelte fordøjelige næringsstoffer multipliceres med energifaktorer. Dernæst foretages en omregning af ME til NE ved at korrigere for udnyttelsesgrader til forskellige livsytringer (Tabel 19.3).

Tabel 19.3 *Gennemsnitlig udnyttelse af omsættelig energi til forskellige livsytringer hos malkekvæg (Blaxter, 1989)*

Livsytring	Udnyttelsesgrad
Vedligehold	0,70
Fosterproduktion	0,20
Vækst	0,60
Fedtaflejring i kroppen	0,70
Proteinaflejring i kroppen	0,50
Mælkeproduktion	0,65
Mælkeprodukt. fra krop	0,75

I England benyttes kun ME til angivelse af foderværdi, mens i Holland og Frankrig angives energiværdi som nettoenergi i forhold til nettoenergiindholdet i byg.

I det følgende angives en kort oversigt over energiværdiberegninger i England, Holland og Frankrig, da disse systemer også danner grundlag for systemerne, som er indført i en række europæiske lande.

Definitioner på forkortelser anvendt i gennemgangen af de 3 nedennævnte systemer er givet i denne oversigt:

TS = tørstof; GE = bruttoenergi (MJ/kg TS); DE = fordøjelig energi (MJ/kg TS);
ME = omsættelig energi (MJ/kg TS); NE = nettoenergi (MJ/kg TS)
P = råprotein (g/kg tørstof); F = råfedt (g/kg tørstof); CF = træstof (g/kg tørstof);
S = sukker (g/kg tørstof) NFE = kvælstoffrie ekstraktstoffer (g/kg tørstof);
DP = fordøjeligt råprotein (g/kg tørstof); DF = fordøjeligt råfedt (g/kg tørstof)
DCF = fordøjeligt træstof (g/kg tørstof); DNFE = fordøjelige kvælstoffrie ekstraktstoffer
q = omsættelighed = ME/GE; dE = fordøjelighed af energi;
dO= fordøjelighed af organisk stof;
FL = foderniveau (multiplum af vedligehold, FL = 1 ved vedligehold)

England *(ARC, 1980)*
Systemet lægger hovedvægten på udnyttelsen af ME ved forskellige energikoncentrationer og til forskellige livsytringer. Der bliver nemlig regnet både med den mængde energi, som står til disposition for organismen, og den virkning, som den disponible energi har i organismen.

Energiværdien af de enkelte fodermidler er angivet i ME bestemt ved vedligeholdelsesniveauet og kan beregnes efter følgende formel:

Formel 19.6
ME (MJ/kg TS) = 15,2 DP + 34,2 DF +12,8 DCF + 15,9 DNFE.

Den omsættelige energi i foderrationer beregnes additivt fra de enkelte fodermidlers indhold af ME. Den beregnede mængde af ME korrigeres for forholdet mellem omsættelig energi og bruttoenergi, defineret som omsættelighed, og som i praksis beregnes ved at dividere ME med faktoren 18,4 svarende til et gennemsnitligt indhold af 18,4 MJ bruttoenergi i et kg tørstof. Fra den korrigerede ME i foderrationen fradrages behovet for ME til vedligehold (MEm). Vedligeholdelsesbehovet beregnes som summen af varmeproduktion, bestemt ved faste forsøg, og energibehovet til aktivitet udtrykt i ME, dvs. nettoenergi omregnes til ME ved at dividere med udnyttelsesgraden (km) af ME til vedligehold. Resten af ME er således disponibel energi til produktion.

For at beregne produktionsudbyttet – energi aflejret i mælk eller/og i kroppen – anvendes udnyttelsesgraderne af ME til laktation, fedning og vækst som anført i Tabel 19.4.

Tabel 19.4 *Udnyttelse af omsættelig energi til vedligehold, vækst og mælkeproduktion, som de anvendes i det engelske energivurderingssystem (ARC, 1980)*

Omsættelighed (q)	0,4	0,5	0,6	0,7
Energikoncentration (ME, MJ/kg tørstof	0,7	9,2	11,0	12,9
Udnyttelsesgrad af ME:				
vedligehold (km)	0,64	0,68	0,71	0,75
vækst og fedning (kf)	0,32	0,40	0,47	0,55
mælkeproduktion (kl)	0,56	0,60	0,63	0,67
Funktioner: km = 0,35 q + 0,503 kf = 0,78 q + 0,006 kl = 0,35 q + 0,420				

Holland *(Steg & Honing, 1979)*
Det hollandske system tager hensyn til, at udnyttelsen af ME til NE til laktation (kl) er en funktion af foderets omsættelighed. Endvidere er der indbygget en korrektion for foderets energiværdi i relation til dyrets produktionsniveau.

Bestemmelse af bruttoenergi er nødvendig for beregningen af omsættelighed. GE-indhold i kraftfoder beregnes ud fra indhold af næringsstoffer med følgende formel:

Formel 19.7
GE (MJ/kg TS) = 24,2 P + 36,6 F + 20,9 CF + 17,0 NFE – 0,628 S.

Sukkerkorrektionen foretages for mono- og disakkarider, hvis indehold er > 8 % af TS. GE-indhold i grovfoder anses for at være konstant 18,4 MJ/kg TS.

Omsættelig energi beregnes ud fra fordøjelige næringsstoffer efter følgende formel:

Formel 19.8
ME (MJ/kg TS) = 17,2 (15,9) DP + 37,6 DF + 13,8 DCF + 14,6 DNFE – 0,628 S.

Energifaktoren for protein varierer afhængig af, om fordøjelighedsbestemmelsen er udført på kvæg (17,2) eller får (15,9). Korrektion for sukker er begrundet af et mindre energiindhold i sukker (glukose 15,6 kJ/g) end i stivelse (17,6 kJ/g).

Nettoenergi til laktation beregnes efter følgende formel:

Formel 19.9
NE (MJ/kg TS) = 0,6 (1 + 0,004 (q – 57)) 0,9752.

Systemet opererer med en arbitrær fastsat foderenhed VEM, indeholdende 6,9 MJ NE.

Frankrig *(INRA, 1989)*
Principielt er det franske system opbygget på samme måde som det hollandske. Det adskiller sig fra andre europæiske systemer ved, at grovfoderets fordøjelighed bestemmes ved ad libitum fodring på voksende får. Den omsættelige energi beregnes ud fra bruttoenergi, fordøjelighed af energi og forholdet mellem ME og fordøjelig energi efter følgende formel:

Formel 19.10
ME = GE x dE x ME/DE.

Bestemmelsen af bruttoenergi (GE) i kraftfoder foretages efter en "Rostock-ligning" (Schiemann et al., 1971) efter følgende formel:

Formel 19.11
GE (MJ/kg TS) = 23,9 P + 39,8 F + 20,1 CF + 17,5 NFE.

I grovfoder bestemmes GE ud fra en sammenhæng mellem GE og råprotein.

Fordøjelighed af energi bestemmes for grovfoder fra fordøjelighed af organisk stof efter følgende formel:

Formel 19.12
dE = 1,0087 dO – 0,0377.

I kraftfoder beregnes dE som en konstant andel af organisk stof (ca. 98 %).

Udnyttelse af fordøjelig energi til omsættelig energi relateres til træstof- og proteinniveau og til foderniveau efter følgende formel:

Formel 19.13
ME/DE = 0,824 – 8,77 x 10^{-5} x CF – 1,74 x 10^{-4} x P + 0,243 x FL.

Nettoenergi bestemmes ud fra ME og udnyttelse af ME til NE (kl) efter følgende formel:

Formel 19.14
NE = ME x kl, hvor kl = 0,60 (1 + 04 (q – 0,57)) x ME.

Energiværdien angives i foderenheder (UFL), som er defineret ud fra nettoenergien i et kg standardbyg, hvilket i Frankrig er fundet til 7,24 MJ.

For at anskueliggøre forskelle mellem systemer er i Tabel 19.5 vist foderværdi af nogle fodermidler, beregnet efter energivurderingssystemer i Denmark, England, Holland og Frankrig. Samtidig er der angivet værdi af de forskellige fodermidler i forhold til værdi af byg.

Tabel 19.5 *Foderværdi pr. kg tørstof og i forhold til byg (%) beregnet efter forskellige systemer (beregningerne er baseret på angivelser fra Steg & Honing (1979)*

Land	Danmark	England	Holland	Frankrig
Enhed	FE	ME, MJ	VEM	UFL
Byg	1,129	13,37	1126	1,148
%	100	100	100	100
Hvedeklid	0,935	11,21	928	0,911
%	83	84	82	79
Majsgluten	1,088	12,74	1097	1,106
%	96	95	97	96
Rapsskrå	1,075	10,81	904	0,918
%	95	81	80	80
Sojaskrå	1,339	13,09	1147	1,176
%	119	98	102	102
Plantefedt	3,050	32,46	3524	2,938
%	270	243	313	256
Foderroer	0,919	13,33	1084	0,965
%	81	99	96	87
Græs	0,974	11,72	1026	1,022
%	86	88	91	89
Græshø	0,715	9,86	810	0,841
%	63	74	72	73
Roemelasse	0,952	12,70	1036	1,096
%	84	95	92	95

Som det fremgår af tabellen, er det umuligt at sammenligne de enkelte angivelser direkte. Det er heller ikke muligt at sammenligne de relative værdier, idet disse netop afspejler de forskelle, der er til stede mellem systemerne. For eksempel angiver foderenheder i Danmark en højere værdi for proteinrige fodermidler end de andre systemer. For eksempel indeholder sojaskrå "mere" energi end byg efter det danske system – nemlig 119 % – når man sammenligner på tørstofbasis. I det engelske system indeholder sojaskrå "mindre" energi end byg – nemlig 98 %. For de andre fodermidler er variationen tilfældig, og det er svært at vurdere, hvilket system der giver den bedste forudsigelse.

Teoretisk skulle det være muligt at sammenligne foderværdi ud fra en beregning over energimængden, som er nødvendig til en livsytring, da denne mængde i princippet må være uafhængig af, hvilket system der anvendes – så længe dyrene og livsytring er ens. Imidlertid skal man huske, at hvert land anvender sine egne normer for energitilførsel, der er udledt på baggrund af de enkelte vurderingssystemer og udarbejdet under specifikke produktionsforhold. Tages som eksempel Danmark og Frankrig (Tabel 19.6), vil en 600 kg's ko med en produktion på 30 kg EKM skulle have 16,5 FE i Danmark og 17,9 UFL i Frankrig. Omregner vi disse behov for energi med byg som enhed, vil den danske norm svare til 14,6 kg, medens den franske norm svarer til 15,6 kg tørstof fra byg. I denne sammenligning er der ikke taget hensyn til fodereffektiviteten, og for yderligere uddybning af dette henvises til kapitel 5, bind 2. Tilsvarende beregninger med andre landes systemer vil ligeledes resultere i betydelige afvigelser.

Derfor, uanset hvilke fremgangsmåder man benytter, er det vanskeligt at anføre en forsvarlig metode til en sammenlignelig beregning af de forskellige energiangivelser systemerne imellem, idet hvert system er opbygget på baggrund af en række specifikke og forskellige forudsætninger.

Tabel 19.6 *Sammenligning af dansk og fransk norm for energi til vedligeholdelse og mælkeproduktion*

	Danmark	Frankrig
Norm til vedligeholdelse	FE = 200/legemsvægt + 1,5	UFL = 1,4 + 0,006 x legemsvægt, kg
Norm til mælkeproduktion	0,4 FE pr. kg EKM	0,43 UFL pr. kg EKM
Energinorm for ko på 600 kg, der yder 30 kg EKM	16,5 FE svarer til 14,6 kg byg	17,9 UFL svarer til 15,6 kg byg

19.6 Afslutning

Den skandinaviske foderenhed blev indført i Danmark i 1913, og som beskrevet i dette kapitel, er der foretaget visse ændringer siden da, som dog ikke ændrer ved det oprindelige grundlag, men ændrer beregningsmetoden til fastlæggelsen af indholdet af foderenheder, som i dag kaldes foderenheder kvæg (FE_k).

Beregningen af foderenheder i sin nuværende udformning betyder, at et givet fodermiddel og en given foderration har én og kun én energiværdi, som kan kaldes foderets standardværdi. Ved bestemmelse af standardværdien, som altså er den traditionelle energiværdi, tages der ikke hensyn til vekselvirkninger ved fordøjelsen af forskellige næringsstoffer eller til, at de absorberede næringsstoffer udnyttes med forskellig effektivitet bl.a. afhængigt af produktionens sammensætning. Et foders reelle værdi er derimod et udtryk for de livsytringer, som køerne i en given situation kan præstere på det pågældende foder. En given foderrations reelle værdi vil i modsætning til standardværdien være afhængig af f.eks. foderniveau, dyrenes alder og fysiologiske tilstand samt andre faktorer af betydning for fordøjelsen og de absorberede næringsstoffers udnyttelse.

Da en given foderrations reelle værdi i en given situation er et udtryk for dyrenes opnåede livsytringer, kan den reelle værdi i virkeligheden først bestemmes, når foderet er anvendt. Men formålet med et vurderingssystem er naturligvis at kunne bestemme foderets værdi, inden det anvendes. Der er derfor behov for at kunne forudsige køernes livsytringer ved fodring med forskellige rationer i forskellige situationer. Det mest velegnede redskab til dette formål er formentlig en matematisk simuleringsmodel (omtalt i kapitel 21), som kan beskrive fordøjelse, absorption, omsætning og udnyttelse af foderets næringsstoffer og dermed på grundlag af de simulerede livsytringer forudsige foderets reelle værdi. Et sådant system vil bryde med den traditionelle energivurdering og er under opbygning i et nordisk samarbejde.

19.7 Referencer

ARC (Agricultural Research Council) 1980. The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock. Slough: Commonwealth Agricultural Bureaux, 351 pp.

Blaxter, K.L. 1989. Energy metabolism in animals and man, Cambridge University Press, 336 pp.

Chwalibog, A. 1991. Energetic efficiency of milk production in Jersey Cows. J. Anim. Physiol. A. Anim. Nutr. 65, 206-218.

Chwalibog, A. 2000. Husdyrernæring. Bestemmelse af næringsværdi og næringsbehov. DSR Forlag, København, 208 pp.

Hansson, N. 1913. En ny metod för beräkning af fodermedlens produktionvärde vid utfodring af mjölkkor. I: Meddelande Nr 85 från centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet. Ivar Hæggströms Boktryckeri Aktiebolag, Stockholm.

INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) 1989. Ruminant Nutrition, Recommended Allowances and Feed Table. Jarrige, R. (ed.). John Libbey Eurotext, London-Paris, 389 pp.

Kaustell, K., Tuori, M. & Huhtanen, P. 1997. Comparison of energy evaluation systems for dairy cow feed. Livest. Prod. Sci. 51, 255-266.

Kellner, O. 1905. Die Ernährung der landwirtschaftlichen Nutztiere, 1. Auflage. Berlin, Poul Parey.

Møller, P.D., Andersen, P.E., Hvelplund, T., Madsen, J., Thomsen, K.V. 1983. En ny beregningsmetode for fodermidlernes energiværdi til kvæg. Beretning 555, Statens Husdyrbrugsforsøg, 60 pp.

NRC (National Research Council) 1988. Nutrient Requirements of Domestic Animals. Washington DC: National Academy Press, 147 pp.

Schiemann, R., Nehring, K., Hoffmann, L., Jench, W., Chudy, A. 1971. Energetische Futterbewertung und Energinormen. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 344 pp.

Steg, A & van der Honing, Y. 1979. Relationships between energy values of feedstuffs predicted with several feed evaluation systems for dairy cows. Doc. Report no. 49, I.V.V.O, 69 pp.

Thomsen, K.V. 1979. Angivelse af beregning af fordøjeligt råprotein til kvæg og får. Medd. nr. 269, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4pp.

Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1993. Bestemmelse af nettoenergiindhold (FE_k) i råvarer og kraftfoderblandinger. Forskningsrapport nr. 3, Statens Husdyrbrugsforsøg, 39 pp.

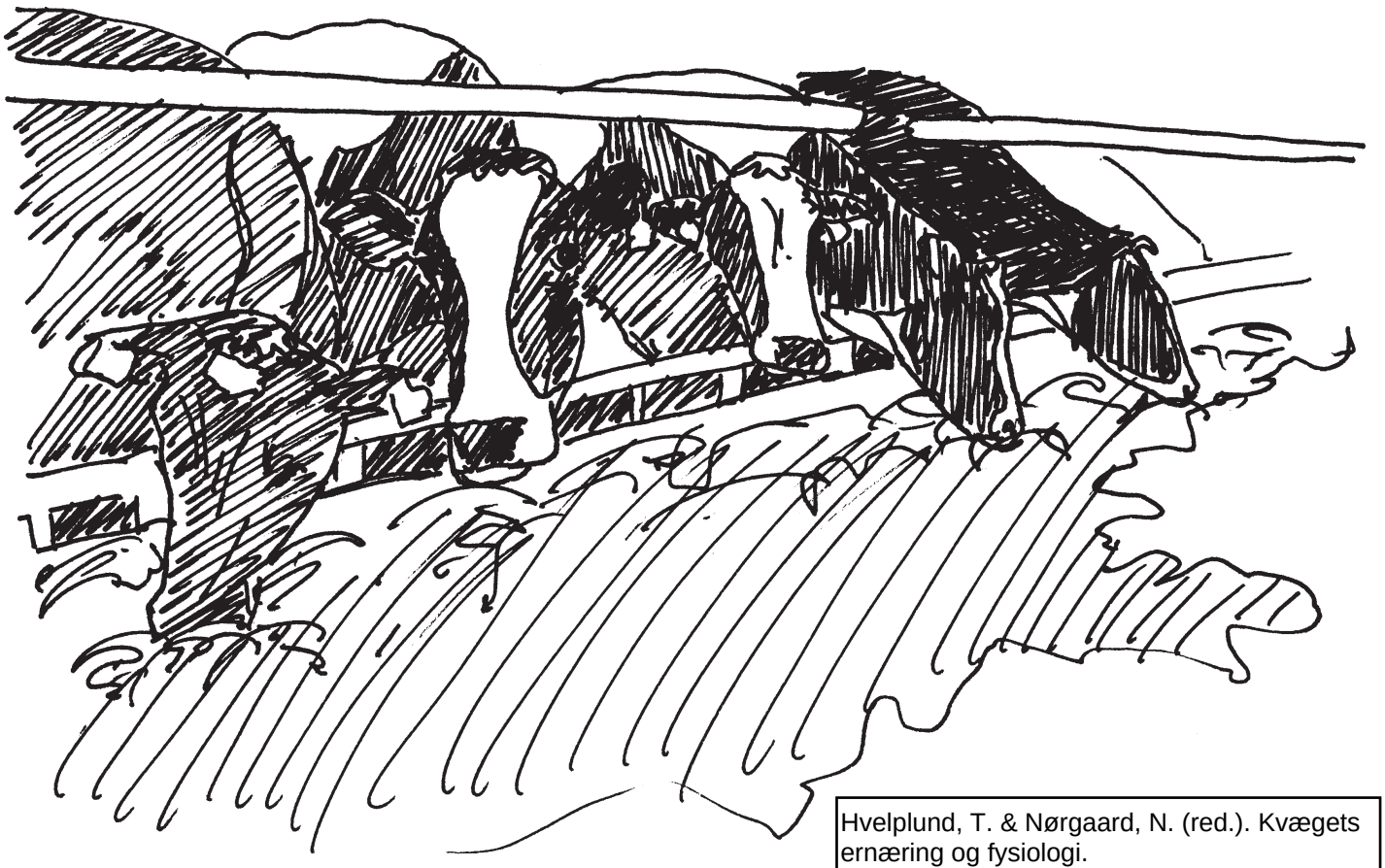
Weisbjerg, M.R., Hvelplund. T., Frandsen, J., Frederiksen, J. Højland & Aaes, O. 1991. Estimering af råfedts fordøjelighed hos drøvtyggere baseret på foderrmidlernes indhold af råfedt. Medd. nr. 804, Statens Husdyrbrugsforsøg, 6 pp.

Proteinvurdering

20

af Torben Hvelplund [1], Jørgen Madsen [2] og Martin Riis Weisbjerg [1]

[1] Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi, Danmarks JordbrugsForskning og
[2] Inst. for Husdyrbrug og Husdyrsundhed, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering,
DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

20.1 Indledning

Proteinvurdering hos drøvtyggere har ændret sig i takt med den viden, der på et givet tidspunkt har været tilgængelig omkring drøvtyggernes proteinomsætning og proteinbehov. Det totale proteinindhold i et foder bestemmes som indholdet af kvælstof (N) ganget med en faktor, som normalt er 6,25, og som er betinget af, at protein i gennemsnit indeholder 16 % N, hvilket langtfra altid er tilfældet. Boisen et al. (1987) fandt, at faktoren for normalt anvendte fodermidler lå mellem 4,38 og 5,75 og således betydeligt lavere end den normalt anvendte. For mælk er faktoren sat til 6,38 i erkendelse af, at mælkeprotein indeholder 15,7 % N. Protein bestemt på denne måde kaldes råprotein og dækker således over, at ikke alt kvælstof i foderet findes bundet i proteiner, men at en del findes som ikke-protein-kvælstof (NPN) som bl.a. aminer, amider, ammoniak og nitrat. En tidlig erkendelse af dette forhold, og at det kun var egentlige proteiner, der kunne tilgodese den dyriske produktion i form af mælk og kød, medførte, at fordøjeligt renprotein var den første enhed, som anvendtes til vurdering af et fodermiddels proteinværdi til drøvtyggere.

Erkendelsen af, at drøvtyggere også kunne udnytte lavere kvælstofforbindelse (NPN), da vommens mikroorganismer kunne udnytte disse forbindelser i deres proteinsyntese, medførte, at proteinvurderingen af foderet blev ændret til fordøjeligt råprotein i 1961, på anbefaling af en arbejdsgruppe, der var nedsat af NJF (Eriksson, 1961). At det forholder sig således blev på fornem vis demonstreret af Virtanen (1966) i hans berømte forsøg, hvor køer præsterede mælkeproduktion på et foder, der ikke indeholdt renprotein, men kun NPN-forbindelser. Mulighederne for at kvantificere processerne i drøvtyggernes fordøjelseskanel opstod med udvikling af den kirurgiske teknik, der gjorde det muligt at indsætte kanyler i drøvtyggerens fordøjelseskanal. Forsøg med disse dyr muliggjorde en kvantificering af de forskellige processer i fordøjelseskanalen og dermed baggrunden for indføring af en ny generation af proteinvurderingssystemer til drøvtyggere, hvor parametre, der ikke har direkte relation til foderets proteinindhold, kunne inddrages i vurderingen. Et eksempel på dette er den mikrobielle proteinsyntese.

I dette kapitel omtales systemet baseret på fordøjeligt råprotein, som stadig anvendes til ungdyr i Danmark samt AAT-PBV-systemet, der anvendes til malkekøer. Desuden sammenlignes AAT-PBV-systemet med nogle nyere, udenlandske proteinvurderingssystemer.

20.2 Fordøjeligt råprotein

Fordøjeligt råprotein udtrykker forskellen mellem indholdet i foderet og den mængde, der udskilles i gødningen og bestemmes i fordøjelighedsforsøg, hvor disse mængder kan måles. Fordøjeligt råprotein bestemt på denne måde benævnes som tilsyneladende fordøjeligt, da en del af det protein, der findes i gødningen, er af endogen oprindelse (jævnfør kapitel 10). Fratrækkes den endogene andel af proteinet i gødningen, bestemmes den sande fordøjelighed af proteinet, som er et udtryk for den mængde, der kan fordøjes i et givet fodermiddel.

Fodermidlernes indhold af fordøjeligt råprotein bruges stadig i proteinvurdering til ungdyr og til beregning af fodermidlernes energiværdi. Bestemmelsen af indholdet af fordøjeligt råprotein er tidligere baseret på fordøjelighedsforsøg med får, som blev fodret på vedligeholdsniveau, men fastlægges nu oftest baseret på en formel, som blev udviklet af Thomsen (1979) med baggrund i anta-

gelsen om konstant sand fordøjelighed og et endogent proteintab i gødningen, der er en konstant andel af fodertørstof. Indholdet af fordøjeligt råprotein i et fodermiddel kan beregnes ved brug af formlen:

Formel 20.1
g tilsyneladende fordøjeligt råprotein/kg tørstof = 0,93 * g råprotein/kg tørstof – 30.

Da den endogene mængde protein, der udskilles med gødningen, er en konstant mængde i relation til tørstoffet, vil den tilsyneladende fordøjelighed af proteinet være afhængig af proteinindholdet som vist i Tabel 20.1.

Af Tabel 20.1 fremgår det tydeligt, at fordøjelighedskoefficienten er faldende med faldende råproteinindhold i foderet. Ved et proteinindhold på 3,23 % vil den tilsyneladende fordøjelighed af råproteinet være 0, og ved lavere proteinindhold vil den tilsyneladende fordøjelighed være negativ. Ovenstående ligning er senere blevet testet på et større datamateriale, end der var til rådighed i 1979. Weisbjerg et al. (2002) anvendte et datamateriale baseret på fordøjelighedsbestemmelser med får gennemført i perioden fra 1984 til 2002 og omfattede 5509 observationer. Resultatet af denne analyse viste en sand fordøjelighed på 0,94 og en endogen udskillelse på 34 g pr. kg fodertørstof og således i rimelig overensstemmelse med ovenstående formel 20.1 Fordøjeligheden af protein hos får er ligeledes grundlaget for fodervurderingen hos kvæg. Hvorvidt dette er rimeligt er testet på et begrænset datamateriale baseret på 255 observationer med køer (Lund et al., 2003). Denne analyse viste en sand fordøjelighed på 0,97 og en endogen udskillelse på 52 g pr. kg fodertørstof, hvilket betyder, at den tilsyneladende proteinfordøjelighed hos kvæg er 7 til 9 % lavere end ved brug af formel 20.1 i området mellem 15 til 20 % råprotein i tørstoffet, som er typisk i rationer til malkekøer. En højere tilsyneladende fordøjelighed af protein hos får sammenlignet med kvæg er i overensstemmelse med undersøgelser foretaget af Van't Kloster et al. (1977), som i en gennemgang af litteraturen fandt, at den tilsyneladende fordøjelighed hos får var højere end hos kvæg, og forskellen mellem de forskellige undersøgelser varierede mellem 1 og 7 enheder. Brug af fårefordøjeligheder, når fårene fodres på vedligeholdsniveau, til fastlæggelse af fordøjelighed hos kvæg, når disse fodres på et højere niveau, synes således at medføre en overvurdering af kvægs proteinforsyning, når enheden tilsyneladende fordøjeligt råprotein anvendes.

