

528. Beretning fra Statens Husdyrbrugs forsøg

K. Sejrsen
Afdelingen for forsøg med kvæg og får

Yverets udvikling hos kvier
Indflydelse af fodringsintensitet og
blodets indhold af stofskifteregulerende
hormoner

Mammary development in heifers
Influence of plane of nutrition and serum
concentrations of metabolic hormones

With English summary and subtitles



I kommission hos Landhusholdningsselskabets forlag,
Rolighedsvej 26, 1958 København V.

Trykt i Frederiksberg Bogtrykkeri 1982

FORORD

Veludviklede mælkekirtler med stor syntesekapacitet er en forudsætning for høj mælkeydelse hos malkekøer. Mælkekirtlernes vækst og udvikling må derfor forløbe uhindret under opvæksten, for at den nedarvede mælkeproduktionsevne kan udnyttes fuldt ud. Formålet med dette forsøg var at undersøge, hvorledes fodringsintensiteten i forskellige afsnit af opdrætningsperioden påvirker mælkekirtlernes vækst og udvikling. Forsøget indgår som et integreret led i en forsøgsserie til belysning af opdrætningsintensitetens indflydelse på mælkeydelsen hos kvier.

Forsøget blev gennemført ved Department of Dairy Science, Michigan State University i samarbejde med professor J.T.Huber og professor H.A.Tucker i forbindelse med et treårigt studieophold ved denne afdeling. Resultaterne er publiceret i en afhandling til Michigan State University (Sejrnsen 1981) samt i tre artikler til Journal of Dairy Science (Sejrnsen et al 1982 a, b, c). Studieopholdet blev støttet af Statens Jordbrugs- og Veterinærvidenskabelige Forskningsråd og Nato Science Fellowship Programme. Støtte blev også modtaget fra Handelsbankens og Andelsbankens legatfonde.

Mrs. Ellen Kunish, B.Sc., har forestået pasningen af dyrene samt deltaget i laboratoriearbejdets gennemførelse sammen med dyrlægestuderende J.Boyce. Dr. R.M.Akers, Virginia Polytechnical Institute and State University har været behjælpelig med gennemførelsen af de histologiske undersøgelser. Figurerne i beretningen er tegnet af forsøgstekniker Niels Andersen, der også har foretaget en grundig revision af manuskriptet. Manuskriptet er ligeledes gennemlæst af de videnskabelige assistenter J.Foldager, S.M.Nielsen, F.Strudsholm og M.Tang Sørensen. Manuskriptet er renskrevet og forberedt til trykning af korrespondent Hertha Jensen. Databehandlingen er fore-

taget dels ved Michigan State University Computer Center, dels ved Northern European University Computing Center, Lyngby.

København, maj 1982.

A. Neimann-Sørensen

INDHOLDSFORTEGNELSE

	Side
FORORD	3
LIST OF CONTENTS	6
SAMMENDRAG	7
ENGLISH SUMMARY	9
1. INDLEDNING	11
2. YVERETS NORMALE VÆKST OG UDVIKLING.....	13
2.1. Yverets opbygning	13
2.2. Yverets vækst og udvikling	13
2.3. Måling af yverudviklingen	15
3. MATERIALE OG METODER	17
3.1. Forsøgsplan	17
3.2. Måling af yverets vækst og udvikling	18
3.3. Hormonmålinger	18
3.4. Statistiske metoder	19
4. RESULTATER	20
4.1. Foderoptagelse og tilvækst	20
4.2. Kønsmodenhedens indtræden	21
4.3. Yverets vækst og udvikling	22
4.4. Sammenhængen mellem yverudvikling og tilvækst	27
4.5. Blodets indhold af hormoner	28
4.6. Sammenhæng mellem yverudvikling og hormonkoncentrationer i blodet	32
5. DISKUSSION	38
6. LITTERATUR	43