Tabel 20.1 *Sammenhængen mellem fodermidlers proteinindhold og tilsyneladende fordøjelighed*

Foderеksempler	Råprotein i tørstof (%)	Råprotein pr. kg tørstof (g)	Tilsyneladende fordøjet råprotein (g pr. kg tørstof)	Fordøjelighedskoefficient (%)
Halm	5	50	17	34
Melasse	10	100	63	63
Hø	15	150	110	73
Græsensilage	20	200	156	78
Sojaskrå	50	500	435	87

Beregning af fordøjeligheden udelukkende ud fra proteinindholdet i foderet forudsætter, at alle fodermidler har den samme høje sande fordøjelighed, hvilket er en tilnærmelse, da der er reelle forskelle mellem fodermidlerne med hensyn til proteinfordøjelighed. Specielt kan fodermidlernes indhold af tannin eller behandling af fodermidlerne med varme eller formalin nedsætte fordøjeligheden (Madsen, 1976).

20.3 AAT-PBV-proteinvurderingssystemet

Ny viden om den kvantitative omsætning af protein i drøvtyggerens fordøjelseskanal blev skabt med baggrund i mulighederne for at anvende fistulerede drøvtyggere. Et forsøg, hvor fodermidlernes indhold af fordøjeligt råprotein blev sammenlignet med mængden af aminosyrer, der blev absorberet fra tyndtarmen (AAT), viste, at systemet baseret på fordøjeligt råprotein ikke giver et sandt billede af fodermidlernes proteinværdi udtrykt som mængden af absorberede aminosyrer fra tyndtarmen, som det er vist i Tabel 20.2.

Som det fremgår af tabellen, medførte et tilskud af 1 kg sojaskrå en absorption af 141 g aminosyrer fra tyndtarmen, hvor proteinværdien udtrykt i fordøjeligt råprotein var 390 g og dermed en betydelig forskel mellem de to vurderingssystemer. Tilskud af 1 kg kosetter medførte en absorption af 107 g aminosyrer fra tyndtarmen og 72 g fordøjeligt råprotein og også her en betydelig forskel. Forskellen mellem AAT og fordøjeligt råprotein var forholdsvis begrænset ved fodring med kokoskager. Sammenligningen af de to måder at udtrykke proteinværdien på viser således betydelige forskelle. Baggrunden for dette er den betydelige påvirkning, som foderet er udsat for primært gennem den mikrobielle omsætning i vommen. Når et fodermiddel som sojaskrå får en lavere værdi udtrykt som AAT skyldes dette, at en stor del af proteinet nedbrydes i vommen.

Tabel 20.2 *Måling af nogle fodermidlers AAT-værdi i forsøg med køer (Madsen & Hvelplund, 1988)*

Foder, kg	Grundration	+Sojaskrå	+Kosetter	+Kokoskager
Kosetter	6,4	6,4	9,6	6,4
Byghalm	4,0	4,0	4,0	4,0
Mineraler	0,4	0,4	0,4	0,4
Urea	0,22		0,22	0,22
Sojaskrå	1,6	4,8	1,6	1,6
Kokoskager				3,2
Aminosyrepassage til duodenum g/dag	1181	1725	1594	1763
Difference til grundration, g	-	544	413	582
Aminosyrer pr. kg supplement, g	-	170	129	182
AAT (= forrige linje x 0,83), g/kg*	-	141	107	151
Fordøjeligt råprotein, g/kg	-	390	72	160

* 0,83 er en beregnet værdi for fordøjeligheden af aminosyrerne, der tilføres tyndtarmen.

Alt det nedbrudte protein genanvendes ikke i den mikrobielle proteinsyntese, da mængden af fordøjelige kulhydrater i sojaskrå er begrænset, og det er fordøjeligt kulhydrat, der bestemmer den mikrobielle proteinsynteses omfang. Derfor bliver resultatet en lavere forsyning med aminosyrer og dermed en betydeligt lavere AAT-værdi end værdien udtrykt i fordøjeligt råprotein. Overskuddet af nedbrudt protein i vommen benævnes protein balancen i vommen (PBV). I tilfældet med sojaskrå er dette overskud betydeligt, da der er stor forskel mellem mængden i foder og den mængde, der passerer til tarmen, som det fremgår af Tabel 20.2. For et fodermiddel som kosetter, der har et forholdsvis lavt proteinindhold samt et højt indhold af fordøjede kulhydrater, er billedet det modsatte af sojaskrå, da AAT-værdien er højere end værdien udtrykt som fordøjeligt råprotein. Baggrunden for dette er, at der sker en betydelig mikrobiel proteinsyntese baseret på forgæringen af kulhydrater i vommen. Forudsætningen for, at dette kan ske, er, at der er tilstrækkeligt med kvælstof til rådighed for syntesen i vommen. I tilfældet med kosetter med et lavt proteinindhold er dette ikke tilfældet, og den opnåede værdi forudsætter derfor, at forsyningen med kvælstof enten kommer frra andre fodermidler, hvor PBV er positiv, som det er tilfældet for rationen i dette forsøg, eller udnyttelse af recirkulering af urea til vommen gennem spyt eller over vomvæggen, som omtalt i kapitel 10.

Ovennævnte forsøg viste således klart behovet for at ændre proteinvurderingssystemet til drøvtyggere.

Et nyt proteinvurderingssystem blev introduceret ved Statens Husdyrbrugsforsøgs Efterårsmøde i 1982 (Madsen, 1982; Hvelplund, 1982). Baggrunden for systemet var den viden, der var opbygget både nationalt og internationalt baseret på studier af kvægets proteinomsætning, som beskrevet i kapitel 10. Systemet med en omfattende dokumentation er beskrevet af Hvelplund & Madsen (1990), og en opdateret version af systemet er publiceret i 1995 (Madsen et al., 1995).

20.4 Beregning af AAT og PBV fra analyser på foderet

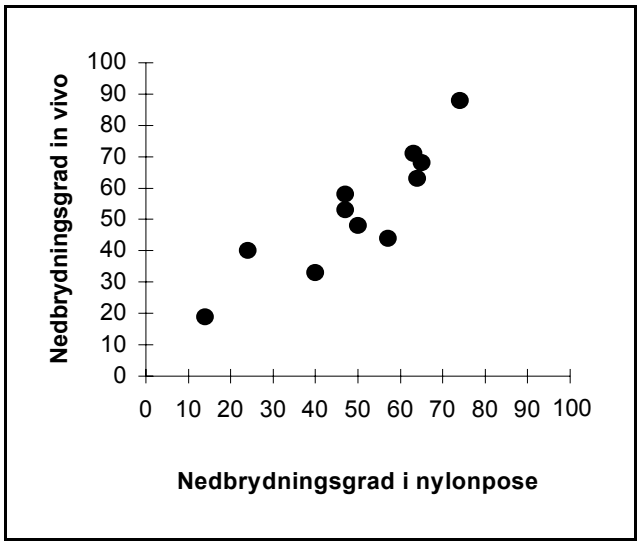
Fodermidlers proteinværdi kan måles ved anvendelse af fistulerede køer, som det er vist i ovenstående Tabel 20.2, men sådanne målinger er ikke gennemførlige i større målestok, da de er både tidskrævende og dyre. Et betydeligt arbejde er derfor udført for at udvikle analysemetoder, så proteinværdien kan beregnes ud fra analyser på foderet. Beregningen af AAT og PBV forudsætter kendskab til en række faktorer, som vist i Figur 20.1. Nogle af disse faktorer er konstanter og kræver således ikke analysemetoder, hvorimod andre varierer, og det derfor er nødvendigt med en analysemetode.

Grundformler	Analyser hhv. konstanter
AAT g/kg tørstof (Formel 20.2)	
= Råprotein (g/kg tørstof)	analyse
x (1 - andel nedbrudt i vommen)	analyse
x andel aminosyrer i unedbrudt råprotein	0,85 Kr, 0,65 Gr
x tarmfordøjelighed af unedbrudte aminosyrer	analyse
+ mikrobielt råprotein (g/kg tørstof)	179 x kg ford. kulhydrater
x andel aminosyrer i mikrobielt råprotein	0,70
x tarmfordøjelighed af mikrobielle aminosyrer	0,85
PBV g/kg tørstof (Formel 20.3)	
= Råprotein (g/kg tørstof)	se under AAT
x andel råprotein nedbrudt i vommen	se under AAT
- mikrobielt råprotein (g/kg tørstof)	se under AAT
Kr = kraftfoder; Gr = grovfoder	

Figur 20.1 *Formler til beregning af AAT og PBV ud fra analyser på foderet.*

Proteinets nedbrydningsgrad i vommen

Proteinets nedbrydningsgrad i vommen er en vigtig faktor for fodermidlernes proteinværdi. Nedbrydningsgraden varierer betydeligt mellem fodermidler, men også inden for fodermidler. Nedbrydningsgraden kan måles i forsøg med fistulerede dyr, men det er både kompliceret og forbundet med en betydelig usikkerhed, da dette vil indebære, at mængden af protein, der passerer ud af vommen præcist kan opdeles i de tre hovedkomponenter; mikrobielt protein, unedbrudt foderprotein og endogent protein. Dette har været gjort i et begrænset antal danske forsøg, hvor diaminopimelinsyre (DAPA) har været anvendt som mikrobiel markør, og hvor in vivo nedbrydningen blev sammenlignet med nedbrydningsgraden bestemt med nylonposeteknikken (Madsen & Hvelplund, 1985). Sammenhængen mellem de to metoder er vist i Figur 20. 2.



Figur 20.2 *Sammenhængen mellem proteinnedbrydningsgraden for forskellige fodermidler i vommen målt in vivo og med nylonposemetoden (Madsen & Hvelplund, 1985). Y= 6,3+0,95•X (R^2 =0,79, SD=9,3).*

Figuren viser en rimelig sammenhæng mellem resultater opnået in vivo og med nylonposemetoden. Da nylonposemetoden er væsentlig mindre ressourcekrævende end in vivo målinger, har denne metode, siden systemets introduktion, været anvendt til fastlæggelse af fodermidlernes proteinnedbrydningsgrad i vommen som omtalt i kapitel 4 og 10.

Aminosyreindhold i unedbrudt protein

Aminosyreindholdet i det unedbrudte protein er i AAT-PBV-systemet fastlagt til 85 % for kraftfoder og 65 % for grovfoder. Fastlæggelsen af disse værdier bygger dels på aminosyreindholdet i rester fra nylonposer, som har været inkuberet i vommen i 16 timer og dels på aminosyreindholdet i proteinet, der passerer til tyndtarmen i forsøg med fistulerede køer.

Rimeligheden i at fastholde disse faktorer har ofte været til diskussion ikke mindst på baggrund af, at de fleste andre nye proteinvurderingssystemer, der er indført i det seneste årti, anvender en faktor på 100 % for aminosyreindholdet i det unedbrudte protein. Baseret på et aminosyreindhold i duodenumindholdet, der varierer mellem 60 og 86 % i en lang række undersøgelser (Hvelplund, 1986), forekommer værdierne, som anvendes i AAT-PBV-systemet rimelige som en gennemsnitsbetragtning. Imidlertid vil fodermidler, der afviger kraftigt i aminosyreindhold i forhold til de anvendte gennemsnitsværdier, blive henholdsvis over- eller undervurderet. I en undersøgelse af Weisbjerg et al. (1996) blev der sat fokus på dette problem for en række aktuelle kraftfodermidler, hvor både råprotein og aminosyrenedbrydningen blev målt. Nedbrydningsgraden for henholdsvis råprotein og aminosyrer var ens, og der har således ikke været tale om nogen forskydning i forholdet mellem råprotein og aminosyrer i det unedbrudte protein i forhold til det oprindelige protein. Dette antyder, at en korrekt vurdering af aminosyreindholdet i unedbrudt protein i kraftfodermidler burde baseres på indholdet af aminosyrer i det oprindelige protein og ikke på en fast faktor, som hidtil anvendt.

Konsekvensen af at anvende en fast faktor på 85 % i forhold til det aktuelle aminosyreindhold er vist for nogle fodermidler i Tabel 20.3. Som det fremgår af tabellen, er der kun et af de undersøgte fodermidler, der har et aminosyreindhold, der er større end 85 %, og anvendelse af de aktuelle værdier ville således medføre et fald i AAT-bidraget fra unedbrudt protein i forhold til systemet, hvor den konstante værdi anvendes.

For grovfoder viste en undersøgelse af 8 forskellige grovfodermidler, at nedbrydningsgraden af råprotein og aminosyrer også her var næsten ens (Skiba et al., 1996), idet råprotein dog lå fra 1,9 til 4,1 % enheder højere end aminosyrer. I forhold til faktoren på 65 % havde kløvergræs (73 %), rajgræs (71 %), ærtehelsædsensilage (66 %) og stregbælg (68 %) et højere indhold af aminosyrer i det oprindelige protein og kløvergræsensilage (60 %), hvedehelsædsensilage (49 %) samt tørret græs (64 %) et lavere indhold af aminosyrer end gennemsnitsværdien på 65 %, som anvendes i proteinvurderingssystemet.

Disse resultater antyder, at der kunne opnås en rigtigere vurdering af AAT-værdien fra det unedbrudte protein ved at bruge fodermidlernes aktuelle aminosyreindhold.

Tabel 20.3 *Betydningen af at bruge det aktuelle indhold af aminosyrer i forskellige kraftfodermidler i stedet for konstanten på 85 % ved beregningen af AAT fra unedbrudt foderprotein (g/kg tørstof)*

Fodermiddel	Aminosyreindhold g AAN/100g N	AAT system (S)	AAT aktuel analyse (A)	Differens (A-S)
Sojapass	80,4	200	189	-11
Kokoskage	76,8	96	86	- 10
Protamyl	87,8	398	411	13
Rapsskrå	78,5	56	52	- 4
Bomuldsfrøkage	81,1	105	100	- 5
Palmekage	76,7	49	45	- 4
Majsglutenfoder	63,1	55	41	-14
Solsikkeskrå	75,7	69	62	- 7
Byg	70,7	29	24	- 5
Hvede	71,2	14	12	- 2

Fordøjeligheden af aminosyrer i unedbrudt protein

Tarmfordøjeligheden af unedbrudt foderprotein blev oprindeligt fastlagt til 82 % baseret på infusionsforsøg med får (Hvelplund, 1985). Fastsættelsen af en fordøjelighed på 82 % var ikke et udtryk for en forventning om, at denne fordøjelighed var konstant, men snarere et udtryk for manglende muligheder for at undersøge variationen i fordøjeligheden af forskellige proteinkilder.

Udviklingen af den mobile nylonposeteknik har gjort det muligt at undersøge tarmfordøjeligheden i et langt større antal prøver, end det ville være muligt at gennemføre ved hjælp af den meget ressourcekrævende infusionsteknik. Der er fundet en god overensstemmelse mellem den sande tarmfordøjelighed målt på får og mængden af protein, der forsvinder fra den mobile nylonpose under passagen af tarmen som omtalt i kapitel 10.3, hvor en beskrivelse af metoden også er givet.

Mikrobiel proteinsyntese i vommen

Den mikrobielle omsætning af foderet i vommen medfører samtidig en mikrobiel vækst, og da mikroorganismerne indeholder ca. 50 % protein i tørstoffet, vil dette medføre en mikrobiel proteinsyntese i vommen. Størrelsen af denne proteinsyntese er fortrinsvis bestemt af, hvor stor en mængde kulhydrat, der omsættes i vommen, da det er omsætningen af kulhydrater, der forsyner mikroorganismerne med den energi, der skal bruges til syntese. Den mikrobielle proteinsyntese er bestemt for et stort antal forskellige rationer ved brug af fistulerede køer, hvor mængden af mikrobielt protein, der passerer til tyndtarmen, kan måles. På grundlag af disse forsøg er det fundet, at hver gang der fordøjes et kg kulhydrat, dannes der i gennemsnit 179 g mikrobielt råprotein svarende til 28,6 g mikrobielt N, 125 g mikrobielle aminosyrer eller 20 g aminosyre N. Omfanget af den mikrobielle proteinsyntese kan imidlertid variere betydeligt afhængig af foderration og foderniveau, og fakto-

ren på 125 g aminosyrer er således en middelværdi. Ved fodring med frisk græs er denne faktor hævet til 135 g, da praktiske erfaringer har vist, at det ikke er nødvendigt at supplere friskt græs med kraftfoder med et specielt højt AAT-indhold. Omfanget af den mikrobielle aminosyresyntese i forsøg gennemført siden 1990, og som omfatter 30 observationer dækkende over et bredt udsnit af forskellige rationer, viste en gennemsnitlig mikrobiel aminosyresyntese på 26 g aminosyre N. Variationen var betydelig, idet den laveste værdi var på 20 g, og den højeste var på 39 g. Det kunne således antyde, at faktoren på 20 g aminosyre N er for lav, men i modsat retning tæller, at den mængde fordøjet kulhydrat, der ganges med, er bestemt med får fodret på vedligeholdsniveau, som har en betydeligt højere kulhydratfordøjelse end køer fodret på et højere foderniveau. Yderligere har AAT-PBV-systemet en forholdsvis høj AAT-værdi på kulhydratrige fodermidler og en relativt lav på proteinrige fodermidler, set i forhold til de øvrige nye proteinvurderingssystemer som vist i Tabel 20.8.

Faktorer, der influerer på den mikrobielle proteinsyntese i vommen, er et område, hvor yderligere viden er nødvendig med henblik på at afdække årsagerne til variationen i syntesens omfang, så denne variation kan inddrages i beregningen af proteinværdien.

Bestemmelse af fordøjeligheden af kulhydrater er nødvendig til beregning af den mikrobielle proteinsyntese. Kulhydratfordøjeligheden kan bestemmes i traditionelle fordøjelighedsforsøg med får samt ved hjælp af in vitro teknik enten baseret på vomvæske, eller ved brug af EFOS-metoden, som omtalt i kapitel 4.

Aminosyreindhold i mikrobielt protein og aminosyrefordøjeligheden i tyndtarmen

Aminosyreindholdet i det mikrobielle protein, der syntetiseres i vommen, kan bestemmes ved at isolere bakterier fra vomindholdet og bestemme aminosyreindholdet i disse. Dette har været gjort i en lang række undersøgelser, som omtalt i kapitel 10, hvor gennemsnittet af danske bestemmelser baseret på 150 isolater viste et indhold på 67,8 g AAN/100g N. Hvorvidt bakterierne isoleret fra vomindholdet også er repræsentativ for den blanding af mikrober, der passerer til tyndtarmen, er et rimeligt spørgsmål at stille. Ved sammenligning af de opnåede resultater baseret på isolater af bakterier fra vommen med aminosyreindholdet i det tarmindhold, der passerer ved duodenum, er der en god baggrund for at fastlægge et aminosyreindhold, der svarer til de danske observationer, og som i systemet er fastlagt til 70 % AAN i mikrobielt N, som vist af Hvelplund (1986).

Fordøjeligheden af aminosyrerne i mikrobielt protein er undersøgt i forskellig isolater af vombakterier og er i gennemsnit fundet at være 85 % ,som omtalt i kapitel 10, og i systemet regnes der med denne værdi som en konstant.

Beregning af AAT-værdien i et foder

Et foders AAT-værdi beregnes ved brug af formel 20.2, som er vist i Figur 20.1 og som eksempel er brugt rapskage, byg og kløvergræsensilage, som er de fodermidler, der indgår i rationen til modelkoen beskrevet i kapitel 1.

Tabel 20.4 *Beregning af AAT-indholdet ved brug af formel 20.2 (g/kg tørstof) i forskellige fodermidler*

	Rapskage	Byg	Kløvergræs-ensilage
Råprotein (g/kg tørstof)	348	112	168
x (1 - andel nedbrudt i vommen)	(1-0,50)	(1-0,71)	(1-0,79)
x andel aminosyrer i unedbrudt råprotein	0,85	0,85	0,65
x tarmfordøjelighed af unedbrudte aminosyrer	0,82	0,69	0,56
AAT fra unedbrudt protein (g/kg tørstof)	121,3	19,0	12,8
Mikrobielt råprotein (g/kg tørstof)	179*0,336	179*0,736	179*0,550
x andel aminosyrer i mikrobielt råprotein	0,70	0,70	0,70
x tarmfordøjelighed af mikrobielle aminosyrer	0,85	0,85	0,85
AAT fra mikrobielt protein (g/kg tørstof)	35,8	78,4	58,6
AAT (g /kg tørstof)	**157**	**97**	**71**

Beregningerne, som er vist i Tabel 20.4, illustrerer, at bidraget fra henholdsvis unedbrudt foderprotein og mikrobielt protein til det totale indhold af AAT varierer betydeligt mellem fodermidler. Rapskage er karakteristisk ved et stort bidrag af AAT fra unedbrudt foderprotein, hvilket skyldes den forholdsvise lave nedbrydningsgrad af proteinet i vommen. Byg er karakteristisk ved et stort bidrag fra den mikrobielle proteinsyntese med baggrund i et stort indhold af fordøjede kulhydrater. Selvom kløvergræsensilage har et højere indhold af protein end byg, bliver bidraget fra unedbrudt protein lavere, end det er tilfældet for byg. Dette skyldes både en højere nedbrydningsgrad af proteinet i vommen, samt at indholdet af aminosyrer i det unedbrudte protein er lavere i grovfoder, end det er i kraftfoder. Da kløvergræsensilagen samtidig har et lavere indhold af fordøjede kulhydrater end byg, bliver det totale AAT-indhold (g/kg tørstof) i kløvergræsensilage relativt lavt i forhold til de to øvrige fodermidler.

Beregning af PBV-værdien i et foder

PBV-værdien udtrykker, om et fodermiddel selv kan forsyne med tilstrækkeligt N til den mikrobielle proteinsyntese, der sker på grundlag af fodermidlets indhold af fordøjeligt kulhydrat. Fodermidlets forsyning er proteinet, der nedbrydes i vommen, og såvel forsyning som behov til mikrobiel syntese er udtrykt som råprotein (6,25*N).

Tabel 20.5 *Beregning af PBV-indholdet (g/kg tørstof) i forskellige fodermidler ved brug af formel 20.3*

	Rapskage	Byg	Kløvergræsensilage
Råprotein (g/kg tørstof)	348	112	168
x andel råprotein nedbrudt i vommen	0,50	0,71	0,79
- mikrobielt råprotein (g/kg tørstof)	179*0,336	179*0,736	179*0,550
PBV (g/kg tørstof)	**114**	**-52**	**34**

PBV-værdierne beregnet i Tabel 20.5 viser, at et fodermiddel som rapskage, hvor nedbrydningsgraden er forholdsvis lav, stadig har en stor positiv PBV. Dette skyldes både det høje proteinindhold, hvor halvdelen af proteinet nedbrydes, og den lave mængde fordøjeligt kulhydrat (336 g), der betinger en lav mikrobiel proteinsyntese. Omvendt for byg, der har et lavt proteinindhold og en høj nedbrydningsgrad, er der ikke tilstrækkeligt med nedbrudt protein til at imødekomme det store behov for mikrobiel proteinsyntese betinget af det store indhold af fordøjeligt kulhydrat (736 g), og resultatet bliver en negativ PBV-værdi. For kløvergræsensilagen er PBV-værdien positiv, da proteinet i foderet har en meget høj nedbrydningsgrad. Ensilager af græsmarksafgrøder vil normalt have positiv PBV, selv ved sent udviklingstrin hvor proteinindholdet er lavt, da dette samtidig medfører faldende fordøjelighed af kulhydraterne og dermed et mindre behov til den mikrobielle proteinsyntese. I modsætning til dette vil ensilager af kornhelsæd normalt have negative PBV-værdier, da de er karakteristiske ved et lavt proteinindhold samtidig med et stort indhold af fordøjeligt kulhydrat, der betinger en stor mikrobiel proteinsyntese.

Modelrationen beskrevet i kapitel 1 består af 2,9 kg rapskager, 3,9 kg byg og 12 kg kløvergræsensilage på tørstofbasis og vil give en total AAT-forsyning på 1685 g pr. dag, og PBV vil være 536 g pr. dag. Selvom byg har en negativ PBV-værdi, viser beregningen, at i kombination med andre fodermidler, er der ingen problemer med forsyning af tilstrækkeligt kvælstof til den mikrobielle proteinsyntese. I teorien skulle det være muligt på rationsbasis at tolerere negative PBV-værdier, da drøvtyggere kan recirkulere kvælstof tilbage til vommen dels via spyt og dels direkte over vomvæggen, som beskrevet i kapitel 10, og endvidere henvises til kapitel 6, bind 2 vedrørende behov for AAT og PBV til forskellige livsytringer.

AAT-PBV-systemet, som beskrevet ovenfor, anvendes i Danmark indtil videre kun til malkekøer. Der er udført en række forsøg med ungtyre (Andersen et al., 1993a, 1993b og 1994) og kvier (Andersen & Foldager, 1994) med det formål at fastlægge proteinnormer - også i AAT-PBV-systemet - men det har vist sig, at ungdyrenes AAT-behov i forhold til deres energibehov er så lavt, at det for en meget stor del opfyldes af den mikrobielle syntese, og det er vanskeligt at sammensætte en ration, hvor det ikke er opfyldt. Det har derfor ikke været muligt at demonstrere en sammenhæng mellem AAT-tildelingen og vækst hos ungdyr, og det blev valgt at vedblive med at anvende fordøjeligt råprotein til ungdyr. En stærkere fokusering på PBV og den mikrobielle syntese for disse dyr med et lavt AAT-behov kan muligvis berettige, at AAT-PBV-systemet også indføres til ungdyr.

20.5 Proteinvurdering baseret på individuelle aminosyrer

I AAT-PBV-systemet bestemmes fodermidlernes bidrag som totale aminosyrer, som beskrevet ovenfor. Det er imidlertid veldokumenteret, at drøvtyggere på vævsniveau har behov for tilførsel af de samme essentielle aminosyrer som andre dyr (Black et al., 1957; Downes, 1961). Ligeledes har forsøg med postruminal infusion i løben eller tarmen af isonitrogene mængder af forskellige proteinkilder demonstreret, at forskellige proteinkilder ikke udnyttes lige effektivt til produktion af mælkeprotein på grund af forskelle i deres aminosyresammensætning (Rogers et al., 1984; Rulquin, 1986). På grund af den mikrobielle omsætning i drøvtyggernes fordøjelseskanal og den resulterende mikrobielle proteinsyntese er der stor

forskel på aminosyresammensætningen af det optagne foder og aminosyresammensætningen af det protein, der passerer duodenum og dermed potentielt kan absorberes i tyndtarmen. En præcis estimering af malkekoens forsyning med individuelle aminosyrer er derfor vanskelig (Hvelplund & Madsen, 1989).

Det danske AAT-PBV-proteinvurderingssystem var lige fra begyndelsen opbygget, således at det kunne inkludere informationer om individuelle aminosyrer (Madsen, 1985). Der foreligger nu en dansk opdateret aminosyretabel til kvæg (Misciattelli et al., 2002), som bygger på de seneste års forskningsresultater vedrørende en mere præcis forudsigelse af fodermidlernes bidrag med individuelle aminosyrer, hvor et væsentligt dansk bidrag er samlet i en ph.d.-afhandling (Misciattelli, 2001).

Beregning af forsyningen med individuelle aminosyrer f.eks. AAT-Lys

Der er påvist en god sammenhæng mellem beregnet forsyning med individuelle aminosyrer og reelt observeret forsyning i forsøg med fistulerede køer (Misciattelli et al., 2001). Beregningsprincippet for bestemmelsen af bidraget af individuelle aminosyrer følger det samme princip som for AAT, hvilket indebærer, at de oplysninger, der skal bruges i beregningen, er de samme som vist i Figur 20.1, men her på aminosyreniveau. Dette medfører at der skal være oplysninger tilgængelige på aminosyreniveau for foderet og for det mikrobielle protein, der syntetiseres i vommen. For de øvrige faktorer som nedbrydningsgrad af aminosyrer i vommen, tarmfordøjeligheden af unedbrudte aminosyrer og tarmfordøjeligheden af mikrobielle aminosyrer anvendes de samme faktorer som ved beregning af AAT, da undersøgelser på foderprotein og mikrobielt protein har vist, at dette generelt er gældende (Hvelplund & Hesselholt, 1987; Misciattelli, 2001). Beregningsprincippet for fodermidlers bidrag med individuelle aminosyrer er vist i Figur 20.3.

I Tabel 20.6 er vist beregning af AAT-Lys for de tre fodermidler, der indgår i modelrationen, som omtalt i kapitel 1. Både bidraget fra unedbrudt protein og fra mikrobielt protein er vist, og det fremgår her tydeligt, at der er en betydelig forskel mellem fodermidlernes bidrag fra de to kilder. Forskellen følger stort set den tidligere viste forskel i AAT-indholdet. Totalt bidrager rapskager med den største og kløvergræsensilage med den mindste mængde AAT-Lys pr. kg fodertørstof.

Grundformel	Analyser hhv. konstanter
AAT-iAA, g/kg TS (Formel 20.4)	
= råprotein (g/kg tørstof)	analyse
x (1 - andel nedbrudt i vommen)	analyse
x andel af individuelle aminosyre (iAA) i foderet ekskl. H_2O	analyse
x tarmfordøjelighed af unedbrudte aminosyrer	analyse
+ mikrobielt protein syntetiseret på N-basis (g/kg tørstof)	28,6 x kg ford. kulhydrat
x indhold af den individuelle aminosyre i mikrobielt protein, iAA (ekskl. H_2O) g / g mikrobielt N	konstant, se Tabel 10.4, kap. 10
x tarmfordøjelighed af mikrobielle aminosyrer	konstant = 0,85

Figur 20.3 *Formel til beregning af et fodermiddels forsyning med individuelle aminosyrer.*

Modelrationen beskrevet i kapitel 1 består af 2,9 kg rapskager, 3,9 kg byg og 12 kg kløvergræsensilage på tørstofbasis og vil give en total AAT-Lys-forsyning på 115 g. Udtrykt i % af AAT er indholdet af lysin 6,8 %.

Beregningsprincippet anvendt for lysin ovenfor kan anvendes for samtlige aminosyrer. I den seneste udgave af aminosyretabellen (Misciattelli et al., 2002) er fodermidlernes bidrag med essentielle aminosyrer angivet og er beregnet efter samme princip som vist i Figur 20.3.

20.6 Sammenligning med udenlandske systemer

Proteinvurdering af en foderration baseret på de samme principper, som skitseret ovenfor for AAT-PBV-systemer, er indført i en række lande. Selvom der grundlæggende ikke er nogen uenighed om, hvorledes drøvtyggere omsætter proteinet under passagen gennem fordøjelseskanalen, er der alligevel forskelle mellem de forskellige systemer. Forskellen gælder både med hensyn til hvilke metoder, der anvendes til fastlæggelse af de enkelte værdier, der anvendes til beregning af foderets proteinværdi samt disse faktorers aktuelle størrelse.

I Tabel 20.7 er vist en oversigt over hvilke metoder og konstanter, der anvendes i 4 udenlandske systemer, henholdsvis Frankrig (Verité & Peyraud, 1989), Holland (Tamminga et al., 1994), England (AFRC, 1992) og USA (NRC, 2001). Disse systemer er sammenlignet med det danske system, som beskrevet ovenfor. Som det fremgår af Tabel 20.7, er det de samme faktorer, der indgår i beregningerne, men der er betydelige forskelle i deres aktuelle størrelse.

Passagehastigheden af partikler ud af vommen holdes i det danske og det franske system som konstanter, hvorimod både det hollandske, britiske og det amerikanske system anvender varierende passagehastighed til bestemmelse af den effektive proteinnedbrydningsgrad. I det britiske system er det foderniveauet, og i det amerikanske er det både foderniveau samt typen af foder, der anvendes, som bestemmer størrelsen af passagehastigheden.

Tabel 20.6 *Beregning af AAT-Lys-indholdet ud fra formel 20.4 (g/kg tørstof) i forskellige fodermidler*

	Rapskage	Byg	Kløvergræsensilage
Råprotein (g/kg tørstof)	348	112	168
x (1 - andel nedbrudt i vommen)	(1- 0,50)	(1-0,71)	(1-0,79)
x andel af lysin i unedbrudt råprotein i foderet	0,0482	0,0312	0,0323
x tarmfordøjelighed af unedbrudte aminosyrer	0,82	0,69	0,56
AAT-Lys fra unedbrudt protein (g/kg tørstof)	6,88	0,70	0,64
Mikrobielt N (g/kg tørstof)	28,6*0,336	28,6*0,736	28,6*0,550
x indhold af lysin i mikrobielt N (g/g)	0,332	0,332	0,332
x tarmfordøjelighed af mikrobielle aminosyrer	0,85	0,85	0,85
AAT-Lys fra mikrobielt protein (g/kg tørstof)	2,71	5,93	4,43
AAT-Lys (g /kg tørstof)	**9,6**	**6,6**	**5,1**

Tabel 20.7 *Sammenligning af metoder og konstanter der anvendes i forskellige proteinvurderingssystemer for at bestemme fodermidlernes proteinværdi*

	Danske AAT-PBV [a)]	Franske PDI [a)]	Hollandske DVE-OEB [a)]	Engelske MP [b)]	USA MP [b)]
Passagehastighed af partikler fra vommen (k)	0,05	0,06	0,06 Kraftfoder 0,045 Grovfoder	Variabel 0,02 – 0,08	Variabel afhængig af foderniveau og fodertype
Effektiv proteinnedbrydningsgrad i vommen [g)]	Nylonpose a+bc/(c+k)	Nylonpose (a+bc/(c+k))-0,10	Nylonpose (a+bc/(c+k))-0,10	Nylonpose 0,8a+bc/(c+k)	Kemisk fraktionering i 5 fraktioner anvendes til estimering
Effektivitet af den mikrobielle proteinsyntese	179 g/kg DCHO[c]	145 g/kg FOM [d)]	150 g/kg FOM [d)]	9-11 g/MJ FME [e)]	131 g/kg TDN [f)]
Andel AA af total N					
Mikrobielt råprotein	0,70	0,80	0,75	0,75	0,80
Unedbrudt råprotein [h)]	0,65 Gr; 0,85 Kr	1,00	Ikke specificeret [i)]	1,00	1,00
Sand fordøjelighed af AA-N					
Mikrobielt AA-N	0,8	0,90	0,85	0,85	0,80
Unedbrudt AA-N [j)]	Variabel (0-1)	Variabel (0,55-0,95)	Variabel	Variabel (0-1)	Variabel (0,5-1)

a) AAT, PDI, DVE = aminosyre absorberet i tyndtarmen; PBV, OEB = proteinbalance i vommen;

b) MP = Metabolizable protein ~ aminosyre absorberet i tyndtarmen; c) DCHO = Totalt fordøjeligt kulhydrat

d) FOM = Fermenteret organisk stof = fordøjeligt organisk stof - forgæringsprodukter - fedt - unedbrudt protein

e) FME = Fermenteret omsættelig energi = ME - ME_{fedt}- $ME_{forgæringsprodukter}$

f) TDN = Totalt fordøjelige næringsstoffer = fordøjeligt protein + 2,5 x fordøjeligt fedt +fordøjeligt kulhydrat

g) a, b og c er værdier, der estimeres på grundlag af proteinets nedbrydningsprofil, som beskrevet i formel 4.10 i kapitel 4. Før beregningen korrigeres a- og b-værdierne for partikeltab i det danske system. I det amerikanske system opdeles proteinet i 5 fraktioner med forskellig nedbrydningskarakteristika: en der er 100 % nedbrydelig, en der er totalt unedbrydelig og 3 fraktioner med hver deres nedbrydningskarakteristika. Metoden er udførligt beskrevet af Sniffen et al. (1992) og af NRC (2001)

h) Gr og Kr henviser til, at der anvendes forskellige faktorer for grovfoder (Gr) og kraftfoder (Kr)

i) Ikke specificeret for de individuelle fodermidler, men korrigeres i forbindelse med fastlæggelsen af fordøjeligheden af unedbrudt protein i tyndtarmen

j) I det danske og hollandske system baseret på mobile nylonposer, i det franske på N-indholdet i gødning, som opdeles i henholdsvis endogent N, mikrobielt N og foder N baseret på en ligning, og fra dette beregnes fordøjeligheden af unedbrudt foderprotein, i det engelske på måling af syredetergent uopløselig protein som 0,90x (unedbrudt protein-syre detergent uopløseligt protein), og i det amerikanske på fodertype, der er fastlagt til værdier mellem 0,5 og 1.

I det danske, franske, hollandske og engelske system anvendes nylonposen til bestemmelse af proteinnedbrydningsgraden i vommen, men, som det fremgår af tabellen, er formlerne til beregningen ikke helt ens. I Danmark korrigeres nedbrydningsgraden for partikeltab fra poserne og for forurening med mikrobielt stof som omtalt i kapitel 10.1.

I det franske og hollandske system korrigeres den beregnede nedbrydningsgrad med -0,10, som skyldes, at den beregnede værdi er for høj i forhold til det, der er observeret i in vivo forsøg. Faktoren er beregnet som den differens, der gav den bedste sammenhæng mellem in vivo og in sacco resultater. I det britiske system er indført en variabel nedbrydningsgrad, som afhænger af foderniveauet gennem anvendelse af forskellige k-værdier for passagehastighed af partikler. Værdien er 0,02 ved fodring på vedligeholdsniveau, 0,05 ved et foderniveau mindre en 2x vedligehold og 0,08 ved et foderniveau større end 2x vedligehold. Den fodringssituation, som foderet anvendes under, vil således have en markant indflydelse på den anvendte nedbrydningsgrad. I det amerikanske system anvendes nylonposemetoden ikke direkte, men de fraktioner, der ikke er buffer opløselig NPN eller totalt unedbrydelig protein, underopdeles i 3 fraktioner med hver sin nedbrydningskarakteristika, men med den samme partikelpassagehastighed for disse 3 fraktioner i beregningen af nedbrydningsgraden. Der er udviklet formler til beregning af passagehastigheden, hvor både tørstofoptagelsen samt grovfoder/kraftfoder forholdet indgår i fastlæggelsen af den aktuelle passagehastighed og dermed proteinets nedbrydningsgrad (NRC, 2001).

Beregningen af den mikrobielle proteinsyntese håndteres ligeledes forskelligt i de viste systemer. Alle systemer anerkender, at det er forgæring af primært foderets kulhydrater i vommen, der giver den energi, der driver den mikrobielle proteinsyntese. Mængden af vomforgærbart kulhydrat er ikke en kendt størrelse på de fodermidler, der anvendes til kvæg, og derfor er syntesen relateret til andre kendte værdier på foderet, som er forskellig for de forskellige systemer. I Danmark anvendes totalt fordøjede kulhydrater, som er summen af fordøjet træstof og kvælstoffrie ekstraktstoffer (NFE). I Frankrig og Holland anvendes fermenteret organisk stof, som fremkommer ved at korrigere fordøjet organisk stof for foderets indhold af fedt, forgæringsprodukter i ensilage samt mængden af unedbrudt protein. I England anvendes fermenteret omsættelig energi, som er foderets indhold af omsættelig energi korrigeret for foderets indhold af omsættelig energi i henholdsvis fedt og forgæringsprodukter i ensilage. Yderligere er den mikrobielle proteinsyntese afhængig af foderniveauet i det britiske system, da der anvendes forskellig effektivitet ved forskellige foderniveauer. Værdien er henholdsvis 9 ved fodring på vedligeholdsniveau og 11 ved lakterende køer med enheden g mikrobielt råprotein pr. mega joule fermenteret omsættelig energi. Alternativt er udviklet en formel til bestemmelse af faktoren, og som afhænger af foderniveauet som multiplum af vedligehold (AFRC, 1992). I det amerikanske system anvendes foderets TDN-indhold.

Indholdet af aminosyre N i mikrobielt protein varierer mellem 0,7 og 0,8, og afspejler de forskellige databaser, der har været anvendt til fastlæggelsen, men også at det mikrobielle protein indeholder en betydelig andel af ikke aminosyre N, der bl.a. skyldes et betydeligt indhold af nukleinsyre N i mikrobielle celler.

I fastlæggelsen af indholdet af aminosyre N i det unedbrudte protein indtager Danmark en særstilling, som det tydelig fremgår af Tabel 20.7, hvor tre af de udenlandske sy-

stemer alle anvender faktoren 1, anvender det danske system to forskellige værdier, der er 0,65 for grovfoder og 0,85 for kraftfoder. Baseret på indholdet af aminosyre N i det protein, der passerer fra vommen til tarmen, der sjældent er over 0,75, synes de værdier, der anvendes i det danske system at være rimelige på trods af den danske særstilling på dette område. I det hollandske system er denne værdi ikke specificeret, men inddrages ved fastlæggelsen af fordøjede aminosyrer i unedbrudt protein.

Fordøjeligheden af aminosyrer i det mikrobielle protein er der en rimelig enighed om, hvorimod fordøjeligheden af aminosyrerne i det unedbrudte protein håndteres forskelligt mellem systemerne, men der er enighed om, at det er en variabel størrelse og afhænger af det aktuelle fodermiddel. Ovenstående gennemgang af faktorer og deres beregningsmåde viser, at det er meget vanskeligt at sammenligne proteinværdier på et fodermiddel mellem systemerne, da fastlæggelsen i nogle af systemerne først kan ske, når det er bestemt, i hvilken ration og på hvilket foderniveau fodermidlet opfodres. Det franske, hollandske og danske system kan dog sammenlignes på enkeltfoderniveau. I Tabel 20.8 er et lille udsnit af fodermidler sammenlignet baseret på værdier fra de respektive landes fodermiddeltabeller, og der er derfor ikke fuldstændig overensstemmelse mellem det kemiske indhold i det samme fodermiddel fra de 3 lande.

Tabellen viser, at der er en rimelig overensstemmelse mellem systemerne med hensyn til rangering af fodermidlerne. Systemerne vurderer også aminosyreabsorptionen og proteinbalancen i vommen ens for den valgte græsensilage. Ses der på de kulhydratrige fodermidler som sukkerroer og majsmel, hvede og byg, vurderer det hollandske system fodermidlerne til at give en lavere aminosyreabsorption end det danske og franske system. De proteinrige fodermidler som sojaskrå og rapsskrå vurderes derimod i det danske system til at give en lavere aminosyreabsorption end i det hollandske og franske system.

Tabel 20.8 *Sammenligning af AAT- og PBV-værdier med det franske PDI-system og det hollandske DVE-OEB-system (g/kg tørstof)*

	Danmark		Frankrig		Holland	
	AAT	PBV	"AAT" [a]	"PBV" [a]	DVE [b]	OEB [b]
Sojaskrå	217	200	241	152	270	222
Rapsskrå	124	189	163	154	162	185
Byg	98	-53	102	-33	94	-24
Hvede	108	-55	110	-34	98	-20
Majsmel	143	-115	120	-46	98	-36
Græsensilage	64	31	68	29	75	32
Sukkerroer	90	-96	89	-57	59	-75

a) I Frankrig anvendes enhederne PDIE og PDIN, hvor PDIE definitionsmæssigt er helt sammenlignelig med AAT som værende den absorberede mængde aminosyrer, når den mikrobielle aminosyresyntese er begrænset af energimængden. PDIN beskriver det samme, men når den mikrobielle aminosyresyntese er begrænset af mængden af nedbrudt protein i fodermidlet. Ud fra PDIN og PDIE kan PBV beregnes som (PDIN-PDIE)/(AA-indhold * AA-fordøjelighed i det N, der passerer til tarmen). Dette svarer cirka til at PBV = (PDIN-PDIE)/0,7

b) I det hollandske system svarer DVE til AAT og OEB til PBV.

Det vil sige, at forskellen mellem de kvælstoffattige og de kvælstofrige fodermidler er langt større i det franske og specielt det hollandske system end i AAT-PBV-systemet. Ses derimod på kvælstofbalancen i vommen, så er der den største forskel på fodermidlerne i det danske system. Årsager til ovennævnte ligger i, at for et givet fodermiddel regner AAT-PBV-systemet med en større mikrobiel proteinsyntese, samtidig med, at værdien af det vomunedbrudte protein ikke ansættes så højt som i de øvrige to systemer.

AAT-PBV-proteinvurderingssystemet blev udviklet i et nordisk samarbejde i 1980'erne og anvendes nu som proteinvurderingssystem i samtlige nordiske lande. Systemet er senest opdateret i 1995 (Madsen et al., 1995), og i princippet er det stadig et fælles system, selvom der er indført ændringer, der ikke er introduceret i samtlige lande på et givet tidspunkt. Dette gælder f.eks. ved bestemmelse af nedbrydningsgraden af protein ved hjælp af nylonposemetoden, hvor korrektion for partikeltab og tilhæftning af bakterier i poseresterne efter inkubation i vommen samt den anvendte passagehastighed af partikler ud af vommen til beregning af nedbrydningsgraden ikke er ens for samtlige nordiske lande. Dette må betragtes som en positiv og naturlig udvikling, da der foregår forskning i systemets enkelte elementer med fokus på forskellige problemstillinger, og indførelsen af ændringer vil derfor være tidsmæssigt forskudt mellem landene, medmindre der sker en tæt koordinering og styring.

20.7 Afslutning

AAT-PBV-proteinvurderingssystemet har kun været anvendt i praksis siden slutningen af 1980'erne, og det er derfor naturligt, at det stadig er under udvikling med det formål at øge præcisionen i fastlæggelsen af fodermidlernes proteinværdi.

Videreudvikling af eksisterende analysemetoder og udvikling af nye in vitro analysemetoder til bestemmelse af de variable faktorer i systemet, er derfor en vigtig opgave både med hensyn til en bedre planlægning af fodringen samt en effektiv kontrol af fodermidlernes proteinværdi.

Videreudvikling af AAT-PBV-systemet til også at omfatte individuelle aminosyrer er nu ligeledes introduceret, så foderrationerne kan vurderes for deres evne til at forsyne malkekoen med individuelle aminosyrer for om muligt at blive endnu bedre i stand til at optimere proteinudnyttelsen og derigennem også opnå en reduceret kvælstofudskillelse fra malkekøerne.

Proteinvurderingssystemet, som er beskrevet i dette kapitel, er et stort fremskridt i forhold til det tidligere system baseret på fordøjeligt råprotein. Systemet er imidlertid statisk og forudsætter additivitet mellem de enkelte fodermidler. Systemet er derfor ikke i stand til at tage højde for de mange vekselvirkninger, der kan opstå, når fodermidler blandes i en ration. Derfor er fremtidens vurderingssystem en dynamisk, mekanistisk model (kapitel 21), som beskriver næringsstoffernes omsætning fra foder til produkt, og hvor proteinomsætningen vil være en integreret del af modellen. Dette vil samtidig tage højde for den aktuelle nedbrydningsgrad af proteinet i vommen samt omfanget af den mikrobielle proteinsyntese, da disse størrelsers variation, som bl.a. er afhængig af foderniveauet og dermed den aktuelle passagehastighed af partikler og væske ud af vommen, kan inddrages i beregningerne.

20.8 Referencer

AFRC (Agricultural and Food Research Council) 1992. Nutritive requirements of ruminant animals: Protein. Nutr. Abstr. Rev. (Ser. B) 62, 787– 835.

Andersen, H.R., Andersen, B. Bech, Madsen, P., Varnum, P.S. & Jensen, L. Ramsgaard. 1993b. Majsensilage suppleret med urea eller sojaskrå sammenlignet med kraftfoder til ungtyre. Forskningsrapport nr. 5, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 17 pp.

Andersen, H.R. & Foldager, J. 1994. Proteinbehov til kvier fra 3 til 12 mdrs. alderen. Forskningsrapport nr. 26, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 28 pp.

Andersen, H.R., Foldager, J. & Klastrup, S. 1994. Betydning af proteinmængde og proteinkilde på tilvækst, foderforbrug, slagte- og kødkvalitet hos ungtyre fodret med overvejende kraftfoder. Forskningsrapport nr. 18, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 17 pp.

Andersen, H.R., Foldager, J., Varnum, P. Stisen & Klastrup, S. 1993a. Urea kontra sojaskrå i forskellige mængder til ungtyre fodret med store mængder byghelsædsensilage. Forskningsrapport nr. 4, Statens Husdyrbrugsforsøg, Forskningscenter Foulum, 15 pp.

Black, A.L., Kleiber, M., Smith, A.H. & Stewart, D. N. 1957. Acetate as a precoursor of amino acids of casein in the intact dairy cow. Biochim. Biophys. Acta 23, 54-59.

Boisen, S., Bech-Andersen, S. & Eggum, B.O. 1987. Omregningsfaktorer fra kvælstof til protein i foderstoffer. 667. Meddelelse, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Downes, A.M. 1961. On the amino acids essential for the tissues of the sheep. Aust. J. Biol. Sci. 14, 254-259.

Eriksson, S. 1961. Förslag till proteinets analysering og värdering. Nord. Jordbrugsf. 43, 117-123.

Hvelplund, T. 1982. Metoder til vurdering af foderets proteinværdi. Bilag ved Statens Husdyrbrugsforsøgs årsmøde, 8 pp.

Hvelplund, T. 1985. Digestibility of rumen microbial protein and undegraded dietary protein estimated in the small intestine of sheep or by sacco procedure. Acta. Agr. Scand. Suppl. 25, 132-144.

Hvelplund, T. 1986. The influence of diet on nitrogen and amino acid content of mixed rumen bacteria. Acta. Agr. Scand. 36, 325-331.

Hvelplund, T. & Hesselholt, M. 1987. Digestibility of individual amino acids in rumen microbial protein and undegraded dietary protein in the small intestine of sheep. Acta. Agr. Scand. 37, 467-477.

Hvelplund, T. & Madsen, J. 1989. Prediction of individual amino acid passage to the small intestine of dairy cows from characteristics of the feed. Acta. Agr. Scand. 39, 65-78.

Hvelplund, T. & Madsen, J. 1990. A study of the quantitative nitrogen metabolism in the gastrointestinal tract, and the resulting new protein evaluation system for ruminants. The AAT-PBV-system. Dissertation. Institute of Animal Science. The Royal Vet.- and Agric. Univ., Copenhagen, 215 pp.

Lund, P., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 2003. Prediction of faecal nitrogen excretion in dairy cows from intake of nitrogen and dry matter. Nordic Association of Agricultural Scientists 22nd Congress, July 2003, Turku, Finland. (abstract).

Madsen, J. 1976. Kemisk Behandling af foderproteinet i relation til kvælstofudnyttelsen hos drøvtyggere. Lic.afh. Husdyrbrugsinstituttet. Den Kgl. Vet.- og Landbohøjskole, 76 pp.

Madsen, J. 1982. Grundlag for et nyt proteinvurderingssystem og dets anvendelse. Bilag ved Statens Husdyrbrugsforsøgs årsmøde, 7 pp.

Madsen, J. 1985. The basis for the proposed Nordic protein evaluation system for ruminants. The AAT-PBV-system. Acta. Agr. Scand. Suppl. 25, 9-20.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1985. Protein degradation in the rumen. A comparison between in vivo, nylon bag, in vitro and buffer measurements. Acta Agric. Scand., Suppl. 25, 103-124.

Madsen, J. & Hvelplund, T. 1988. Ny vurdering af proteinets værdi til kvæg. Ugeskrift for Jordbrug 133, 811-814.

Madsen, J., Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R., Bertilsson, J., Spörndly, R., Olsson, I., Harstad, O.M., Volden, H., Tuori, M., Varvikko, T., Huhtanen, R. & Olafsson, B.L. 1995. The AAT/PBV protein evaluation system for ruminants. A revision. Norwegian J. Agric. Sci. Suppl. No. 19, 1-37.

Misciattelli, L. 2001. Amino acid digestion and metabolism in the lactating dairy cow. Ph.D. thesis. The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, 265pp.

Misciattelli, L., Hvelplund, T., Weisbjerg, M.R., Madsen, J., Møller, J., Thøgersen, R. & Kjeldsen, A.M. 2002. Fodermidlernes indhold af aminosyrer og aminosyrernes andel af AAT. Rapport nr. 98. Landbrugets Rådgivningscenter, 56pp.

Misciattelli, L., Madsen, T.G., Madsen, J. & Hvelplund, T. 2001. Enkeltaminosyrer til køer – behov og forsyning. Temadag om aktuelle fodringsspørgsmål. Herning Kongrescenter, 28 august 2001. Landbrugets Rådgivningscenter, 2- 33.

NRC 2001. Nutrient requirements of dairy cattle, 7. Edition. National Academy Press, Washington, 381 pp.

Rogers, J.A., Clark, J.H., Drendel, T.R. & Fahey, G.C.J. 1984. Milk production and nitrogen utilization by dairy cows infused postruminally with sodium caseinate, soybean meal, or cottonseed meal. J. Dairy Sci. 67, 1928-1935.

Rulquin, H. 1986. Effect of the amino-acid balance of 3 proteins infused into the small intestine on the milk production of cows. Reprod. Nutr. Develop. 26, 347-348.

Skiba, B., Weisbjerg, M.R. & Hvelplund, T. 1996. Protein and amino acid degradability in the rumen and digestibility in total intestinal tract of different roughages determined in situ. J. Anim. Feed Sci. 5, 347-363.

Sniffen, C.J., O'Connor, J.G., Van Soest, P.J., Fox, D.G. & Russell, J.B. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. J. Anim. Sci. 70, 3562-3577.

Tamminga, S., Van Straalen, W.M., Subnel, A.P.J., Meijer, R.G.M., Steg, A., Wever, C.J.G. & Blok, M.G. 1994. The Dutch protein evaluation system: the DVE/OEB system. Livest. Prod. Sci. 40, 139-155.

Thomsen, K.V. 1979. Angivelser og beregninger af fordøjeligt råprotein til kvæg og får. 269. Meddelelse, Statens Husdyrbrugsforsøg, 4 pp.

Van't Klooster, A.Th., Boekholt, H.A. & Tamminga, S. 1977. Comments on the use of apparently digestible protein as an indicator for protein evaluation in ruminant feeding. Proceedings of the Second International Symposium on Protein Metabolism and Nutrition, Wageningen, 64-66.

Verité, R. & Peyraud, J.L. 1989. Protein: the PDI system. In: Ruminant Nutrition: Recommended Allowances and Feed Tables. Jarrige, R. (ed.), INRA. John Libbey, Paris, 33-44.

Virtanen, A.I. 1966. Milk production of cows on protein-free diets. Science 153, 1603-1614.

Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T., Hellberg, S., Olsson, S. & Sanne, S. 1996. Effective rumen degradability and intestinal digestibility of individual amino acids in different concentrates determined in situ. Anim. Feed Sci. Technol. 62, 179-188.

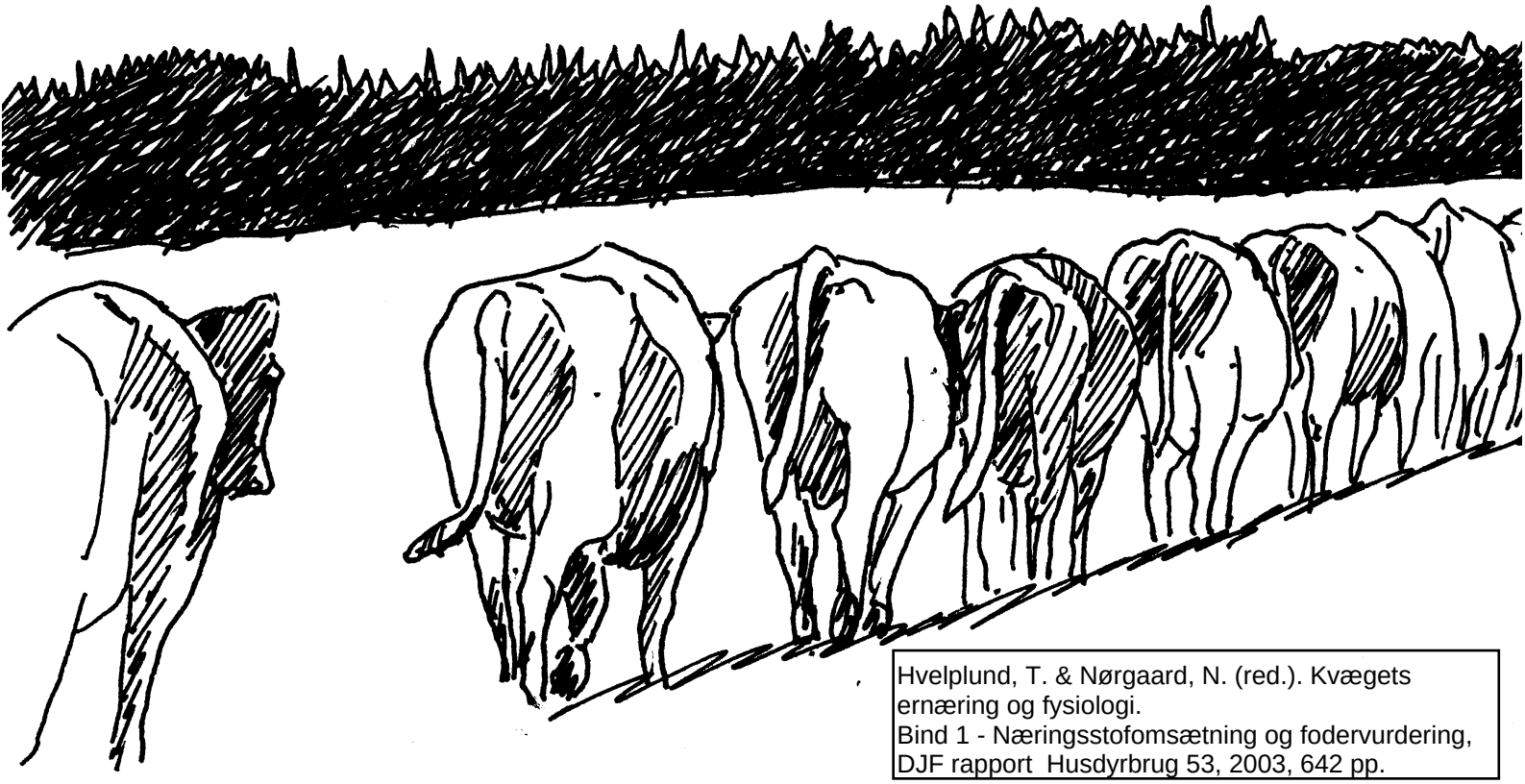
Weisbjerg, M.R., Hvelplund, T. & Søegaard, K. 2002. Prediction of true digestibility and faecal endogenous losses in sheep of protein and total cell content from the proportion of the nutrient in feed dry matter. TSAP/TVA meeting in Arusha, Tanzania, December 2002. 7 pp.

Modeller af næringsstoffernes fordøjelse og omsætning

21

af Allan Danfær

Afd. for Husdyrernæring og Fysiologi,
Danmarks JordbrugsForskning



Hvelplund, T. & Nørgaard, N. (red.). Kvægets ernæring og fysiologi.
Bind 1 - Næringsstofomsætning og fodervurdering, DJF rapport Husdyrbrug 53, 2003, 642 pp.

21.1 Baggrund

Mennesker danner billeder – dvs. modeller – af verden eller dele af verden. Formålet med at skabe modeller kan være at forstå verden bedre, at vise andre, hvordan man opfatter verden eller at beskrive, hvordan man ønsker sig verden. En model kan være en fysisk eller en abstrakt efterligning af et konkret system eller fænomen. Vores solsystem kan f.eks. beskrives med en fysisk model, som viser planeternes baner og positioner i forhold til solen, men fænomenet kan også beskrives ved hjælp af matematiske ligninger baseret på kendte, fysiske love. Dette kapitel handler om matematiske simuleringsmodeller af næringsstoffordøjelse og -omsætning hos malkekøer, dvs. at det beskrevne system er en malkeko, og input til systemet er næringsstoffer i koens optagne foder. Sådanne modeller kan anvendes dels til forskning og undervisning i den akademiske verden og dels til rådgivning og foderplanlægning i det praktiske kvægbrug.

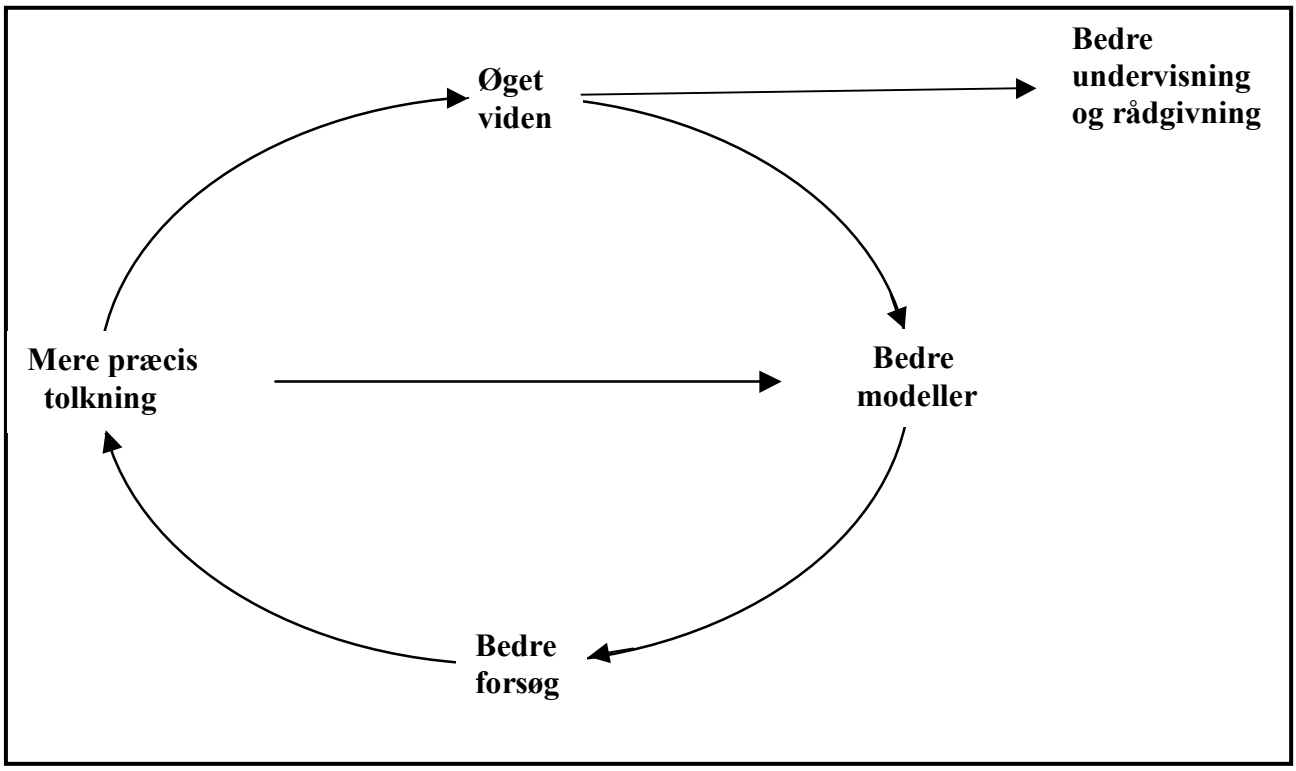
Opbygning af modeller er en velegnet metode til at systematisere eksisterende kvalitativ og kvantitativ viden om f.eks. malkekøers fordøjelses- og stofskifteprocesser. Forskellig detailviden kan herved kombineres og anvendes i relevante sammenhænge. Arbejdet med sådanne forskningsmodeller giver desuden mulighed for en mere præcis erkendelse af manglende eller mangelfuld viden om vigtige ernæringsmæssige og fysiologiske sammenhænge. En række alternative hypoteser kan som følge heraf opstilles og foreløbigt afprøves ved anvendelse af simuleringsmodeller, hvorefter den eller de mest kritiske kan afprøves eksperimentelt. En sådan procedure vil også forbedre mulighederne for en korrekt tolkning af forsøgsresultater.

Realistiske simuleringsmodeller kan anvendes til at forudsige konsekvenser for et system, når dette udsættes for forskellige påvirkninger. Det kan f.eks. være virkninger af forskellig fodring på næringsstoffordøjelse, næringsstofomsætning og produktion hos malkekøer. Sådanne modeller er særdeles nyttige til undervisnings- og rådgivningsformål. Et eksempel på anvendelse i rådgivningen er simulering af køers livsytringer som resultat af forskellige foderrationer. De simulerede livsytringer vil da være et udtryk for de pågældende rationers foderværdi, hvilket giver mulighed for at udvikle nye, mere præcise fodervurderingssystemer baseret på simuleringsmodeller.

Udvikling og anvendelse af modeller integreret med eksperimentelt arbejde i en selvforstærkende proces er formentligt den mest effektive metode til at frembringe og udnytte ny viden. Dette samspil er illustreret i Figur 21.1.

Formålet med nærværende kapitel er at

- definere forskellige typer af modeller
- omtale nogle publicerede modeller til simulering af foderoptagelse, næringsstoffordøjelse og -omsætning hos malkekøer, dels på organniveau og dels på heldyrsniveau
- beskrive principper for og opbygning af en heldyrsmodel (Karoline)
- præsentere værdier for næringsstoffordøjelse, -omsætning og -udnyttelse hos malkekøer, dvs. en kvantitativ beskrivelse af næringsstofstrømme fra foder til produkter simuleret med Karoline
- demonstrere, hvorledes forskellige foderrationers værdi til mælkeproduktion kan bestemmes ved hjælp af Karoline.



Figur 21.1 *Samspil mellem modelarbejde, forskning, undervisning og rådgivning.*

21.2 Modeltyper

Simuleringsmodeller kan inddeles i forskellige typer afhængigt af, om de er baseret på årsagssammenhænge, om de beskriver ændringer af et system over tid, samt om de beskriver en variation i de beregnede resultater. Matematiske modeller kan således ifølge Thornley & France (1984) klassificeres som:

- empiriske eller mekanistiske
- statiske eller dynamiske
- deterministiske eller stokastiske.

Empiriske modeller beskriver kvantitative sammenhænge mellem to eller flere variabler på grundlag af eksperimentelle observationer. Sådanne modeller består ofte af regressionsligninger, som ikke bør anvendes uden for variationsområdet for de uafhængige variabler, der indgår i modellen. Empiriske modeller afspejler kun observerede data, men fortæller intet om årsagen eller årsagerne til de beskrevne sammenhænge.

Mekanistiske modeller er forklarende, idet de repræsenterer viden eller teorier om årsagssammenhænge (virkningsmekanismer) i det beskrevne system. Ved hjælp af ligninger, der beskriver delprocesser i et system, forudsiger denne modeltype, hvorledes det pågældende system reagerer på forskellige påvirkninger. Da en mekanistisk model er baseret på årsagssammenhænge, kan den i nogen grad anvendes uden for variationsområdet af de parameterværdier, som indgår i modellen.

Mange simuleringsmodeller indeholder både empiriske og mekanistiske elementer. For at kunne skelne mere præcist mellem disse to modeltyper er det nødvendigt at betragte det modellerede system i relation til et organisatorisk hierarki (France & Thornley, 1984):

Organisatorisk niveau	System
i+1	en gruppe af dyr
i	et dyr
i-1	organer
i-2	væv
i-3	celler

Beskrivelsen af denne hierarkiske struktur kan udvides med flere lavere niveauer (aftagende kompleksitet): celleorganeller, molekyler, atomer etc. Med en empirisk model beskrives et givet system, f.eks. en malkeko (niveau i), på grundlag af data (f.eks. foderoptagelse og mælkeydelse) fra undersøgelser på det pågældende niveau (i). En tilsvarende mekanistisk model beskriver systemet på grundlag af data og/eller antagelser vedrørende systemets komponenter, dvs. niveau i-1 eller lavere (f.eks. fordøjelseshastigheder, omsætning og udnyttelse af absorberede næringsstoffer til mælkeproduktion).

Statiske modeller indeholder ikke tiden som en variabel og kan derfor ikke beskrive tidsafhængige ændringer i systemet inden for den betragtede periode. I *dynamiske* modeller derimod indgår tiden eksplicit som en variabel (t), hvilket giver mulighed for at beskrive ændringer i et systems tilstand i løbet af simuleringsperioden. Dynamiske modeller er oftest opbygget af differentialligninger af formen:

$$dX(t)/dt = f(a(t))-g(b(t)).$$

Ved integration fås:

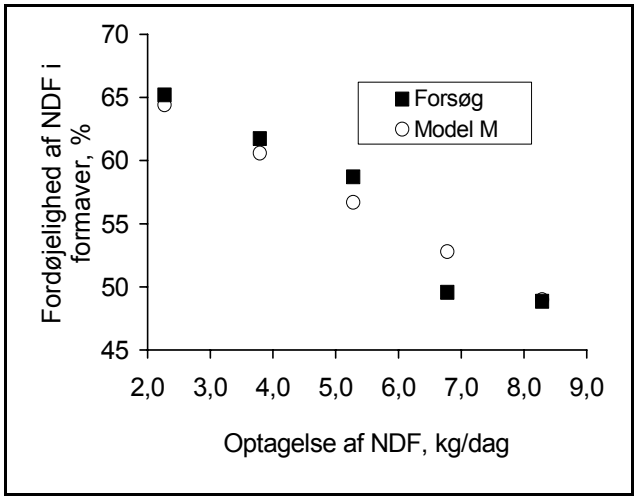
$$X(t) = X(0) + \int_0^t (f(a(t)) - g(b(t)))dt \ .$$

X(t) er f.eks. koncentration eller masse af et næringsstof til tiden t og kaldes en tilstandsvariabel. Udtrykkene, f(a(t)) og g(b(t)), beskriver f.eks. transporthastigheder eller omsætningshastigheder af et næringsstof og kaldes hastighedsvariabler. Differentialligninger i dynamiske modeller må normalt løses ved numerisk integration. Hvis en models tilstandsvariabler ikke ændres i løbet af simuleringsperioden ($dX(t)/dt = 0$), er der tale om en statisk model eller en dynamisk model i "steady state".

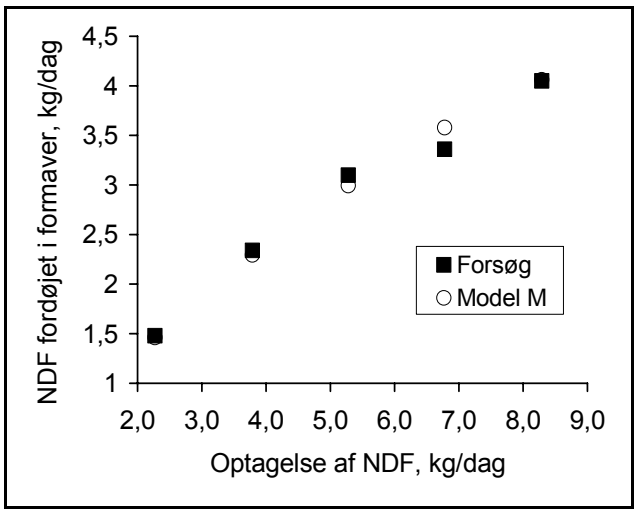
Deterministiske modeller giver definitive løsninger, dvs. at med et givet input til en deterministisk model bliver simuleringsresultatet det samme, hver gang modellen køres. *Stokastiske* modeller har sandsynlighedsfordelinger knyttet til parameterværdier således, at output variabler ikke blot angives med en forventet værdi, men også med en tilhørende varians.

Eksempler

I det følgende præsenteres to modeller, som klart illustrerer forskellen mellem de ovenfor omtalte modeltyper. Begge modeller tager udgangspunkt i nogle målinger af omsætningen af NDF (neutral detergent fibre) i formaverne hos malkekøer (Robinson et al., 1987a&b). Den ene, model E, er empirisk og beskriver blot de observerede data kvantitativt, mens den anden, model M, er mekanistisk, idet den er baseret på antagelser om NDF-omsætningens kinetik i formaverne. I det pågældende forsøg måltes passagen af NDF ved duodenum, og NDF fordøjet i formaverne blev beregnet som forskellen mellem NDF-optagelse og NDF-passage (Robinson et al., 1987b). Disse to parametre (NDF-passage og NDF-fordøjelse) blev bestemt ved forskellig foderoptagelse varierende fra 5,25 til 20,94 kg tørstof pr. dag svarende til fra 2,27 til 8,29 kg NDF pr. dag. Forsøget viste, at fordøjeligheden af NDF i formaverne falder med stigende NDF-optagelse (Figur 21.2). Den absolutte mængde NDF, som fordøjes pr. dag i formaverne, stiger med øget optagelse, men stigningen bliver mindre, når NDF-optagelsen øges (Figur 21.3).



Figur 21.2 *Sammenhæng mellem NDF-optagelse og NDF-fordøjelighed i formaverne bestemt eksperimentelt (■) (Robinson et al., 1987a&b) og ved simulering (○) (se tekst).*



Figur 21.3 *Sammenhæng mellem NDF optaget og NDF fordøjet i formaverne bestemt eksperimentelt (■) (Robinson et al., 1987a&b) og ved simulering (○) (se tekst).*

Disse eksperimentelle observationer kan beskrives med model E, som består af følgende to regressionsligninger.

Model E:
$Y1 = 72{,}58 - 2{,}985 * X$,
$R^2 = 0{,}94$, SE = 2,08
$Y2 = 0{,}087 + 0{,}688 * X - 0{,}0263 * X^2$,
$R^2 = 0{,}99$, SE = 0,162

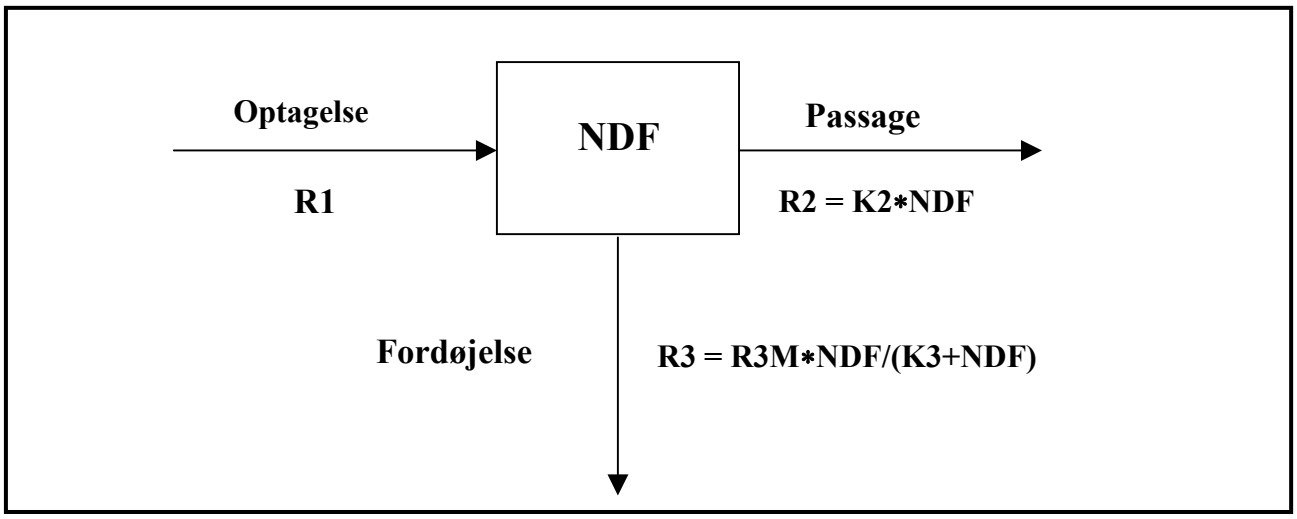
hvor Y1 er % NDF fordøjet i formaverne, Y2 er kg NDF fordøjet pr. dag i formaverne, og X er kg NDF optaget pr. dag. Model E er således empirisk, statisk og samtidigt stokastisk, idet den angiver standardfejlen på de estimerede værdier af de afhængige variabler.

Model M er vist som et blokdiagram i Figur 21.4. Det antages, at der gælder forskellig kinetik for hastigheden af NDF-passage og NDF-fordøjelse. Passagen af NDF fra formaverne beskrives derfor i model M med 1. ordens massevirkningskinetik, dvs. at hastigheden er proportional med NDF-puljens masse, mens fordøjelsen af NDF beskrives som en enzymatisk reaktion ved hjælp af mætningskinetik, dvs. med en maksimal hastighed og en affinitetskonstant (se Figur 21.5). Den fuldstændige definition af model M er vist på følgende side.

Model M:

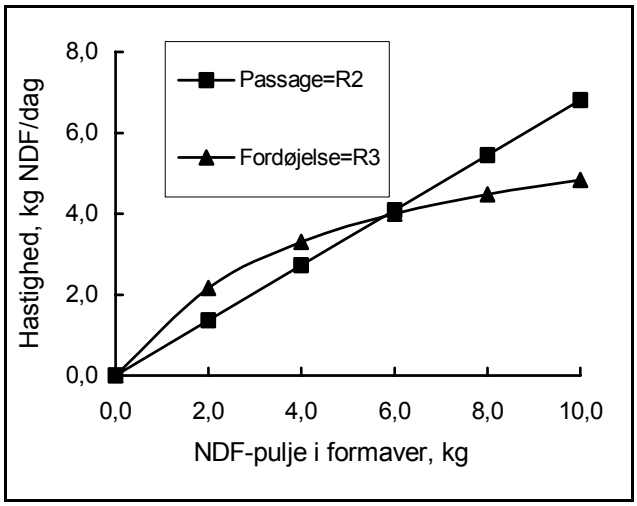
Optagelse af NDF: R1 = {2,27; 3,79; 5,28; 6,78; 8,29}	(kg/dag)
Passage af NDF fra formaver: R2(t) = K2 ∗ NDF(t)	(kg/dag)
Hastighedskonstant for passage: K2 = 0,68	(dag^{-1})
Fordøjelse af NDF i formaver: R3(t) = R3M ∗ NDF(t)/(K3 + NDF(t))	(kg/dag)
Maksimal forgæringshastighed af NDF: R3M = 7,0	(kg/dag)
Affinitetskonstant for NDF forgæring: K3 = 4,5	(kg)
Ændring i NDF pulje: dNDF(t)/dt = R1 – R2(t) – R3(t)	(kg/dag)
NDF pulje til tiden t: $NDF(t) = NDF(0) + \int_0^t (R1 - R2(t) - R3(t))dt$	(kg)
NDF pulje ved simuleringens start (t = 0): NDF(0) = 3,5	(kg)
NDF fordøjelighed i formaver: 100 ∗ R3(t)/R1	(%)

Simuleringsperiode: 25 dage (modeltid)
Iterationsinterval, Δt: 0,001 dag (modeltid)
Integrationsmetode: Runge-Kutta, 2. order, fixed step.



Figur 21.4 *Mekanistisk model af NDF-omsætning i formaverne (model M).*

Input til modellen er de angivne værdier af R1, og herudfra beregnes værdierne af alle variabler for hvert iterationsinterval inden for simuleringsperioden. Der opnås dynamisk ligevægt (steady state) i modellen efter 5-10 dages simuleringstid afhængigt af parameterværdier for R1. Med en hurtig computer svarer 10 dages simuleringstid til ca. 5 sek. i reel tid. De simulerede værdier (ved steady state) af NDF-fordøjelighed (%) og NDF-fordøjelseshastighed (kg/dag) ved stigende NDF-optagelse er vist i henholdsvis Figur 21.2 og Figur 21.3 sammen med de tilsvarende eksperimentelle observationer (Robinson et al., 1987b). Den gode overensstemmelse mellem simuleringsresultaterne og forsøgsresultaterne viser, at de antagelser om passagekinetik og forgæringskinetik, som er formuleret i model M, er tilstrækkelige til at forklare systemets reaktioner på ændringer i foderoptagelsen. Model M er således mekanistisk, dynamisk og deterministisk.



Figur 21.5 *Passagehastighed af NDF fra formaver beskrevet ved hjælp af 1. ordens massevirkningskinetik: R2 = K2*NDF (K2 = 0,68 dag^{-1}) samt fordøjelseshastighed af NDF i formaver beskrevet ved hjælp af mætningskinetik:*
*R3 = R3M*NDF/(K3+NDF) (R3M = 7,0 kg/dag, K3 = 4,5 kg).*

21.3 Publicerede modeller

Der er i de seneste 10-15 år udviklet en lang række modeller til simulering af foderoptagelse, næringsstoffordøjelse samt næringsstofomsætning og -udnyttelse hos malkekøer. Nogle af disse modeller vil blive kort omtalt i dette afsnit for at give et indtryk af, hvilke modeller der eksisterer inden for området, samt hvilket system de enkelte modeller beskriver.

Modeller af foderoptagelse

Foderoptagelse er den enkeltfaktor, som har størst betydning for dyrenes produktion (Waldo & Jorgensen, 1981), og der er derfor et stort behov for at udvikle pålidelige modeller til forudsigelse af foderoptagelsen hos malkekøer. Der findes mange forskellige empiriske regressionsmodeller (se f.eks. Ingvartsen, 1994), men relativt få mekanistiske foderoptagelsesmodeller. Mertens (1987) har udviklet en teoretisk model, som på en meget enkel måde beskriver foderoptagelsen som enten fysisk eller metabolisk reguleret, dvs. uden vekselvirkning mellem disse regulerende faktorer. Fishers (1996) dynamiske model bygger derimod på den hypotese, at fysisk og metabolisk regulering af foderoptagelsen er integreret og virker i samspil med hinanden. Modellen kan i princippet beskrives med en enkelt ligning:

I(t+1) = I(t)*(D(t)*C(t)^(α*D(t)^β)), hvor
I(t) = foderoptagelse til tiden t
D(t) = forholdet mellem fysisk kapacitet og foderets fylde
C(t) = forholdet mellem energibehov og energioptagelse.

En nyere dynamisk model (Petruzzi & Danfær, 2003) er baseret på en antagelse om, at koens foderoptagelse er reguleret med henblik på at opnå en given, optimal energibalance hen igennem laktationsperioden. Foderoptagelsen er i modellen bestemt af den fysiske kapacitet i vommen, som igen afhænger af forskellen mellem den simulerede og den optimale energibalance på ethvert tidspunkt i laktationsperioden.

Modeller af fordøjelsesprocesser

De fleste publicerede modeller af fordøjelsen hos malkekøer beskriver kun processerne i vommen (Baldwin et al., 1987b; Dijkstra et al., 1992; Neal et al., 1992; Van Soest et al., 1992; Russell et al., 1992; Sniffen et al., 1992; Chilibroste et al., 1993; Pitt & Pell, 1997; Petruzzi et al., 2002). Andre modeller omfatter tillige en beskrivelse af fordøjelsen i tarmsystemet efter formaverne (Danfær, 1990; Mills et al., 2001).

Modeller af næringsstofomsætning

Nogle modeller behandler den generelle omsætning af enkelte næringsstoffer, f.eks. glukose (Lemosquet & Faverdin, 2001), aminosyrer (Lescoat, 1996) eller protein (Kebreab et al., 2002). Andre har fokuseret

på særlige aspekter af mælkekirtlens biologi såsom blodforsyning (Cant & McBride, 1995), cellevækst og cellehenfald (Dijkstra et al., 1997) samt aminosyreomsætning og proteinsyntese (Maas et al., 1997). Atter andre modeller beskriver omsætningen af flere næringsstoffer i enkelte organer og væv, f.eks. lever (Freetly et al., 1993; Simonsen, 2002), mælkekirtel (Neal & Thornley, 1983; Hanigan & Baldwin, 1994; Cherepanov et al., 2000) og fedtvæv (McNamara & Baldwin, 2000).

De mest omfattende modeller af næringsstofomsætningen hos malkekøer er udviklet af Baldwin et al. (1987a) og af Danfær (1990).

Heldyrsmodeller

Der er ikke publiceret mange dynamiske heldyrsmodeller af lakterende køer. Sauvant & Phocas (1992) har præsenteret en forholdsvis enkel model med det formål at simulere mælkeydelse og -sammensætning gennem laktationsperioden. Regulering af næringsstofomsætningen udøves i denne model via tre hypotetiske stofskiftehormoner (anabolisk, katabolisk og laktogent). Baldwin et al. (1987c) kombinerede deres fordøjelsesmodel (Baldwin et al., 1987b) og stofskiftemodel (Baldwin et al., 1987a) til en heldyrsmodel. Denne model er den første omfattende, dynamiske heldyrsmodel af malkekøer og findes i to versioner, en "dagsversion" med et iterationsinterval, Δt = 0,005 dag og en "laktationsversion" med Δt = 1 dag. Danfærs heldyrsmodel omfatter som nævnt næringsstoffordøjelse og -omsætning i hele mave-tarmkanalen samt næringsstofomsætning og -udnyttelse i portåredrænede væv, lever, mælkekirtel, muskelvæv og fedtvæv (Danfær, 1990). Modellen er desuden en foderoptagelsesmodel, hvor den simulerede ædehastighed er baseret udelukkende på fysisk regulering.

Den såkaldte Cornell model er ikke dynamisk, som de ovenfor nævnte, men er en statisk model med mekanistiske elementer i beskrivelsen af næringsstoffordøjelse og -tilgængelighed (Russell et al., 1992; Sniffen et al., 1992; O'Connor et al., 1993). Modelsystemet indeholder desuden en empirisk beskrivelse af foderoptagelse samt næringsstofbehov (Fox et al., 1992) som i traditionelle fodervurderingssystemer.

21.4 Simuleringsmodellen Karoline

Denne model er udarbejdet af en fællesnordisk projektgruppe finansieret gennem Nordisk Kontaktorgan for Jordbrugsforskning (NKJ). Projektets formål var at udvikle en dynamisk heldyrsmodel af næringsstoffordøjelse, -omsætning og -udnyttelse hos malkekøer med henblik på anvendelse i rådgivningen som et redskab til vurdering af foderrationers værdi til mælkeproduktion.

Dette afsnit indeholder en overordnet beskrivelse af Karoline, hvad angår modelstruktur og egenskaber samt model input og output. Karoline er en dynamisk, deterministisk og overvejende mekanistisk simuleringsmodel af lakterende køer. Den er opbygget af to delmodeller, en fordøjelsesmodel og en stofskiftemodel. Fordøjelsesmodellen omfatter formaver, tyndtarm samt blind- og tyktarm, mens stofskiftemodellen omfatter portåredrænede væv (PDV), lever, ekstracellulærvæske, mælkekirtel, muskel- og bindevæv samt fedtvæv. Modellen er programmeret i Powersim®, en softwarepakke som er velegnet til brug ved opbygning af dynamiske modeller (Powersim, 1996). Der anvendes et iterationsinterval på 0,1 time, og integrationsmetoden er Runge-Kutta 4 (variable step). Powersim-modellen kommunikerer med et Excel regneark, hvorfra model input hentes, og hvortil output kan overføres.

Model input

Der er to kategorier af input til modellen, beskrivelse af foderet og beskrivelse af koen. Regulering af foderoptagelsen er ikke inkluderet i den nuværende version af Karoline. Foderoptagelsen forudsættes derfor at være konstant inden for den betragtede simuleringsperiode og defineres som en input parameter. Input til modellen er som anført nedenfor.

Beskrivelse af foderoptagelse og foder

- Foderoptagelse (kg tørstof/dag)
- Kemisk sammensætning af foder (kg/kg tørstof)
  - Råprotein
  - Råfedt
  - Potentielt fordøjeligt NDF i kraftfoder
  - Ufordøjeligt NDF i kraftfoder
  - Potentielt fordøjeligt NDF i grovfoder
  - Ufordøjeligt NDF i grovfoder
  - Stivelse
  - Vandopløseligt kulhydrat
  - Mælkesyre
  - Eddikesyre
  - Propionsyre
  - Smørsyre
- Sammensætning af råprotein (g N/g N)
  - NH_3
  - Aminosyrer
  - Peptider
  - Opløseligt protein
  - Uopløseligt, potentielt nedbrydeligt protein
  - Unedbrydeligt, ufordøjeligt protein
- Hastighedskonstanter for nedbrydning i vommen ($time^{-1}$)
  - Kd_{NDF}
  - $Kd_{Protein}$
  - $Kd_{Stivelse}$

Beskrivelse af koen

- Vægt (kg)
- Laktationsstadium (uge 1-44).

De vigtigste processer samt deres kinetik og regulering i de enkelte modelafsnit er beskrevet kort i det følgende. Formålet med beskrivelsen er at give et overblik over næringsstoffernes strømme og indbyrdes sammenhænge igennem hele modellen. Se også de tilsvarende beskrivelser af malkekøers næringsstof- og energiomsætning i kapitlerne 8-11, 14, 15 og 19.

Fordøjelsesmodellen

Formaver

Nedbrydningen af foderets kulhydrater i formaverne beskrives ved hjælp af 1. ordens massevirkningskinetik, dvs. at nedbrydningshastigheden (g/time) af f.eks. NDF beregnes som $Kd_{NDF}*P_{DNDF}$, hvor P_{DNDF} er massen (g) af potentielt fordøjeligt NDF i formaverne. Hastighedskonstanten (Kd_{NDF}) beregnes for den samlede foderration som et vægtet gennemsnit af Kd_{NDF}-værdierne for de enkelte fodermidler og korrigeres med en faktor, som afhænger af forholdet mellem letforgærbart kulhydrat og NDF i foderet. Det betyder, at nedbrydningshastigheden af NDF falder med stigende indhold af letforgærbart kulhydrat (f.eks. stivelse) i foderet. Den generelle passagehastighed af unedbrudt kulhydrat ud af formaverne beregnes på tilsvarende måde, dvs. som Kp*P, hvor hastighedskonstanten (Kp) afhænger af NDF-optagelsen med foderet i forhold til koens vægt. Stigende optagelse af NDF vil således øge passagehastigheden. Kp-værdien er den samme for vandopløseligt kulhydrat, stivelse og NDF i kraftfoder, men er lavere for NDF i grovfoder. Det nedbrudte kulhydrat bliver dels forgæret til kortkædede fedtsyrer og dels optaget i mikroberne til opbygning af mikrobielt organisk stof. Forgæringsmønsteret, dvs. forholdet mellem de enkelte forgæringsprodukter acetat, propionat, butyrat, metan, kuldioxyd samt ATP, beregnes på grundlag af støkiometriske for-

gæringsligninger korrigeret for foderniveau og fedtindhold i foderet (Sveinbjörnsson, 2003).

Proteinnedbrydning og passage af unedbrudt protein fra formaverne beskrives med 1. ordens massevirkningskinetik. Hastighedskonstanten for nedbrydning af uopløseligt protein beregnes ud fra værdierne af $Kd_{Protein}$ for de enkelte fodermidler, mens hastighedskonstanterne for henholdsvis opløseligt protein, peptider og aminosyrer har højere værdier, som er uafhængige af foderets sammensætning. Hastighedskonstanten for passage af uopløseligt, unedbrudt protein har samme værdi som for passage af NDF, mens passagen af de opløselige N-fraktioner følger væskefasen. Hastighedskonstanten for væskepassage øges med stigende NDF-optagelse i forhold til koens vægt. Uopløseligt protein nedbrydes til opløseligt protein og videre til peptider og frie aminosyrer, som deamineres eller optages i mikroberne. Kulstofskelettet fra de deaminerede aminosyrer forgæres sammen med foderets kulhydrater, og kvælstofdelen indgår i vommens $^{+}NH_4/NH_3$-pulje, som også suppleres med urinstof tilført via spyt og blod. Hastigheden af urinstofrecirkulering til formaverne beskrives i modellen som en funktion af kg fodertørstof optaget. Den mikrobielle proteinsyntesehastighed bestemmes af den mængde ATP, som er til rådighed for vækst, samt af ATP-udnyttelsen (g mikrobielt N/mol ATP). ATP-mængden til vækst (mol ATP/time) er lig med den totale ATP-produktion i vommen minus ATP-forbruget til mikrobemassens vedligehold. Vedligeholdsbehovet for ATP afhænger af forholdet mellem mikrober i partikelfasen og mikrober i væskefasen. ATP-udnyttelsen er afhængig af $^{+}NH_4/NH_3$-koncentrationen i vomvæsken. $^{+}NH_4/NH_3$, som ikke udnyttes til proteinsyntese, absorberes over vomvæggen eller passerer ud af formaverne med væskefasen.

Optagelsen af kulstofforbindelser i mikroberne dækker behovet til syntese af kulhydrat, aminosyrer og fedtsyrer. Sammensætningen af mikrobielt organisk stof forudsættes som her angivet.

Potentielt fordøjeligt protein:	50,3 %	~ 7,65 % N
Ufordøjeligt cellevægsprotein:	8,4 %	~ 1,35 % N
Stivelse:	8,0 %	
Potentielt forgærbart kulhydrat:	9,9 %	
Ufordøjeligt cellevægskulhydrat:	10,9 %	
Lipid:	12,5 %.	

Hastighedskonstanten for passage af mikrobielt stof er sammensat af en hastighedskonstant for mikrober i væskefasen og en hastighedskonstant for mikrober i partikelfasen. Passagehastigheden øges med stigende optagelse af NDF i forhold til koens vægt.

Foderets indhold af fedtsyrer (g fedtsyrer/g råfedt) beregnes som $0{,}905*X_1-0{,}0045$ og $0{,}515*X_2-0{,}0036$ for henholdsvis kraftfodermidler og grovfodermidler, hvor X_1 er g råfedt pr. g tørstof i kraftfoder, og X_2 er g råfedt pr. g tørstof i grovfoder (Udén, 2003). Den del af råfedtet, som ikke er fedtsyrer, forgæres til kortkædede fedtsyrer, mens fedtsyredelen enten optages af mikroberne eller passerer ud af formaverne. Hastighedskonstanten for passage af fedtsyrer antages at være lig med hastighedskonstanten for passage af ufordøjeligt NDF i kraftfoder. Fedtmængden i mikroberne er bestemt af den mikrobielle proteinsyntese (se ovenfor), mens forholdet mellem fedtsyrer optaget fra foderpartikler og fedtsyrer syntetiseret i de mikrobielle celler øges med stigende fedtindhold i foderet.

Tyndtarm
Kulhydrat, der passerer fra formaverne til tyndtarmen, er i modellen opdelt i følgende fraktioner: a) fordøjeligt kulhydrat bestående af vandopløseligt kulhydrat (hovedsageligt sukker) og stivelse (dels fra foderet og dels fra mikrober), b) forgærbart NDF, c) ufordøjeligt NDF, d) forgærbart mikrobielt kulhydrat samt e) ufordøjeligt mikrobielt cellevægskulhydrat. Af disse fraktioner er det kun sukker og stivelse, som fordøjes og absorberes i tyndtarmen. Fordøjelsesprocessen er en kæde af enzymatiske reaktioner og beskrives i modellen ved hjælp af mætningskinetik, mens passagehastighederne beskrives som i formaverne med 1. ordens massevirkningskinetik. Hastighedskonstanterne for passage gennem tyndtarmen er 5-10 gange højere end de tilsvarende i formaverne. Det kulhydrat, som passerer ud af tyndtarmsafsnittet, består af den del af fraktion a), som ikke er fordøjet, fraktion b) til e) samt ufordøjet endogent kulhydrat (mucin o.l.).

N-holdige stoffer, der føres til tyndtarmen, er sammensat af a) opløseligt protein, peptider og aminosyrer, b) uopløseligt protein, c) ufordøjeligt protein, d) potentielt fordøjeligt mikrobielt protein, e) ufordøjeligt mikrobielt protein, f) potentielt fordøjeligt endogent protein, g) ufordøjeligt endogent protein og h) $^{+}NH_4/NH_3$. Fraktionerne a) til c) er unedbrudt foderprotein. Sekretionen af endogent protein forudsættes at være 10,8 g N pr. kg organisk stof, der passerer forreste del af tyndtarmen. Fordøjelse og absorption af aminosyrer beskrives med mætningskinetik. Hastighedskonstanterne for passage af de forskellige proteinfraktioner er af samme størrelse som for passage af stivelse, bortset fra hastighedskonstanten for ufordøjeligt foderprotein, som er lavere. N-forbindelser, der passerer videre til blind- og tyktarm, består af de ufordøjede dele af fraktion a), b), d) og f) samt fraktionerne c), e) og g).

De fedtsyrer, som tilføres tyndtarmen, kommer a) fra foderet, b) fra mikroberne og c) fra endogen sekretion. Hver af disse fraktioner er opdelt i en potentielt fordøjelig og en ufordøjelig del. Sekretionen af endogent fedt er ansat som 3 g fedtsyrer pr. kg tørstof optaget. Absorptionen af fedtsyrer beskrives med mætningskinetik. Hastighedskonstanterne for passage af fordøjelige og ufordøjelige fedtsyrer er som for henholdsvis fordøjeligt og ufordøjeligt foderprotein.

Blind- og tyktarm
Tilførslen af kulhydrat til puljerne i blind- og tyktarm består af de fraktioner, som kommer fra tyndtarmen, samt af mikrobielt kulhydrat syntetiseret i blind- og tyktarm. Substrater for den mikrobielle omsætning er vandopløseligt kulhydrat og stivelse, forgærbart NDF, forgærbart mikrobielt kulhydrat, endogent kulhydrat samt kulstofdelen fra forgæret protein. Det omsatte stof bliver dels forgæret til kortkædede fedtsyrer, metan og kuldioxyd og dels anvendt til syntese af mikrobielt kulhydrat, protein og fedt. Det kulhydrat, som udskilles i gødningen, er sammensat af de uforgærede og ufordøjede rester af de ovennævnte fraktioner. Den største del heraf udgøres af NDF fra foderet.

Urinstofoptagelsen fra blodet, der beregnes som en funktion af foderoptagelsen, udgør sammen med de ufordøjede proteinrester fra tyndtarmen tilførslen af N-forbindelser til blind- og tyktarm. Der absorberes kun $^{+}NH_4/NH_3$, men ikke aminosyrer fra dette tarmafsnit. Syntesen af mikrobielt protein er bestemt af den mængde ATP, som er til rådighed for mikrobernes vækst. ATP-mængden er igen bestemt af kulhydratforgæringens omfang. Der vil normalt være så meget forgærbart kulhydrat til stede, at hovedparten af det optagne urinstof og nedbrudte protein opbygges til mikrobielt protein. Heraf følger, at der optages mere urinstof N, end der absorberes i form af $^{+}NH_4/NH_3$. Udskil-

lelsen af N i gødningen består af ufordøjet foderprotein, ufordøjet mikrobielt protein (dels fra formaverne og dels fra blind- og tyktarm), ufordøjet endogent protein samt $^{+}NH_4/NH_3$ dannet i blind- og tyktarm. Mikrobielt N udgør normalt mere end 50 % af N udskilt med gødningen.

Ufordøjede fedtsyrer med oprindelse i foderfedt, mikrobielt fedt og endogent fedt tilføres fra tyndtarmen. Der foregår ingen fedtsyreabsorption i blind- og tyktarm, men derimod en syntese af mikrobielle fedtsyrer. Udskillelsen af fedtsyrer i gødningen er derfor lidt større end passagen ind i blind- og tyktarm. Det antages, at mikroberne dannet i blind- og tyktarm indeholder mere kulhydrat og mindre fedt i forhold til protein end mikroberne dannet i formaverne.

Pålideligheden af den her beskrevne fordøjelsesmodel er afprøvet ved at sammenligne eksperimentelt observerede værdier af næringsstofstrømme gennem fordøjelseskanalen med tilsvarende simulerede værdier. Det anvendte datasæt består af resultater fra en række delvist publicerede forsøg med duodenum- eller omasumfistulerede malkekøer og voksende kalve. De fleste af disse forsøg er udført i Finland og Norge. Modelafprøvningen er baseret på i alt 61 forskellige forsøgsbehandlinger og er gennemført som en regressionsanalyse af sammenhængen mellem observerede og simulerede værdier med en korrektion for systematiske forskelle mellem forsøg (mixed model, se St-Pierre, 2001). Analysen er udført af Huhtanen (2002), og de vigtigste resultater er vist i Tabel 21.1, hvoraf det fremgår, at der er særdeles god overensstemmelse mellem de observerede og simulerede værdier af organisk stof, NDF, celleindholdsstof (dvs. organisk stof - NDF), råprotein og mikrobielt protein ved duodenum samt organisk stof, NDF, celleindholdsstof og råprotein i gødning. Standardfejlen for simuleringerne i forhold til de eksperimentelle værdier (SEP) varierer fra 3,6 til 8,0 %.

Tabel 21.1 *Sammenhæng mellem observerede (X) og simulerede (Y) værdier af næringsstofstrøm gennem fordøjelseskanalen*

	Regressionsligning	R^2	SEP[1)]	n[2)]	Variationsbredde[3)]
Passage ved duodenum					
Organisk stof	Y = 1,003 X - 0,015	0,99	0,046	60	1,79 – 11,06
NDF	Y = 1,002 X - 0,004	0,99	0,044	61	0,53 – 4,63
Celleindholdsstof[4)]	Y = 1,006 X - 0,022	0,98	0,066	60	1,19 – 6,55
Råprotein, totalt	Y = 1,004 X - 0,008	0,99	0,053	61	0,65 – 3,63
Mikrobielt protein	Y = 1,005 X - 0,006	0,98	0,063	61	0,41 – 2,14
Udskillelse i gødning					
Organisk stof	Y = 1,002 X - 0,005	0,99	0,036	61	0,90 – 5,63
NDF	Y = 1,003 X - 0,005	0,99	0,049	61	0,50 – 3,73
Celleindholdsstof[4)]	Y = 1,008 X - 0,007	0,98	0,065	61	0,40 – 2,00
Råprotein	Y = 1,006 X - 0,004	0,98	0,080	61	0,19 – 1,06

1) Standard Error of Prediction = $(\sum(X_i - Y_i)^2/n)^{½}/\overline{X}$

2) n = antal forsøgsbehandlinger (se tekst)

3) Variationsbredde for observerede værdier (X)

4) Celleindholdsstof = organisk stof - NDF.

Stofskiftemodellen

Der er i det foregående gjort rede for, hvilke næringsstoffer der absorberes fra de forskellige afsnit af fordøjelseskanalen: kortkædede fedtsyrer fra formaver samt blind- og tyktarm, glukose, aminosyrer og fedtsyrer fra tyndtarmen. $^{+}NH_4/NH_3$ absorberes fra hele fordøjelseskanalen. Stofskiftemodellen beskriver, hvorledes de absorberede næringsstoffer omsættes og udnyttes til produktion af mælkebestanddele og kropsvæv. Enzymatiske processer er generelt beskrevet ved hjælp af mætningskinetik, mens diffusionsprocesser o.l. er beskrevet med 1. ordens massevirkningskinetik.

PDV

De portåredrænede væv (PDV) omfatter fordøjelseskanalens epitel, bugspytkirtel, milt og krøsfedt (Reynolds et al., 1994). En del af PDV er således i direkte kontakt med mave- og tarmindhold, og næringsstofoptagelsen i PDV sker dels over den luminale membran i epitelet og dels fra den arterielle blodforsyning. Alle absorberede næringsstoffer optages i mave- og tarmepitelet og dermed i PDV, men i det følgende omtales kun de næringsstoffer, som omsættes i PDV og altså ikke føres videre med portåreblod eller lymfe.

Det antages i modellen, at 80 % af det absorberede butyrat omsættes i PDV til 3-OH-butyrat (Kristensen et al., 1998). Glukose optages både fra fordøjelseskanalen og fra blodet og omsættes til laktat, glycerol-P (til esterificering af absorberede fedtsyrer) samt til syntese af endogent kulhydrat (mucin). Syntese af endogent protein sker dels ud fra aminosyrer optaget i tarmepitelet direkte fra tarmlumen og dels ud fra aminosyrer optaget fra blodet. Fedtsyrer optaget fra blodet udnyttes til syntese af endogent fedt. Energiforbruget i PDV ansættes til 80 % af energiforbruget i leveren (Danfær, 1999) og dækkes ved oxidation af glukose og acetat optaget fra blodet.

Lever

Leveren er især hos drøvtyggere det centrale organ for regulering af næringsstofforsyningen til de perifere væv og organer. Sammensætningen af de næringsstoffer, som forlader leveren, er således tilpasset de perifere vævs behov og er væsentligt forskellig fra de absorberede næringsstoffers sammensætning (Danfær, 1994). Leveren modtager næringsstoffer dels fra PDV via portåreblodet og dels fra de perifere væv med arterielt blod. Acetat, propionat, butyrat, 3-OH-butyrat, glukose, laktat, aminosyrer, puriner, pyrimidiner, $^{+}NH_4/NH_3$ samt andre NPN-forbindelser tilføres med portåreblodet. Hertil kommer optagelse af laktat, glycerol, aminosyrer og fedtsyrer fra det arterielle blod. Acetat, 3-OH-butyrat og glukose omsættes ikke i leveren, men passerer via levervener til det perifere kredsløb. De leverprocesser, som modellen beskriver, er glukoneogenese, ketogenese, lipoproteinsyntese, deaminering af aminosyrer, aminosyresyntese og urinstofsyntese. Proteinomsætningen er ikke beskrevet eksplicit, da det antages, at proteinsyntese og proteinnedbrydning er lige store. Energiforbruget til protein-turnover er dog medregnet i leverens samlede energibehov.

Propionat, ketosyrer, laktat og glycerol er substrater for syntese af glukose (glukoneogenese). Endogent acetat og ketonstoffer dannes ud fra fedtsyrer, og triglycerid i lipoprotein (VLDL) dannes af fedtsyrer og glycerol. Halvdelen af de optagne puriner, pyrimidiner m.m. indgår i syntese af ikke-essentielle aminosyrer, og resten udskilles i urinen. Aminosyrer bliver enten deaminerede til ketosyrer og $^{+}NH_4/NH_3$ eller forlader leveren til forsyning af de perifere væv. $^{+}NH_4/NH_3$ puljen i leveren hidrører fra deaminerede aminosyrer eller er optaget fra

portåreblodet og omdannes til urinstof, som enten udskilles i urinen eller recirkuleres til fordøjelseskanalen. Denne recirkulering er som tidligere omtalt beregnet som en funktion af foderoptagelsen.

Energiforbruget i leveren beregnes på grundlag af ATP-forbruget til de nævnte synteseprocesser, til protein-turnover og til basale stofskifteprocesser i leveren (iontransport, vedligehold af celler m.m.). Det basale ATP-behov afhænger i modellen af koens vægt og laktationsstadium samt af foderoptagelsen. Energibehovet dækkes ved oxidation af propionat, butyrat, ketosyrer og fedtsyrer.

Plasmakoncentrationen af stofskiftehormoner (væksthormon, glukagon og insulin) beregnes i modellen som funktioner af laktationsstadiet. Koncentrationen af glukagon og insulin øges desuden af henholdsvis aminosyreabsorption (Danfær et al., 1995) og glukoseomsætning (glukose flux). Insulinkoncentrationen er stigende, mens væksthormonkoncentrationen samt forholdet mellem glukagon- og insulinkoncentrationen er faldende hen gennem laktationsperioden. Disse variabler anvendes dels ved regulering af næringsstoffordelingen mellem de perifere væv og dels ved regulering af intracellulære stofskifteprocesser. I modellen øges følgende leverprocesser af et stigende glukagon/-insulinforhold: glukoneogenese fra propionat, ketosyrer og glycerol, ketogenese samt deaminering af aminosyrer.

Næringsstoffordeling
Det ekstracellulære væskerum er i modellen beskrevet med følgende næringsstofpuljer: acetat, ketonstoffer, glukose, glycerol, laktat, frie fedtsyrer, triglycerid i chylomikroner og VLDL, aminosyrer og urinstof. Næringsstofoptagelsens fordeling mellem de perifere væv (mælkekirtel, muskel- og bindevæv samt fedtvæv) påvirkes af laktationsstadiet via de beregnede hormonkoncentrationer. Optagelse af acetat, ketonstoffer, glukose og aminosyrer i mælkekirtlen falder i løbet af laktationsperioden (effekt af væksthormon). Optagelse af glukose i muskel- og fedtvæv, aminosyrer i muskelvæv samt fedtsyrer i fedtvæv øges med laktationsstadiet (effekt af insulin). Insulin hæmmer derimod optagelsen af frie fedtsyrer i leveren (Brockman & Laarveld, 1985).

Mælkekirtel
De simulerede processer i dette afsnit af modellen er laktosesyntese, fedtsyresyntese, fedtsyntese, proteinsyntese og oxidation. De optagne næringsstoffer er acetat, ketonstoffer, glukose, aminosyrer, frie fedtsyrer samt fedtsyrer og glycerol fra absorberet fedt (chylomikroner) og VLDL. Acetat og ketonstof indgår i fedtsyresyntesen eller oxideres. Glukose forbruges til syntese af laktose, til syntese af glycerol-P eller til oxidation, dels via pentosefosfatcyklus (for dannelse af NADPH til fedtsyresyntese) og dels via Krebs' cyklus. Hovedparten af fedtsyrerne optaget fra blodet esterificeres med glycerol-P til mælkefedt, og resten oxideres. Det antages, at fedtsyrer syntetiseret de novo og fedtsyrer optaget fra blodet har en gennemsnitlig kædelængde på henholdsvis 12 og 18 C-atomer. De optagne aminosyrer udnyttes til syntese af mælkeprotein.

Det simulerede energiforbrug i mælkekirtlen er baseret på ATP-behovet til laktosesyntese, fedtsyresyntese, lipogenese, proteinsyntese samt basalstofskifte. Det basale ATP-forbrug afhænger af koens vægt, laktationsstadium og foderoptagelse. ATP-forsyningen sker ved oxidation af acetat, ketonstof, glukose og fedtsyrer.

Muskel- og bindevæv
De vigtigste processer, som er beskrevet her, er protein-turnover og energiomsætning (se kapitel 15). De optagne næringsstoffer er

acetat, ketonstoffer, glukose, aminosyrer og fedtsyrer. Proteinsyntesehastigheden er stigende hen gennem laktationsperioden (effekt af insulin), mens proteolysehastigheden er proportional med den aflejrede proteinmasse (proteinpuljen). Energibehovet er bestemt af protein-turnover samt et basalstofskifte, som beregnes på grundlag af koens vægt, laktationsstadium og foderoptagelse. Energiforbruget dækkes ved oxidation af acetat, ketonstof, glukose og fedtsyrer. Størstedelen af glukosen omsættes anaerobt til laktat, som sammen med aminosyrer fra proteolysen frigives til blodet og optages i leveren.

Fedtvæv

Det primære formål med dette afsnit af modellen er at beskrive fedtomsætningen i kroppen, dvs. omfanget af fedtaflejring eller fedtmobilisering. Næringsstofoptagelsen er acetat, ketonstoffer, glukose samt fedtsyrer fra chylomikroner og VLDL. Acetat og ketonstof omsættes ved fedtsyresyntese eller oxidation. Hastigheden af fedtsyresyntesen stimuleres af insulin (Yang & Baldwin, 1973; Haystead & Hardie, 1986). Glukose udnyttes til syntese af glycerol-P eller oxideres, dels via pentosefosfatcyklus (dannelse af NADPH) og dels via Krebs' cyklus. De tilgængelige fedtsyrer, dels syntetiseret i fedtvævet og dels optaget fra blodet, forbruges til lipogenese sammen med glycerol dannet ud fra glukose. Fedtsyrer og glycerol mobiliseret fra fedtpuljen ved lipolyse eksporteres fra fedtvævet til puljerne i blodet. Glyceroldelen, som stammer fra de optagne fedtsyrer fra blodet, omsættes ikke i fedtvævet, men udskilles til blodbanen igen og optages i leveren sammen med det mobiliserede glycerol. Lipogenesehastigheden og lipolysehastigheden henholdsvis øges og nedsættes i løbet af laktationsperioden på grund af insulins virkninger (Etherton & Evock, 1986; Vernon, 1992).

Fedtvævets energiforbrug er bestemt af ATP-behovet til fedtsyresyntese, glycerol-P syntese, lipogenese samt fedtvævets basale stofskifte, som afhænger af koens vægt, laktationsstadium og foderoptagelse. Det simulerede ATP-forbrug dækkes ved oxidation af acetat, ketonstof og glukose.

Produktionsparametre og energiomsætning

Den simulerede mælkeydelse (kg/d) beregnes ud fra laktoseproduktionen, idet der forudsættes et konstant laktoseindhold i mælk på 48 g pr. kg og en molvægt af laktose på 342,3. Ved beregning af mælkefedtydelsen forudsættes molvægte på 200,3 og 284,5 for henholdsvis de novo fedtsyrer (12 C pr. mol) og fedtsyrer optaget fra blodet (18 C pr. mol). Molvægten for glycerol er 92,1. Mælkeproteinydelsen beregnes som g N x 6,38. Vægtændringer (tilvækst eller vægttab, kg/d) antages at repræsentere 25 MJ/kg (Vermorel, 1978) og beregnes derfor som den simulerede energibalance (MJ/d)/25. Energibalancen er energiværdierne af fedtbalancen (39,3 MJ/kg) i fedtvæv og proteinbalancen (23,6 MJ/kg) i muskel- og bindevæv.

Foderets bruttoenergi beregnes på grundlag af den kemiske sammensætning ved anvendelse af følgende energiværdier:

Fraktion	MJ/kg
Råprotein	24,6
Råfedt	36,6
Vandopløseligt kulhydrat	16,5
Stivelse	17,5
Fordøjeligt NDF	17,5
Ufordøjeligt NDF	20,0
Mælkesyre	15,2
Eddikesyre	14,6
Propionsyre	20,6
Smørsyre	24,8

Energitabet i gødning beregnes ud fra den simulerede næringsstofsammensætning i gødningen og ovenstående energifaktorer. Fordøjelig energi er bruttoenergi minus energi i gødning. Nettoenergi er summen af nettoenergi til vedligehold og nettoenergi til produktion. Nettoenergi til vedligehold beregnes som 0,477 x vægt $(kg)^{0,67}$ (MJ/d), og nettoenergi til produktion er energibalancen plus energiindholdet i den producerede mælk (energikorrigeret mælk (kg/d)*3,14). Den totale varmeproduktion er sammensat af anaerob varme (forgæringsvarme produceret i fordøjelseskanalen) og aerob varmeproduktion (metabolisk varme produceret ved næringsstoffernes omsætning i kroppen). Modellen simulerer disse varmeproduktioner ved anvendelse af termodynamikkens 1. lov. Forgæringsvarmen beregnes således som energiindhold i de næringsstoffer, som tilføres fordøjelseskanalen minus energiindholdet i de stoffer, som forlader fordøjelseskanalen. Den metaboliske varme er summen af den dannede varme i PDV, lever, mælkekirtel, muskel- og bindevæv samt fedtvæv. Varmeproduktion i de enkelte organer og væv beregnes som forskellen mellem energiindholdet i de næringsstoffer, der optages, og de stoffer, der aflejres eller frigives til blodet. Omsættelig energi er lig med nettoenergi til produktion plus total varmeproduktion. Energi i metan er metanproduktionen (mol/d) x forbrændingsvarmen af metan (0,89 MJ/mol). Endelig beregnes energitabet i urin som fordøjelig energi minus omsættelig energi minus energitab i metan.

21.5 Simulering af næringsstoffordøjelse og -omsætning

I dette afsnit præsenteres nogle simuleringsresultater med Karoline modellen. Input til modellen er den i Tabel 21.2 viste foderration, der anvendes til en ko på 550 kg i 12. laktationsuge (se kapitel 1).

De udvalgte resultater vedrørende fordøjelsen viser optagelse og omsætning af næringsstoffer i formaverne (Tabel 21.3-21.5), i tyndtarmen (Tabel 21.6) samt i blind- og tyktarm (Tabel 21.7-21.8). Omsætningshastigheden er angivet som mol C pr. dag og for N-holdige stoffer tillige som mol N pr. dag. De præsenterede resultater vil ikke blive diskuteret i detaljer her, men nogle få hovedtræk vil blive omtalt.

Der henvises i øvrigt til tilsvarende kvantitative beskrivelser i kapitlerne 8-11, 14, 15 og 19.

Tabel 21.2 *Foderration som input ved simulering med Karoline modellen*

Fodermiddel	tørstof, kg	råprotein, kg	råfedt, kg	FE_K
Byg	3,92	0,44	0,11	4,4
Rapskager	2,87	0,97	0,42	3,5
Kl. græsensilage	12,32	2,01	0,54	11,0
Total	19,11	3,42	1,07	18,9

Tabel 21.3 *Simuleret næringsstofoptagelse i formaverne*

	kg/d	mol C/d	mol N/d
Optaget med foder			
Vandopl. kulhydrat	2,40	84,1	
Stivelse	2,64	97,9	
NDF	7,31	270,7	
Org. syrer etc.	1,24	41,2	
Fedtsyrer	0,61	37,9	
Protein	2,93	127,3	33,5
Peptider, aminosyrer	0,38	16,3	4,3
$^{+}NH_4/NH_3$	0,02		1,2
Organisk stof	17,53	675,4	39,0
Endogen tilførsel			
Urinstof	0,09		3,1

Tabel 21.4 *Simuleret næringsstofomsætning i formaverne*

	mol C/d	mol N/d
Omsætning (forgæring + mikrobiel optagelse)		
Vandopl. kulhydrat	83,3	
Stivelse	95,6	
NDF	144,5	
Org. syrer etc.	41,1	
Fedtsyrer	14,9	
N-forbindelser	105,1	31,9
	484,5	31,9
Forgæring		
Kulhydrat	281,7	
N-forbindelser	71,8	12,9
	353,5	12,9
Indbygning i mikrobielt stof		
Kulhydrat	82,8	
Fedtsyrer	14,9	
N-forbindelser	33,3	19,0
	131,0	19,0

Tabel 21.5 *Simuleret næringsstofabsorption og -passage fra formaverne*

	mol C/d	mol N/d
Absorption		
Acetat	140,2	
Propionat	66,4	
Butyrat	54,3	
$^{+}NH_4/NH_3$		10,2
	260,9	10,2
Forgæringsgas		
Metan	25,8	
Kuldioxid	66,8	
	92,6	
Passage af mikrobielt stof		
Stivelse	8,8	
Andre kulhydrater (fibre)	22,7	
Lipid	23,0	
Protein	76,5	19,0
	131,0	19,0
Passage af unedbrudt foder		
Sukker, stivelse, org. syrer	3,3	
NDF	126,1	
Fedtsyrer	23,1	
Protein	24,4	6,5
Peptider, aminosyrer	14,0	3,7
$^{+}NH_4/NH_3$		2,7
	190,9	12,9
I alt	675,4	42,1

Produktionen af kortkædede fedtsyrer er 105,8 mol pr. dag svarende til 5,5 mol pr. kg tørstof som fundet af Balch (1958), Esdale et al. (1968) og Chandaravitoon & Riis (1971). Den simulerede fedtsyreproduktion kan også udtrykkes som 11,6 mol pr. kg kulhydrat tilsyneladende fordøjet i vommen eller som 13,7 mol pr. kg kulhydrat forgæret i vommen. Energiindholdet i de absorberede kortkædede fedtsyrer er 125 MJ/dag svarende til ca. 50 % af foderets fordøjelige energi (247 MJ/d, Tabel 21.17), hvilket er af samme størrelse som fundet af Sutton (1972) og Smith et al. (1975). Den simulerede fordøjelighed af NDF i formaverne er 53,4 %, hvilket er i god overensstemmelse med eksperimentelle målinger af Robinson et al. (1987b). Den mikrobielle proteinsyntese afhænger primært af kulhydratforgæringen i formaverne og kan udtrykkes på forskellig måde i forhold hertil. Følgende værdier kan beregnes på grundlag af simuleringsresultater vist i Tabel 21.3, 21.4 og 21.8: 0,75 g N pr. mol total C forgæret, 34,3 g N pr. kg kulhydrat forgæret eller 27,4 g N pr. kg organisk stof forgæret. Disse værdier ligger in-

den for variationsområdet for et stort antal eksperimentelle data (Stern & Hoover, 1979). Standardværdien i AAT-PBV-systemet er 125/0,70 = 178 g protein pr. kg totalt fordøjeligt kulhydrat (Møller et al., 2000), og den tilsvarende simulerede værdi er 175 g/kg. Den tilsyneladende fordøjelighed i tyndtarmen af aminosyrebundet N er 73 % (Tabel 21.6) i overensstemmelse med værdier ofte citeret i litteraturen (se f.eks. Kaufmann, 1979). Den simulerede tilsyneladende fordøjelighed af organisk stof og råprotein i hele fordøjelseskanalen er henholdsvis 74 % og 77 %.

Tabel 21.6 *Simuleret næringsstofomsætning i tyndtarmen*

	mol C/d	mol N/d
Passage fra formaver		
Sukker, stivelse	12,1	
Mikrobielle fiberkulhydrater	22,7	
NDF	126,1	
Fedtsyrer	46,1	
Protein, peptider, aminosyrer	114,9	29,2
$^{+}NH_4/NH_3$		2,7
	321,9	31,9
Endogen sekretion		
Kulhydrat	5,7	
Lipid	3,6	
Protein	23,2	5,9
	32,5	5,9
Absorption		
Glukose	10,8	
Fedtsyrer	41,8	
Aminosyrer	107,0	27,2
$^{+}NH_4/NH_3$		2,7
	159,6	29,9
Passage til blind- og tyktarm		
Kulhydrat	155,9	
Lipid	7,8	
Protein	31,1	7,9
	194,8	7,9

Tabel 21.7 *Simuleret næringsstofomsætning i blind- og tyktarm*

	mol C/d	mol N/d
Passage fra tyndtarm		
Kulhydrat	155,9	
Lipid	7,8	
Protein	31,1	7,9
	194,8	7,9
Endogen tilførsel		
Urinstof		1,4
Omsætning (forgæring + mikrobiel optagelse)		
Kulhydrat	23,0	
Fedtsyrer	0,6	
Protein	3,7	1,0
	27,3	1,0
Forgæring		
Kulhydrat	11,3	
Protein	3,7	1,0
	15,0	1,0
Indbygning i mikrobielt stof		
Kulhydrat	11,7	
Fedtsyrer	0,6	
	12,3	

Tabel 21.8 *Simuleret næringsstofabsorption og -passage fra blind- og tyktarm*

	mol C/d	mol N/d
Absorption		
Acetat	6,8	
Propionat	2,1	
Butyrat	1,8	
$^{+}NH_4/NH_3$		0,2
	10,7	0,2
Forgæringsgas		
Metan	1,8	
Kuldixoxid	2,5	
	4,3	
Udskillelse i gødning		
Kulhydrat	136,9	
Lipid	8,4	
Protein	34,5	8,9
$^{+}NH_4/NH_3$		0,2
	179,8	9,1
I alt	194,8	9,3

Tabel 21.9 *Simuleret næringsstoftilgængelighed*

	mol C/d	mol N/d
Absorption		
Acetat	147,0	
Propionat	68,5	
Butyrat	56,1	
Glukose	10,8	
Fedtsyrer	41,8	
Aminosyrer	86,6	22,8
Nukleinsyrer m.m.	20,4	4,4
$^{+}NH_4/NH_3$		13,1
	431,2	40,3
Endogen produktion		
Acetat (lever)	1,3	
Ketonstof (PDV og lever)	47,4	
Glukose (lever)	88,6	
Glycerol (PDV, mælkekirtel og fedtvæv)	7,4	
Laktat (PDV og muskelvæv)	12,8	
Fedtsyrer (mælkekirtel og fedtvæv)	58,1	
Aminosyrer (lever)	8,4	2,2
	224,0	2,2
Tilgængeligt for omsætning	655,2	42,5

Tabel 21.9 er en oversigt over de næringsstoffer, som er til rådighed for det intermediære stofskifte, dels de næringsstoffer som er absorberet fra fordøjelseskanalen, og dels de som er dannet i kroppen. Den simulerede omsætning af disse næringsstoffer i PDV, lever, mælkekirtel, muskel- og bindevæv samt fedtvæv er vist i tabellerne 21.10-21.14. Tabellerne illustrerer, hvad de enkelte næringsstoffer omsættes til samt omfanget heraf i de forskellige væv og organer. Mælkekirtlens dominerende rolle fremgår af, at dette organ omsætter 41 % af tilgængeligt C og 26 % af tilgængeligt N (Tabel 21.12). Leveren producerer 14,8 mol glukose (2,66 kg) pr. dag, og hertil bidrager propionat med 62 %, aminosyrer (ketosyrer) med 22 %, laktat med 14 % og glycerol med 2 % (Tabel 21.11). Denne fordeling svarer nøje til, hvad der kan udledes fra litteraturen (Danfær et al., 1995). Mælkekirtlen optager og forbruger 67 % af den tilgængelige glukose, mens PDV, muskel/bindevæv og fedtvæv optager henholdsvis 14 %, 11 % og 8 %. Eksperimentelle bestemmelser af glukoseoptagelsen i mælkekirtlen varierer fra 60 til 90 % af glukose flux (Annison, 1976; Elliot, 1976). Hovedparten af glukosen (76 %) i mælkekirtlen udnyttes til laktosesyntese, 20 % oxideres, og 4 % omdannes til glycerol-P i overensstemmelse med tidligere angivelser i litteraturen (Smith, 1971) (se også kapitel 15). Da drøvtyggeres glukosebehov primært dækkes ved nysyntese i leveren, spares der på glukoseforbruget til oxidation. Kronfeld & Van Soest (1976) angiver, at oxidation af

glukose hos fodrede, lakterende drøvtyggere udgør ca. 10 % af den totale oxidation. Den tilsvarende simulerede værdi her er 11 %. Den simulerede proteinaflejring i muskel- og bindevæv er 0,4 mol N pr. dag (Tabel 21.13), hvilket er nettoresultatet af en proteinsyntese på 9,7 og en proteolyse på 9,3 mol N pr. dag. Fedtaflejringen i fedtvæv er 7,9 mol C pr. dag (Tabel 21.14) og er fremkommet ved en fedtsyntese på 37,0 og en lipolyse på 29,1 mol C pr. dag.

Tabel 21.10 *Simuleret næringsstofomsætning i PDV*

Proces	mol C/d	mol N/d
Acetat → CO_2	22,9	
Butyrat → ketonstof	44,9	
Glukose → endogent kulhydrat	5,9	
Glukose → glycerol-P	2,6	
Glukose → laktat	2,0	
Glukose → CO_2	3,4	
Fedtsyrer → endogent fedt	3,6	
Aminosyrer → endogent protein	22,4	5,9
	107,7	5,9

Tabel 21.11 *Simuleret næringsstofomsætning i leveren*

Proces	mol C/d	mol N/d
Propionat → glukose	54,9	
Propionat → CO_2	13,6	
Butyrat → CO_2	11,2	
Glycerol → glukose	1,7	
(Glycerol → glycerol-P	0,9)	
Laktat → glukose	12,8	
Fedtsyrer → acetat	1,3	
Fedtsyrer → ketonstof	2,5	
(Fedtsyrer → lipoprotein	14,8)	
Fedtsyrer → CO_2	1,2	
Aminosyrer → glukose	19,2	
Aminosyrer → CO_2	9,8	
Aminosyrer → urinstof		7,6
Nukleinsyrer → aminosyrer	10,2	2,2
Nukleinsyrer → urin	10,2	2,2
$^{+}NH_4/NH_3$ → urinstof		13,1
	148,6	25,1

Tabel 21.12 *Simuleret næringsstofomsætning i mælkekirtlen*

Proces	mol C/d	mol N/d
Acetat → fedtsyrer	25,3	
Acetat → CO_2	28,4	
Ketonstof → fedtsyrer	5,1	
Ketonstof → CO_2	19,0	
Glukose → laktose	50,5	
Glukose → glycerol-P	2,6	
Glukose → CO_2	13,0	
Glycerol → mælkefedt	5,2	
Fedtsyrer → mælkefedt	72,9	
Fedtsyrer → CO_2	4,7	
Aminosyrer → mælkeprotein	42,1	11,1
	268,8	11,1

Tabel 21.13 *Simuleret næringsstofomsætning i muskel- og bindevæv*

Proces	mol C/d	mol N/d
Acetat → CO_2	29,0	
Ketonstof → CO_2	4,1	
Glukose → laktat	10,8	
Glukose → CO_2	0,7	
Fedtsyrer → CO_2	6,3	
Aminosyrer → proteinaflejring	1,5	0,4
	52,4	0,4

Tabel 21.14 *Simuleret næringsstofomsætning i fedtvæv*

Proces	mol C/d
Acetat → fedtsyrer	24,2
Acetat → CO_2	18,5
Ketonstof → fedtsyrer	3,5
Ketonstof → CO_2	15,7
Glukose → glycerol-P	2,2
Glukose → CO_2	5,7
Glycerol → fedtaflejring	0,5
Fedtsyrer → fedtaflejring	7,4
	77,7

Den simulerede næringsstoffordøjelse og -omsætning resulterer i en produktion på 30 kg mælk pr. dag med 4,15 % fedt og 3,29 % protein samt en daglig tilvækst på 0,23 kg (Tabel 21.15). Tabel 21.16 og 21.17 viser et sammendrag af henholdsvis N-omsætning og energiomsætning simuleret med Karoline. Den totale varmeproduktion er beregnet som summen af det anaerobe og det aerobe varmetab, dvs. forgæringsvarmen i fordøjelseskanalen plus oxidationsvarmen i kroppen. Den termiske energi beregnes som det totale varmetab minus nettoenergi til vedligehold (se kapitel 19). Energitab i gødning, metan, urin og varmeproduktion udgør henholdsvis 27 %, 7 %, 4 % og 32 % af bruttoenergien (Tabel 21.17). Disse værdier er i overensstemmelse med eksperimentelle målinger (Holter et al., 1990; Gordon et al., 1995; Romo et al., 1996; Wilkerson et al., 1997; Sutton et al., 1998), men både energitabet i gødning og varmetabet ligger i den lave ende af variationsområdet for de observerede data. Dette tyder på, at Karoline er mere effektiv med hensyn til energiudnyttelse end en gennemsnitsko i virkelighedens verden – i hvert fald med den her valgte foderration. Den simulerede nettoenergi er 135,8 MJ svarende til 135,8/7,85 = 17,3 FE_K i reel energiværdi, idet 1 FE_K repræsenterer 3,14 x 2,5 = 7,85 MJ nettoenergi. Anvendes tabelværdier (Møller et al., 2000) for de enkelte fodermidler i rationen, beregnes energiværdien imidlertid til 18,9 FE_K, hvilket giver en simuleret fodereffektivitet på 100 x 17,3/18,9 = 91,5 %. Fodereffektiviteten ved det pågældende foderniveau, beregnet efter den officielle metode (Strudsholm et al., 1999), er 86,4 % ved 7500 kg EKM og 90,4 % ved 10000 kg EKM pr. år.

Tabel 21.15 *Simuleret mælkeydelse og tilvækst*

Produktion	mol C/d	mol N/d	kg/d	% i mælk
Laktose	50,52		1,441	4,80
Mælkefedt	78,14		1,246	4,15
Mælkeprotein	42,07	11,05	0,988	3,29
Mælk			30,02	
Energikorr. mælk			30,59	
Tilvækst	9,41	0,40	0,229	

Tabel 21.16 *Simuleret N-omsætning og N-balance*

	mol N/d	g N/d	%
N i foder	38,98	546	100,0
N i gødning	9,15	128	23,4
N i urin	18,38	257	47,1
N i mælk	11,05	155	28,4
N i tilvækst (N-balance)	0,40	6	1,1

Tabel 21.17 *Simuleret energiomsætning og energibalance*

	MJ/d	%
Bruttoenergi i foder	341,03	100,0
Energi i gødning	93,63	27,4
Fordøjelig energi [1)]	247,40	72,6
Energi i metan	24,50	7,2
Energi i urin	13,39	3,9
Omsættelig energi [2)]	209,51	61,5
Termisk energi	73,72	21,7
Nettoenergi i alt [3)]	135,79	39,8
Nettoenergi, vedligehold	33,86	9,9
Nettoenergi, produktion	101,93	29,9
Energi i mælk	96,04	28,2
Energi i tilvækst (energibalance)	5,89	1,7

1) Bruttoenergi - energi i gødning
2) Fordøjelig energi - energi i metan - energi i urin
3) Omsættelig energi - termisk energi.

21.6 Simulering af foderværdi

Foderværdi bestemt med traditionelle fodervurderingssystemer er baseret på foderets kemiske sammensætning samt fordøjeligheden af de enkelte kemiske fraktioner. Alle hidtil kendte systemer bygger på princippet om additivitet, hvilket vil sige, at værdien af en foderration bestemmes som summen af de enkelte fodermidlers værdi, og der tages ikke hensyn til vekselvirkninger ved næringsstoffernes fordøjelse og omsætning. Dette betyder, at et givet fodermiddel og dermed en given foderration har én og kun én foderværdi, som kan kaldes foderets *standardværdi*. I modsætning hertil er foderets *reelle* værdi et udtryk for de livsytringer (produktion), som køerne i en given situation kan præstere på det pågældende foder. Det har således kun mening at tale om den reelle værdi af enkeltfodermidler, hvis de f.eks. som græsmarksafgrøder kan anvendes som eneste foder i en ration. En given foderrations reelle værdi er i modsætning til standardværdien afhængig af foderniveau, dyrenes fysiologiske tilstand samt andre faktorer af betydning for fordøjelsen og de absorberede næringsstoffers udnyttelse. Den faldende foderudnyttelse ved stigende foderniveau (Danfær, 1983; Kristensen & Aaes, 1989) illustrerer forskellen mellem standardværdi og reel foderværdi. Det gælder her, at standardværdien kun er lig med den reelle værdi ved det foderniveau, hvor fodereffektiviteten er 100 %.

Da en given foderrations reelle værdi er ækvivalent med dyrenes opnåede livsytringer, kan den reelle værdi i virkeligheden først bestemmes, når foderet er anvendt, og dyrenes produktion er registreret. Men formålet med et vurderingssystem er naturligvis at kunne bestemme foderets værdi på forhånd. Der er derfor behov for at kunne forudsige køernes livsytringer ved fodring med for-

skellige rationer i forskellige situationer. Det bedst egnede redskab til et sådant formål er formentlig en mekanistisk simuleringsmodel som f.eks. Karoline.

Tabel 21.18 *Basisfoderration ved gradvis ombytning af ensilagetørstof med bygtørstof. Input til Karoline modellen*

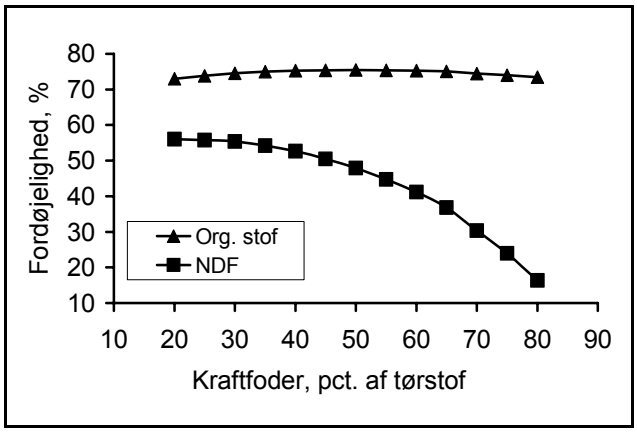
Fodermiddel	kg tørstof	FE_K	g AAT
Kløvergræsensilage	16,0	12,96	1072
Byg	3,0	3,36	294
Sojaskrå	1,0	1,41	230
I alt	20,0	17,73	1596

I det følgende er vist, hvorledes Karoline kan anvendes som et fodervurderingssystem til at bestemme den reelle energiværdi af rationer med forskelligt forhold mellem kraftfoder og grovfoder. Udgangspunktet er den i Tabel 21.18 viste foderration til en ko på 600 kg, 16 uger efter kælvning.

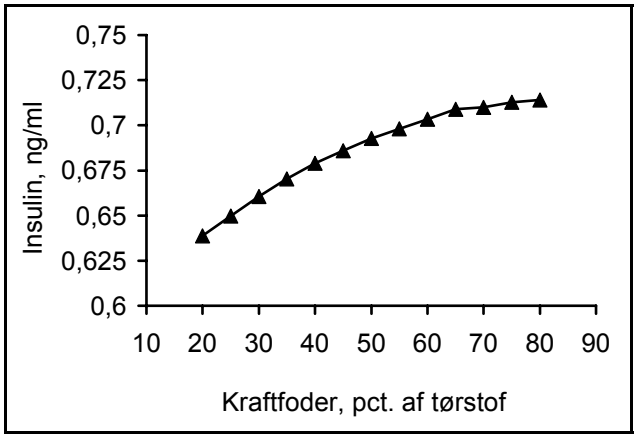
Foderets standardværdi er således 0,89 FE_K pr. kg tørstof. Den reelle energiværdi af denne ration er bestemt ved simulering med Karoline som:

(Nettoenergi til vedligehold + energi i mælk + energibalance)/(7,85 x 20) =
(35,89+92,54+2,02)/(7,85*20) = 0,83 FE_K pr. kg tørstof.

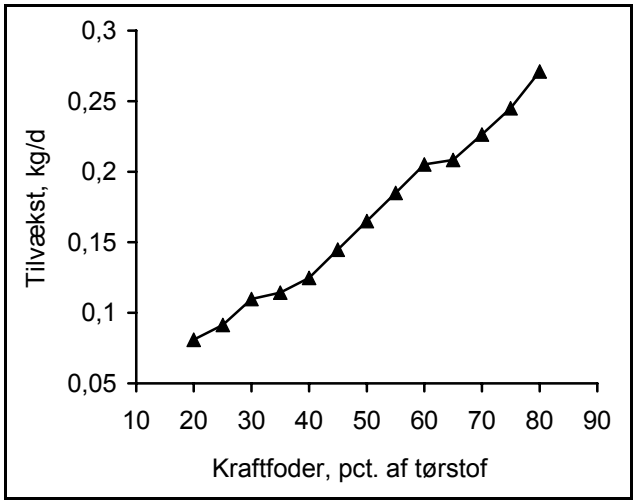
Forskellen mellem standardværdi og reel værdi skyldes, at der ved beregning af standardværdien ikke tages hensyn til fodernivеauets virkning på foderudnyttelsen. Den reelle energiværdi af at ombytte 1 kg ensilagetørstof med 1 kg tørstof i byg er herefter bestemt ved en række simuleringer, hvor rationens andel af kraftfoder øges fra 20 % til 80 % på tørstofbasis. Det forudsættes, at modelkoen er tilstrækkeligt højtydende til at kunne optage 20 kg tørstof pr. dag af disse rationer (se kapitel 8). Resultater af simuleringerne er præsenteret i Figur 21.6-21.10.



Figur 21.6 *Simuleret fordøjelighed i formaverne af organisk stof og NDF ved stigende indhold af kraftfoder i en foderration på 20 kg tørstof pr. dag.*



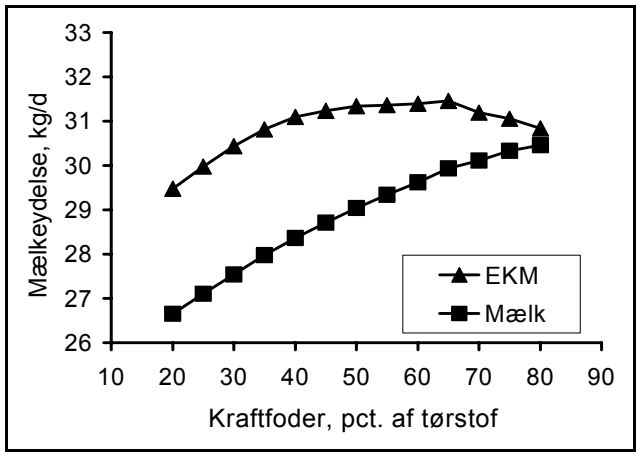
Figur 21.7 *Simuleret insulinkoncentration i blodet ved stigende indhold af kraftfoder i en foderration på 20 kg tørstof pr. dag.*



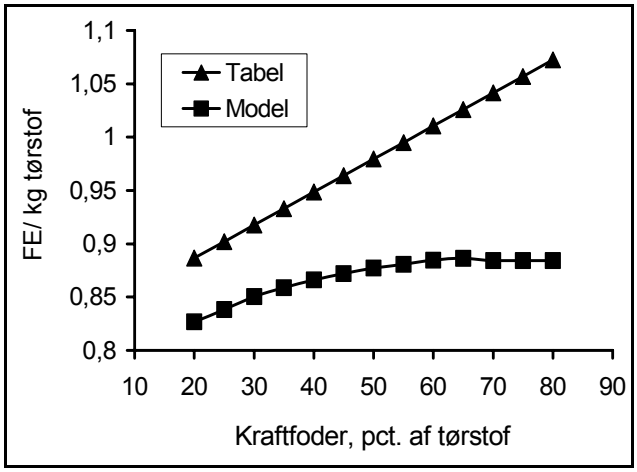
Figur 21.8 *Simuleret daglig tilvækst ved stigende indhold af kraftfoder i en foderration på 20 kg tørstof pr. dag.*

Det er omtalt i afsnit 21.4, hvorledes et øget indhold af stivelse nedsætter forgæringshastigheden af NDF i Karoline. Figur 21.6 viser, at fordøjeligheden af NDF i formaverne falder med stigende kraftfoderandel i foderet. Dette fald er særlig kraftigt, når kraftfoderandelen udgør mere end 65 %. Den faktiske fordøjelighed af organisk stof i formaverne er dels påvirket af, at fordøjeligheden er højere i byg end i græsensilage og dels af, at fordøjeligheden af NDF falder med stigende indhold af byg i rationen. Resultatet er en svagt stigende og derefter svagt faldende fordøjelighed af organisk stof (Figur 21.6). Med et øget stivelsesindhold i foderet stiger den simulerede produktion af propionat i formaverne og dermed forsyningen af glukogent substrat til leveren (se også kapitel 8, Tabel 8.5). Når glukoseproduktionen stiger i Karoline, øges den simulerede insulinkoncentration i blodet, hvilket påvirker fordelingen af næringsstoffer til fordel for kropsvævene på bekostning af mælkekirtlen. Figur 21.7 og 21.8 viser den simulerede stigning i henholdsvis insulinkoncentration og den daglige tilvækst, når kraftfoderandelen øges fra 20 til 80 %. Ydelsen af mælk og energikorrigeret mælk (EKM) stiger ligeledes, men stigningen er aftagende – særlig udtalt for EKM (Figur 21.9). Årsagen til, at EKM ydelsen øges mindre end mælkeydelsen og endda falder ved mere end 65 % kraftfoder, er en stærkt faldende fedtprocent i mælken. Disse simuleringsresultater, dvs. øget propionatproduktion i vommen, øget insulinkoncentration i blodplasma, større tilvækst, stigende mælkeydelse og faldende fedtprocent ved øget stivelsesindhold i foderet, bekræftes af eksperimentelle data (Bauman et al., 1971; Sutton et al., 1982).

Energiværdierne (FE_K pr. kg tørstof) af de 13 foderrationer er vist i Figur 21.10, dels tabelværdierne (=standardværdierne) og dels de simulerede, reelle værdier. Da FE_K-systemet forudsætter additivitet ved beregning af foderværdi, er forskellen mellem standardværdi af byg og græsensilage konstant 0,31 FE_K pr. kg tørstof. Den tilsvarende forskel i reel energiværdi er imidlertid ikke konstant, men afhænger, som det fremgår af Figur 21.10, af foderrationens indhold af byg. Forskellen i reel energiværdi af byg og græsensilage er 0,28; 0,24; 0,12 og 0 FE_K pr. kg tørstof ved henholdsvis 20, 40, 60 og 80 % kraftfodertørstof i rationen.



Figur 21.9 *Simuleret daglig ydelse af mælk og energikorrigeret mælk (EKM) ved stigende indhold af kraftfoder i en foderration på 20 kg tørstof pr. dag.*



Figur 21.10 *Standard energiværdi (Tabel, Møller et al., 2000) og simuleret reel energiværdi (Model) ved stigende indhold af kraftfoder i en foderration på 20 kg tørstof pr. dag.*

21.7 Afslutning

Dette kapitel har omhandlet principper for og anvendelse af matematisk simulering af næringsstoffordøjelse og -omsætning hos malkekøer med særlig vægt på en beskrivelse af modellen Karoline. Denne model er dynamisk, overvejende mekanistisk og udviklet i et fællesnordisk forskningsprojekt støttet af NKJ. Modellens anvendelsesmuligheder dels i forskning og undervisning og dels som redskab i rådgivningen er illustreret ved simuleringseksempler. Et eksempel beskriver kvantitativt strømmen af næringsstoffer og energi fra foder til produkter, dvs. næringsstoffernes fordøjelse og absorption samt omsætning og udnyttelse i koens forskellige væv og organer. Et andet eksempel viser et nyt princip for fodervurdering til malkekøer, idet modellen er brugt til at bestemme den reelle værdi af forskellige foderrationer, hvor værdien er beregnet ud fra de simulerede livsytringer. Perspektivet for denne anvendelse af simuleringsmodeller er udvikling af nye fodervurderingssystemer, som i langt højere grad end traditionelle, empiriske systemer kan baseres på biologiske sammenhænge.

21.8 Referencer

Annison, E.F. 1976. Energy utilisation in the body. In: Swan, H. & Broster, W.H. (eds.). Principles of Cattle Production. Butterworths, London, 169-199.

Balch, D.A. 1958. An estimate of the weights of volatile fatty acids produced in the rumen of lactating cows on the diet of hay and concentrates. Brit. J. Nutr. 12, 18-24.

Baldwin, R.L., France, J., Beever, D.E., Gill. M. & Thornley, J.H.M. 1987c. Metabolism of the lactating cow. III. Properties of mechanistic models suitable for evaluation of energetic relationships and factors involved in the partition of nutrients. J. Dairy Res. 54, 133-145.

Baldwin, R.L., France, J. & Gill, M. 1987a. Metabolism of the lactating cow. I. Animal elements of a mechanistic model. J. Dairy Res. 54, 77-105.

Baldwin, R.L., Thornley, J.H.M. & Beever, D.E. 1987b. Metabolism of the lactating cow. II. Digestive elements of a mechanistic model. J. Dairy Res. 54, 107-131.

Bauman, D.E., Davis, C.L. & Bucholtz, H.F. 1971. Propionate production in the rumen of cows fed either a control or high-grain, low-fiber diet. J. Dairy Sci. 54, 1282-1287.

Brockman, R.P. & Laarveld, B. 1985. Effects of insulin on net hepatic metabolism of acetate and β-hydroxybutyrate in sheep (Ovies Aries). Comp. Biochem. Physiol. 81A, 255-257.

Cant, J.P. & McBride, B.W. 1995. Mathematical analysis of the relationship between blood flow and uptake of nutrients in the mammary glands of a lactating cow. J. Dairy Res. 62, 405-422.

Chandaravitoon, V. & Riis, P.M. 1971. VFA production rate in the rumen of sheep fed grass pellets and grass wafers with and without hay. Act. Agric. Scand. 21, 177-182.

Cherepanov, G.G., Danfær, A. & Cant, J.P. 2000. Simulation analysis of substrate utilization in the mammary gland of lactating cows. J. Dairy Res. 67, 171-188.

Chilibroste, P., Aguilar, C. & Garcia, F. 1993. Prediction of intake of dry matter in cattle from ruminal behaviour and neutral detergent fibre content of feeds. Ciencia e Investigacion Agraria 20:1, 61-71.

Danfær, A. 1983. Energiværdien af malkekøers foder falder med stigende foderoptagelse. Ugeskrift for Jordbrug nr. 27, 515-519.

Danfær, A. 1990. A Dynamic Model of Nutrient Digestion and Metabolism in Lactating Dairy cows. 671. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, Foulum. Dissertation (Dr. agro.), The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, 511 pp.

Danfær, A. 1994. Nutrient metabolism and utilization in the liver. Livest. Prod. Sci. 39, 115-127.

Danfaer, A. 1999. Nutrient flow across the liver in dairy cows. Proc. Soc. Nutr. Physiol. 8, 13-25.

Danfær, A., Tetens, V. & Agergaard, N. 1995. Review and an experimental study on the physiological and quantitative aspects of gluconeogenesis in lactating ruminants. Comp. Biochem. Physiol. 111B, 201-210.

Dijkstra, J., France, J., Dhanoa, M.S., Maas, J.A., Hanigan, M.D., Rook, A.J. & Beever, D.E. 1997. A model to describe growth patterns of the mammary gland during pregnancy and lactation. J. Dairy Sci. 80, 2340-2354.

Dijkstra, J., Neal, H.D.St.C., Beever, D.E. & France, J. 1992. Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: Model description. J. Nutr. 122, 2239-2256.

Elliot, J.M. 1976. The glucose economy of the lactating dairy cow. In: Proc. Cornell Nutr. Conf. Feed Manufact., 59-66.

Esdale, W.J., Broderick, G.A. & Satter, L.D. 1968. Measurement of ruminal volatile fatty acid production from alfalfa hay or corn silage rations using a continuous infusion isotope dilution technique. J. Dairy Sci. 51, 1823-1830.

Etherton, T.D. & Evock, C.M. 1986. Stimulation of lipogenesis in bovine adipose tissue by insulin and insulin-like growth factor. J. Anim. Sci. 62, 357-362.

Fisher, D.S. 1996. Modelling ruminant feed intake with protein, chemostatic, and distention feedbacks. J. Anim. Sci. 74, 3076-3081.

Fox, D.G., Sniffen, C.J., O'Connor, J.D., Russell, J.B. & Van Soest, P.J. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: III. Cattle requirements and diet adequacy. J. Anim. Sci. 70, 3578-3596.

France, J. & Thornley, J.H.M. 1984. Mathematical Models in Agriculture. Butterworths, London, 335 pp.

Freetly, H.C., Knapp, J.R., Calvert, C.C. & Baldwin, R.L. 1993. Development of a mechanistic model of liver metabolism in the lactating cow. Agric. Syst. 41, 157-195.

Gordon, F.J., Porter, M.G., Mayne, C.S., Unsworth, E.F. & Kilpatrick, D.J. 1995. Effect of forage digestibility and type of concentrate on nutrient utilization by lactating dairy cattle. J. Dairy Res. 62, 15-27.

Hanigan, M.D. & Baldwin, R.L. 1994. A mechanistic model of mammary gland metabolism in the lactating cow. Agric. Syst. 45, 369-419.

Haystead, A.J. & Hardie, D.G. 1986. Both insulin and epidermal growth factor stimulate lipogenesis and acetyl-CoA carboxylase activity in isolated adipocytes. Biochem. J. 234, 279-284.

Holter, J.B., Slotnick, M.J., Hayes, H.H., Bozak, C.K., Urban, Jr., W.E., & McGilliard, M.L. 1990. Effect of prepartum dietary energy on condition score, postpartum energy, nitrogen partitions, and lactation production responses. J. Dairy Sci. 73, 3502-3511.

Huhtanen, P. 2002, personlig meddelelse.

Ingvartsen, K.L. 1994. Models of voluntary food intake in cattle. Livest. Prod. Sci. 39, 19-38.

Kaufmann, W. 1979. Zur Eiweissverdauung bei Wiederkäuern im Hinblick auf die faktorielle Berechnung des Eiweissbedarfes. Z. Tierphysiol., Tierernähr. u. Futtermittelkde. 42, 326-333.

Kebreab, E., France, J., Mills, J.A.N., Allison, R. & Dijkstra, J. 2002. A dynamic model of N metabolism in the lactating dairy cow and an assessment of impact of N excretion on the environment. J. Anim. Sci. 80, 248-259.

Kristensen, N.B., Danfær, A. & Agergaard, N. 1998. Absorption and metabolism of short-chain fatty acids in ruminants. Arch. Anim. Nutr. 51, 165-175.

Kristensen, V.F. & Aaes, O. 1989. Foderniveauets betydning for fodereffektiviteten. I: Østergaard, V. & Neimann-Sørensen, A. (red.). Grundlag for valg af avlsmål og tilhørende produktionssystem i mælkeproduktionen. 660. Beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, Foulum, 10-44.

Kronfeld, D.S. & Van Soest, P.J. 1976. Carbohydrate nutrition. In: Rechcigl, Jr., M. (ed.). Comp. Anim. Nutr., vol.1. Carbohydrates, Lipids and Accessory Growth Factors. S. Karger AG, Basel, 23-73.

Lemosquet, S. & Faverdin, P. 2001. A dynamic model to analyse intravenous glucose and insulin tolerance tests performed on dairy cows. Brit. J. Nutr. 86, 359-369.

Lescoat, P. 1996. Mise en place d'un modele mecaniste des flux d'acides amines chez le ruminant latier. These. Institut National Agronomique, Paris-Grignon, 250 pp.

Maas, J.A., France, J. & McBride, B.W. 1997. Model of milk protein synthesis. A mechanistic model of milk protein synthesis in the lactating bovine mammary gland. J. theor. Biol. 187, 363-378.

McNamara, J.P. & Baldwin, R.L. 2000. Estimation of parameters describing lipid metabolism in lactation: challenge of existing knowledge described in a model of metabolism. J. Dairy Sci. 83, 128-143.

Mertens, D.R. 1987. Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. J. Anim. Sci. 64, 1548-1558.

Mills, J.A.N., Dijkstra, J., Bannink, A., Cammell, S.B., Kebreab, E. & France, J. 2001. A mechanistic model of whole-tract digestion and methanogenesis in the lactating dairy cow: Model development, evaluation, and application. J. Anim. Sci. 79, 1584-1597.

Møller, J., Thøgersen, R., Kjeldsen, A.M., Weisbjerg, M.R., Søegaard, K., Hvelplund, T. & Børsting, C.F. 2000. Fodermiddeltabel. Rapport nr. 91, Landbrugets Rådgivningscenter, 52 pp.

Neal, H.D.St.C., Dijkstra, J. & Gill, M. 1992. Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: Model evaluation. J. Nutr. 122, 2257-2272.

Neal, H.D.St.C. & Thornley, J.H.M. 1983. The lactation curve in cattle: a mathematical model of the mammary gland. J. agric. Sci. (Camb.) 101, 389-400.

O'Connor, J.D., Sniffen, C.J., Fox, D.G. & Chalupa, W. 1993. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: IV. Predicting amino acid adequacy. J. Anim. Sci. 71, 1298-1311.

Petruzzi, H. & Danfær, A. 2003. A dynamic model of feed intake regulation in dairy cows. Model description. Submitted to J. Anim. Feed Sci.

Petruzzi, H., Danfær. A. & Nørgaard, P. 2002. A dynamic simulation model of nutrient digestion in the rumen of dairy cows. J. Anim. Feed Sci. 11, 357-397.

Pitt. R.E. & Pell, A.N. 1997. Modelling ruminal pH fluctuations: Interactions between meal frequency and digestion rate. J. Dairy Sci. 80, 2429-2441.

Powersim 1996. Powersim 2.5 Reference manual. Powersim Press, Norway.

Robinson, P.H., Tamminga, S. & van Vuuren, A.M. 1987a. Influence of declining level of feed intake and varying the proportion of starch in the concentrate on milk production and whole tract digestibility in dairy cows. Livest. Prod. Sci. 17, 19-35.

Robinson, P.H., Tamminga, S. & van Vuuren, A.M. 1987b. Influence of declining level of feed intake and varying the proportion of starch in the concentrate on rumen ingesta quantity, composition and kinetics of ingesta turnover in dairy cows. Livest. Prod. Sci. 17, 37-62.

Romo, G.A., Casper, D.P., Erdman, R.A. & Teter, B.B. 1996. Abomasal infusion of cis or trans fatty acid isomers and energy metabolism of lactating dairy cows. J. Dairy Sci. 79, 2005-2015.

Russell, J.B., O'Connor, J.D., Fox, D.G., Van Soest, P.J. & Sniffen, C.J. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: I. Ruminal fermentation. J. Anim. Sci. 70, 3551-3561.

Sauvant, D. & Phocas, F. 1992. A mechanistic model to simulate the long term regulation of the dairy cow nutrition. J. Dairy Sci. 75, supplement 1, 168.

Simonsen, U. 2002. En dynamisk model af levermetabolismen i den lakterende ko. M.Sc. speciale, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. 74 pp + appendikser.

Smith, G.H. 1971. Glucose metabolism in the ruminant. Proc. Nutr. Soc. 30, 265-272.

Smith, R.H., Salter, D.N., Sutton, J.D. & McAllan, A.B. 1975. Synthesis and digestion of microbial nitrogen compounds and VFA production by the bovine. In: Tracer studies on non-protein nitrogen for ruminants II. International Atomic Energy Agency, Vienna, 81-93.

Sniffen, C.J., O'Connor, J.D., Van Soest, P.J., Fox, D.G. & Russell, J.B. 1992. A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. J. Anim. Sci. 70, 3562-3577.

Stern, M.D. & Hoover, W.H. 1979. Methods for determining and factors affecting rumen microbial protein synthesis: A review. J. Anim. Sci. 49, 1590-1603.

St-Pierre, N.R. 2001. Invited review: Integrating quantitative findings from multiple studies using mixed model methodology. J. Dairy Sci. 84, 741-755.

Strudsholm, F., Aaes, O., Madsen, J., Kristensen, V.F., Andersen, H.R., Hvelplund, T. & Østergaard, S. 1999. Danske fodernormer til kvæg. Rapport nr. 84, Landbrugets Rådgivningscenter, 47 pp.

Sutton, J.D. 1972. In vivo measurement of energy supply and protein synthesis in the rumen. In: Tracer studies on non-protein nitrogen for ruminants. International Atomic Energy Agency, Vienna, 35-42.

Sutton, J.D., Cammell, S.B., Beever, D.E., Humphries, D.J. & Phipps, R.H. 1998. Energy and nitrogen balance of lactating dairy cows given mixtures of urea-treated whole-crop wheat and grass silage. Anim. Sci. 67, 203-212.

Sutton, J.D., Hart, I.C. & Broster, W.H. 1982. The effect of feeding frequency on energy metabolism in milking cows given low-roughage diets. In: Ekern, A. & Sundstøl, F. (eds.). Energy Metabolism of Farm Animals. Proc. 9th EAAP symp., EAAP Publ. No. 29, The Agricultural University of Norway, Aas, 26-29.

Sveinbjörnsson, J. 2003, personlig meddelelse.

Thornley, J.H.M. & France, J. 1984. Role of modelling in animal production research and extension work. In: Baldwin, R.L. & Bywater, A.C. (eds.). Modelling Ruminant Digestion and Metabolism. Proc. Second Internat. Workshop, Univ. of California, Davis, 4-9.

Udén, P. 2003, personlig meddelelse.

Van Soest, P.J., France, J. & Siddons, R.C. 1992. On the steady-state turnover of compartments in the ruminant gastrointestinal tract. J. theor. Biol. 159, 135-145.

Vermorel, M. 1978. Feed evaluation for ruminants. II. The new energy systems proposed in France. Livest. Prod. Sci. 5, 347-365.

Vernon, R.G. 1992. Control of lipogenesis and lipolysis. In: Buttery, P.J., Boorman, K.N. & Lindsay, D.B. (eds.). The Control of Fat and Lean Deposition. Butterworth-Heinemann Ltd., Oxford, 59-81.

Waldo, D.R: & Jorgensen, N.A. 1981. Forages for high animal production: Nutritional factors and effects of conservation. J. Dairy Sci. 64, 1207-1229.

Wilkerson, V.A., Glenn, B.P. & McLeod, K.R. 1997. Energy and nitrogen balance in lactating cows fed diets containing dry or high moisture corn in either rolled or ground form. J. Dairy Sci. 80, 2487-2496.

Yang, Y.T. & Baldwin, R.L. 1973. Preparation and metabolism of isolated cells from bovine adipose tissue. J. Dairy Sci. 56, 350-365.

22. Indeks

β-glukaner 70;240
β-hydroxybutyrat (se 3-hydroxybutyrat)
β-oxidation 172;396;405;456
1. ordens kinetik 80;257;268
3-hydroxybutyrat
391;395;403;405;410;428;448;455;616
3-OH-butyrat (se 3-hydroxybutyrat)
4-hydroxyprolin.....385

AAT..... 7;234;250;286;587;588
AAT-Lys 594;595
AAT-PBV-systemet 267;584;593;599
Absorption.....391;394
Absorptionsmekanismen for SCFA
.....392;394
Acetat (eddikesyre)
.....30;53;180;212;216;219;221;
233;391;395;396;403;405;410;424;447;
615;617;620
Ad libitum..... 6;120;121;148;151
ADF 5;49;71;76;122;136;493
Affinitetskonstant 607
Afgiftning 25;64;95;99;101;105
Afgrødekvalitet..... 40;45;48;53
Aflatoksin
....25;64;88;90;97;102;105;109;112;114
Akutfase responset 187
Alder..... 27;150;161;516;523
Aldersafhængig passage.....260
Alkaloider. 89;91;98;101;104;106;113;285
Allantoin.....298
Allometrisk.....465;484
Aluminium.....333;367
Alveoler 466
Aminer..... 74;182;285;584
Aminosyreindhold i unedbrudt protein 589
Aminosyrer
7;23;26;29;61;70;81;151;170;283;287;
295;300;303;307;397;398;399;400;407;
426;439;448;455;586;592;593;598;612;
623;
Ammoniak
21;26;57;62;102;170;182;213;283;286;
287;296;307;584
Anaerobe sporer.....66;90;97;111;115
Analyser på foder.....71;73;88;110
Animalsk fedt..... 314
Antallet af drøvtygninger..... 124
Antitrypsin 25;63;91;108
APL (partikellængde) 494
Apoptosis 469;476
Appetit 148;150
Arsen..... 333;367
Associative effekter 266
ATP
. 23;172;212;233;347;383;409;430;447;
455;611
A-vitamin (se retinol, vitaminer)

Bakterier
21;41;55;63;81;90;99;102;104;109;112;
212;223;227;246;252;266;287;295;321;
328;353;397;536;591;599
Belægningsgrad 150;184;543
Beregning af FEmax og Ku 543
Billedbehandling..... 129;492;504
Biotilgængelighed..... 378;384
Bladmave 16;121;161;166;227;263;348
Bladmavekanalen..... 17
Bly..... 333;367
Boli.....123;132;136;141;490
Bomuldsfrø 92
Bor 333;367
Bovidae 12;21
Butyrat (smørsyre)
19;21;26;29;55;73;99;168;182;212;224;
226;230;233;391;393;394;396;397;403;
405;410;424;440;447;454;611;620
B-vitaminer... 26;70;224;285;376;378;379
Bælgplanter.....41;101;533;550;552
Bøffel 13;16;21

CAB (Kation-anionbalancen) 229;235;368
Calciferol (se vitamin D)
Calcitonin..... 342;344
Carboxylesterase..... 379
Celleindholdsstof..... 614
Cellevægskulhydraterne .240;244;251;273

Cellulose
.... 22;43;70;72;75;76;214;225;240;251;257;266;322;360
Centralnervesystemet (CNS). 105;153;161
Cholecystokinin (CCK).....173
CLA, conjugated linoleic acid.....319
Concentrate selectors.....17
Corpus luteum (det gule legeme) 380
Corticotropin-releasing faktor (CRF) 158;177
Cyanider 93;103;107
Cytokiner..... 148;152;187;188;355

Daglig tyggetid.....129;139
Daglængde..... 150;187;541
DCAD (se CAB)
De novo syntesen af fedtsyrer 396;406;430;448
Deponering af mineraler og vitaminer 335;337;341;343;379
Deterministisk model 606
Diaminopimelinsyre (DAPA) 298;588
Differentialligninger.....606
Dioxiner.....97
Disakkarider ..44;55;240;244;246;268;577
DNA ...298;307;347;400;431;438;468;473
DNDF (fordøjeligt NDF) 240;253;257;266;268
Drægtighed..... 150;516;541
Drægtighedsperioden 28;464;476;484;527;541
Drøvtygning
2;17;101;121;123;129;132;134;138;142;160;186;226;231;252;262;273;348;490;497;499;500;504;532
Drøvtygningsperiode..... 122;126;129;132
Drøvtygningstid
.120;125;129;140;142;492;499;500;503
D-vitamin (se vitaminer)
Dynamisk model 606;609

Eddikesyre (se acetat).....
Effektive fibre 497
$EFOS_{kvæg}$.....78;572
EGF- (epidermal growth factor).....472
Elektrolytter..... 169;332;334;343;351
Empirisk model..... 606
Endogent protein
. 81;283;285;287;298;302;307;399;588;613;624
Endokrine system..... 421;438
Energibalance
4;29;121;129;148;157;175;314;407;426;441;446;523;569;609;617;618;627
Energiforbrug…….
152;155;335;390;436;444;450;455;569;615
Energiindhold
..... 229;314;552;566;568;573;577;618
Energikoncentration.141;148;476;549;576
Energiomsætning
213;222;347;390;395;404;407;444;518;568;611;626;627
Energivurdering 71;327;566;580
Energiværdien
..... 518;532;566;570;572;575;626
Ensilage.....53;99;535;549
Ensilagens fyldeværdi..... 533
Ensileringsmidler 57
Ensileringsprocessen..... 55;65
Epitelieceptorer i vommen..... 169
Ernæringsbetingede sygdomme..... 32
E-vitamin (se Vitamin E)
Extra-parenkymale væv 465

Fedningsgrad (foderoptagelse) 179
Fedtkilder.....314;317;323;328;478
Fedtopløselige vitaminer 376;377;378
Fedtsyrer, langkædede 75;93;267;314;396;424;477;612
Fedtsyresammensætning..... 314
Feedback-signaler (foderoptagelse)..... 167
FEmax.....516;537;541;543;552
Fermenteret omsættelig energi 597
Fermenteret organisk stof 597
F-faktor 497;501
Fiberindhold
33;127;137;165;226;492;499;500;503;504;567
Fibre..... 49
Findelingsgrad 166;288;546
Finsnitning 496

Fluor 367
Flygtige fedtsyrer (se SCFA)
Foderanalyse (se kemisk sammensætning)
Fodereffektivitet 3;88;100;104;491;626
Foderenheder kvæg (FE_k).....571;580
Foderets palatabilitet 154;180;189
Fodermiddelvurdering 73;78;81;83;251;266;500;570
Fodermidler 39
Foderniveau 77;81;131;136;178;221;251;262;266; 267;275;297;319;405;421;472;484;499; 500;517;520;522;536;539;574;575;580; 590;595;612;626;627
Foderoptagelse . 3;5;6;7;22;28;88;100;105;120;121;132
Foderoptagelseskapacitet (Kk, Ku) 133;514;521;537;543;556
Foderoptagelsesmodeller.....512
Foderoptagelsesregulering 149;152;156;160;172
Foderpartikler 490;497
Foderpræferencer 180
Foderstofforurening.....90
Foderstruktur 492;504
Fodervurdering 3;7;70;585;630
Fodringsfrekvens 123;150;185
Fodringsprincip 149;516;536
Fordøjede kulhydrater 587;597
Fordøjelig energi 566;618
Fordøjelighed..... 4;70;76
Fordøjelighed af protein 301
Fordøjelighed af NDF 53;257;273;321;606;629
Fordøjelighedsforsøg 5;70;253;566;568;571;584;591
Fordøjeligt råprotein..... 81;572;584;586
Fordøjelsesmodel 610
Forgæring 212
Forgæringskvalitet (se gæringskvalitet)
Forgæringsmønster.....219
Formalet foder 500;547
Formaveforgærer.....22
Formaver 7;12;16;212;366;397;399;608;609;610; 621
Formavernes kapacitet 160
Formavernes udvikling 20;161
Fortørring af græs 54
Fosfor 334;347
Fotoperiode 541;543
Frie fedtsyrer i blodet…... …. 325;425;616
Fruktaner..... 44;241
Fyldeenheder (fyldefaktorer) 5;14;148;520;524;536;537;551;556
Fyldesystemer 514
Fyldeværdien 515;532;548;553
Fysisk form 123;136;166;491;546
Fysiske begrænsning af foderoptagelsen 155;161;165;167;515;521
Fysisk regulering af foderoptagelsen 149;152;521
Fytinsyre 93;96;103;107;115;339
Fytoøstrogener 90;92;103;107;113;115
Fældning af protein eller mineraler 285;341
Fødenicher 21

Galanin og galanin-lignende peptid (GALP) 158
Galdesalte..... 324;379
Galdesyrer..... 286;324
Gasproduktion 78;105;264
Giftige frø 89
Glukagon..... 156;173;407;439
Glukoneogenesen26;385;405;409;434;440
Glukose 170;241;246;403;410;422;430;447;450; 455;615;621
Glukosinolater..... 90;95;107
Glycerol 171;401;403;447;623
Glykolysen 214
Goldperioden 177;345;434;444;464;531
Gossypol 90;92;107;113
GPL (partikellængde) 494;502
Grovfoder 5;23;25;29;40;41;65;71;73;77;81;85;98; 132;221;233;256;490;492;547;553;558; 596
Grovfodertype.....221;548;553;554
Grundstoffer (elementer) 332
Gruppefodring..... 149;185

Græs
6;12;21;33;40;44;58;61;91;98;115;122;
244;291;547;578;591
Græsensilage 532
Gæringskvalitet 59;546;552

Halm 40;61;94;122;501;535;585
Hastighedskonstanter
…….71;240;245;254;288;612
Hastighedsvariabler.....606
Hedonistisk adfærd..... 149;154;180
Heldyrsmodel 604;610
Helsæd..... 45;291;377
Helsædsensilage 291;315;551
Hemicellulose
22;43;70;71;75;76;94;214;240;244;251
Hestebønner..... 242;535;537
Homeorhetisk tilpasning 149;421;446
Homeostase 341;358;421;438
Hormonelle signaler 172
Humorale stimuli.....152;156
Hydrogenering.....318;323
Hydrolyse
75;78;95;109;240;245;246;254;317;318;
323;338;348;397;402;406;425;449
Hydroxyapatit.....343
Hypertyggeaktivitet.....131
Hypotalamus..... 152;155;160;177;189;441
Højtydende kos dilemma.....30

IGF- (insulin-like growth factor).....472
IGF bindingsproteiner 472
IGF-1 ..... 407;439;455;481;484
Ikke-protein-kvælstof (NPN) 285;397;584
Immunsystemet (foderoptagelse) 187
In situ..... 79;81;85;276;287
In vitro 77;82;83
In vivo fordøjelighed.....76
INDF (ufordøjeligt NDF)
.....231;240;253;257;270;275
Indikator-parametre for mineralstatus..336
Individuel fodertildeling.....149
Individuelle aminosyrer..... 294;593;599
Infektioner (foderoptagelse).....154;187
Inhibitorer..... 90;103;107;339;367;394
Initial ædehastighed.....122
Insulin 156;174;439;455;456;616
Intercyklus-tid ved drøvtygning 125
Interleukin-1β 187
Interleukin-6..... 187
Intralipid infusion 171
Ioniseret kalcium i blodet 346
Isocitrat 436
Isocitratcyklus..... 453
Iterationsinterval (modeller) 608;610

Jern.....317;332;341;343;384
Jod.....98;101;109;363
Jodtal.....314;317;321

Kadmium 341;367
Kalcium
... 22;28;134;323;332;333;335;341;343;
382
Kalciumsæber 75;319
Kalium
. 22;134;169;332;334;335;338;343; 383
Karotin (se retinol)
Kartoffelpulp..... 546;559
Kasein 20;29;301;349;408
Katekolaminer..... 439
Kemisk sammensætning ... 73;150;574;611
Ketonstoffer
..... 30;95;171;394;406;407;428;615
Kk (se foderoptagelseskapacitet)
Klima 21;46;48;61;65
Klor 351
Kløvergræs.....40;274;291;377;592
Knogleomsætningen 343
Kobber 341;356
Kobolt 360
Kompensatorisk foderoptagelse..... 539
Konservering
... 40;53;62;65;99;112;377;534;548;560
Korn 33;40;47;62;97;233;290;377
Kortisol 177;444;471
Kortkædede fedtsyrer (se SCFA)
Kraftfoder..... 40;492
Krom 258;332;367
Kropsdepoter 4;17;21;30;157;160;177;343
Kropsreserver.....149;154;177;189;343
Ku (se foderoptagelseskapacitet)

Kuldestress 186
Kulhydrater
. 23;25;41;51;57;71;75;94;101;151;166;
183;212;225;240;244;257;266;267;283;
295;321;334;350;384;402;546;574;587;
597;611;620
Kviksølv 367
Kæbebevægelser.....4;127
Kønnets indflydelse på Ku 540
Kønshormoner..... 176;445;471
Kønsmodenhed.....465;473

Laktat
....32;53;135;182;216;222;223;240;403;
410;433;447;623
Laktationscyklus..... 27;438;464;527
Lectiner..... 90;93;103;105;113
Leptin..... 156;175;178;188;444;457;483
Leveren
103;342;362;390;404;405;406;407;409;
411;615;623
Lignin 43;76;92;101;107;244;254
Linamarin 93;107
Lipaser..... 318;323;328;379;406;425;439
Lipogenese.....434;616
Lipolyse..... 318;426;439;446;617;624
Lipoprotein
.....400;406;407;409;425;439;615;624
Listeria..... 90;108;115
Litium 367
Løben
17;32;63;82;121;164;166;169;263;286;
301;320;339;349;593
Løsdrift (foderoptagelse)..... 150;531;543

Magnesium 350
Majs.....25;41;56;64;79;94;97;242;246;
380;500;535;537;552
Mangan.....362
Markører
.....4;49;77;231;258;261;298;307;493
Massevirkningskinetik
....259;267;607;609;611
Mave-tarmpeptider 172
Mekanistisk model 599;605
Mekanoreceptorer..... 152;155;164
Metalloenzymer 334
Metallotionein..... 341;355
Metan 23;26;222;224;233;403;620
Metylcellulose..... 164
Miceller..... 324;430
Mikrobiel aminosyresyntese.. 299;591;598
Mikrobiel forurening 292
Mikrobiel proteinsyntese
. 26;250;282;287;295;301;307;322;397;
587;590;593;599;620
Mikroflora..... 221;376
Minimal grovfoderandel 491
Mobile nylonposeteknik ... 82;303;308;590
Mobilisering..... 31;154;456
Molybdæn 359
Monosakkarider 51;240;245;246
Muskeldegeneration..... 381
Mykotoksiner (se svampetoksiner)
Myosinase 93;115
Mælkebestanddele 29;420;428;615
Mælkefeber 32;346;351;368;382;383
Mælkegange..... 465
Mælkesyre (se laktat)
Mætningskinetik 607;609;613
Måltid..... 149;151

Na/K-pumpen 352
Natrium 27;134;332;351
NDF .....
. 5;17;24;49;70;75;78;122;129;132;165;
240;244;251;257;321;492;493;500;501;
502;513;533;606;611;628
Nedbrydningshastighed
..... 130;163;166;247;254;268;296
Nedbrydningsprofil.....79;150;166;290
Nervøse stimuli 152
Netmave 17;23;161;229;263
Nettoenergi.....566;577;618;627
Neuroendokrine mekanismer. 152;188;543
Neuropeptid Y 156
Nikkel.....316;333;367
NIR..... 80;83
Nitrat 60;90;93;97;103
Nylonposemetoden 249
Næringsstofbehov 3;25;151;170

Næringsstofforsyning
3;21;27;33;88;91;100;170;213;233;411;
438;446;454;464

Oligosakkarider 241
Omsættelig energi (ME)
..... 30;409;547;566;575;618
Optimal grovfoderandel 491
Orexin A og B 157
Ornitincyklus 409
Osmotiske tryk .....
55;134;212;227;297;334;352
Osteomalaci 382
Ovariektomi 176
Oxidativ destruktion 380

Palatabilitet 149;150
Parakeratose 355
Paratyroideahormon (se PTH)
Parenkym 48;465;474;484
Partikelstørrelse
..62;122;123;129;150;161;165;254;262;
334;491;492;499;500;502;513;515;534
Partikeltab 288
Passagehastighed
24;79;80;81;150;163;165;186;231;233;
245;256;257;266;267;275;287;297;339;
532;595;599;609;611
Passagekinetik 249;257;275
PBV
4;32;71;74;81;85;170;234;267;286;299;
301;584;586;589;591;592;594;596;598;
599;621
Pektiner..... 70;242;244
Pelletering.....63
PeNDF 492;500;502;504
Pentosefosfatcyklus 449;616
Pentosefosfatvejen.....430;438
Peptidbundne aminosyrer..... 398;400;408
Portåredrænede væv
.....390;391;400;403;407;411;610
Potentiel foderoptagelse 149
Potentielt næringsstofbehov 189
Primære smagsindtryk.....180
Produktion af SCFA 233
Progesteron..... 156;177;380;471
Programmeret celledød..... 443;469
Prolaktin..... 471
Propionat (propionsyre)
21;26;62;164;168;181;212;224;226;233;
323;360;385;393;395;396;397;403;405;
407;410;440;611;620;629
Proteaseinhibitorer.....93;96;103;107
Protein
26;29;65;71;170;245;283;287;435;447;
619
Proteinnedbrydningsgrad
.....81;83;287;589;595;
Proteinomsætning 307;408;433;584;587
Proteinsyntese i vævene
4;23;350;407;426;430;440;449;467;610;
624
Proteolyse.....385;430;445;451;455;624
Protozoer
. 21;212;223;226;231;246;252;287;295;
321;338;397
PTH..... 342;344;382
Pubertetsperioden 473
Pull effekt..... 423
Push effekt 423

Raps 48;92;275;290
Recirkulering 26;298;301;334
Re-estrificeringen 325
Regulering af mineral - homeostase 341
Reproduktionscyklus 25;362;471
Restriktiv fodring..... 149;158
Retinol (A-vitamin) 379;380
Roemelasse 539;546
Roer.....40;61;222;291;536
Roetopensilage.....491;548;552
Rubidium 333;367
Ruminantia..... 12;16
Råaske..... 74;574
Råfedt..... 70;71;74;314;317;327;572;575
Råprotein.....51;70;73;74;571;574;584

Sand protein (aminosyreprotein) 283
Sande fordøjelighed..... 76;302;326
Saponiner 90;95;103;108;115
SCFA
4;23;25;140;167;169;174;187;212;226;

230;233;240;245;246;257;266;295;318;392;394;396;397;398;401;405;430;440;490;611;620
Sekundære plantemetabolitter 25;89
Selen 107;365;380
Sigtning 493
Silicium 367
Skandinaviske foderenhed.....568
Skørbug 385
Smørsyre (se butyrat)
Snitning ...54;122;123;129;167;490;491;493;548
Snittet hø.....139;546
Sollys og vitamin D..... 26;41;382
Somatotropin (se væksthormon)
Splanknikusgebetet.....390;453
Sporstoffer.....332
Spyt 22;26;27;94;121;124;134;138;141;142;223;227;301;348;490;587;593;612
Spytkirtler..... 12;17;22;335;343
Spytsekretion .. 5;17;21;25;107;121;134;140;141;252;338;349
Standard tyggetid.....132;500
Statisk model 606;610
Stivelse 40;41;58;70;73;242
Stivelsesværdi.....568
Stofskiftehormoner.....610
Stofskiftemodel 610
Stofskifteregulering 149;151;169;172;177;189;514;520;521;541
Stokastisk.....607
Stresshormoner.....177
Stroma 465;479
Strukturgruppe.....501
Strukturmål.....492
Strukturværdi..... 62;499;504
Stræk- og mekanoreceptorer 163
Stødpudeopløselighed 293
Substitutionsforholdet 515
Sukker..... 22;40;41;49;57;70;73;222;233;246;274;620
Sukkerroer 546
Sukre 75;96;241;244;491
Sulfat..... 353;383
Sulfid..... 353
Svampe..... 21;57;64;97;100;212;225;226;231;246;252;338
Svampetoksiner ..25;57;64;88;97;100;104;110;111;114;115
Svovl..... 353
Synkronisering..... 297
Syntesekapacitet 464;472

Tanniner 22;90;92;101;107;112;339
Termiske energi 567;573;626
Termoneutrale zone 185
Termostatiske regulering 185
Tilskudsfoder 62
Tilstandsvariabel..... 606
Tilsyneladende fordøjelighed 76;327;572;585
Tin..... 333;367;445
Tokoferol (se vitamin E)
Toksisk indtag af mineraler 336
Triacylglycerol..... 424
Triglycerider 70;314;317;318;323
Triiodotyronin (T_3) 441
Tryptofan 283;384
Træstof..... 40;70;71;73;493;499;501;571
TSL (teoretisk snitlængde) 490;493;504
Tungmetaller..... 90;113;367
Tyggeaktivitet 4;120;129;133;142;490;491
Tyggebevægelser 131
Tyggefrekvens 127;129;131;138;499
Tyggeperioder..... 126;140
Tyggetid 5;31;120;129;132;138;140;240;491;492;499;500;502
Tyggetidsindeks .. 31;126;132;134;221;490;500;502;504
Tyktarmen.....22;257;273;307;350;491
Tyroxin (T_4) 108;186;363;438
Tænder 16
Tørsigtning..... 493;501
Tørstof..... 40;73

Udnyttelsen af ME..... 568;576

Urea 22;26;27;61;134;171;180;283;285;296; 301;307;354;397;398;409;499;587

Vanadium 333;367
Vandfyldningsmetoden 162
Vandopløselige vitaminer 376
Vandopløseligt protein.....289
Varmebehandling 63;112
Varmeproduktion 185;566;576;618
Varmestress 186
VFA (se SCFA)
Vitamin B_{12}.....360;376
Vitamin D ($1,25(OH)_2D_3$) 344;369;382
Vitaminer (A,B,C,D,E,H,K).. 376;386;478
Vom 17
Vomacidose 32;222
Vomkontraktioner 140;142;173;228
Vommens pH..... 29;221;226
Vommens væskefortynding.....227
Vommotorik 130;138;141;228
Vækstfaktorer 472;484
Væksthormon .. 31;160;170;407;439;450;471;479;616
Væske- og partikelpassagen 230
Vådsigtning..... 24;493

Weende analysen 5;70;71;569

Ydelseskapacitet 472;484;521
Yveret..... 30;464

Zink..... 334;341;354

Ædeadfærd..... 149
Ædehastighed..... 123;149;151
Ædetid..... 120;130;132;140;149;151;185;492;499; 500;531
Ærter 93;101;242;364;535;537

Ørespytkirtel 135;138
Østrogen.....44;176;471;479