LIST OF CONTENTS

	Page
PREFACE	3
SUMMARY	7
ENGLISH SUMMARY	9
1. INTRODUCTION	11
2. MAMMARY GROWTH AND DEVELOPMENT	13
2.1. Mammary anatomy	13
2.2. Growth and development of the mammary glands	13
2.3. Measures of mammary growth	15
3. MATERIAL AND METHODS	17
3.1. Experimental procedure	17
3.2. Measurements of mammary growth	18
3.3. Endocrine measures	18
3.4. Statistical methods	19
4. RESULTS	20
4.1. Feed intake and growth rate	20
4.2. Onset of puberty	21
4.3. Mammary growth and development	22
4.4. Relationship of mammary growth with growth rate	27
4.5. Blood hormone concentration	28
4.6. Relationship of mammary growth with blood hormone concentrations	32
5. DISCUSSION	38
6. LIST OF REFERENCES	43

SAMMENDRAG

Forsøgets formål var at undersøge fodringsintensitetens indflydelse på yverudviklingen i forskellige afsnit af opdrætningsperioden hos kvier, samt at undersøge om en eventuel effekt kunne relateres til ændringer i blodets indhold af stofskifteregulerende hormoner.

Fodringsintensitetens indflydelse blev undersøgt hos 12 Holstein-Friesian-kvier i vægtintervallet 175-320 kg med allometrisk yvervækst, og hos 12 kvier i vægtintervallet 300-440 kg legemsvægt, hvor der er isometrisk yvervækst. I hvert vægtinterval blev halvdelen af kvierne fodret på henholdsvis moderat og høj fodringsintensitet. Den daglige tilvækst hos kvierne på moderat og høj fodringsintensitet var henholdsvis 637 og 1271 g i vægtintervallet 175-320 kg, medens de tilsvarende tilvækster var 588 og 1164 g pr. dag i vægtintervallet 300-440 kg.

Kirtelvævets udvikling målt som mængden af kirtelvæv og kirtelvævets indhold af DNA var henholdsvis 495 og 1061 mg hos de stærkt fodrede mod 642 og 1562 mg hos de moderat fodrede i vægtintervallet 175-300 kg. Derimod var kirtelvævets udvikling ikke påvirket af fodringsintensiteten i vægtintervallet 300-440 kg. Stærkt fodrede kvier havde således 957 g kirtelvæv med 2566 mg DNA mod 987 g kirtelvæv med 2524 mg DNA hos de moderat fodrede. De observerede forskelle i kirtelvævets udvikling skyldtes alene en ændring i mængden af kirtelvæv, idet det relative indhold af henholdsvis kirtel-, fedt- og bindevævsceller ikke var påvirket af fodringsintensiteten.

Blodets indhold af væksthormon var højere hos moderat end hos stærkt fodrede kvier i vægtintervallet 175-320 kg, medens væksthormonkoncentrationen ikke var påvirket af fodringsintensiteten i vægtintervallet 300-440 kg. I begge vægtintervaller var blodets indhold af prolaktin, insulin og glucocorticoider højest hos kvierne på høj fodringsintensitet.

Der var positiv sammenhæng mellem kirtelvævets udvikling og blodets indhold af væksthormon, medens væksthormonkoncentrationen var negativt korreleret med mængden af fedtvæv. Prolaktinkoncentrationen i blodet var negativt korreleret til mængden af kirtelvæv, men denne sammenhæng var ikke til stede efter korrektion for væksthormon, insulin og glucocorticoider. Kirtelvævets udvikling var ikke korreleret med blodets indhold af insulin og glucocorticoider.

Det konkluderes, at yverets udvikling hos kvier af store racer hæmmes af høj fodringsintensitet i vægtintervallet 175-320 kg med allometrisk yvervækst. Denne periode er derfor kritisk for yverets udvikling og dermed den senere mælkeydelse. På basis af resultater foreslås, at den nedsatte vækst af kirtelvævet hos stærkt fodrede kvier skyldes en nedgang i blodets indhold af væksthormon

ENGLISH SUMMARY

The objective of the experiment was to investigate the effect of plane of nutrition on mammary development in different parts of the rearing period in heifers, and to investigate whether a possible effect could be related to concentrations of metabolic hormones in the blood.

The influence of plane of nutrition was investigated in 12 Holstein-Friesian heifers in the body weight interval 175-320 kg with allometric mammary growth, and in 12 heifers in the interval 300-440 kg with isometric mammary growth. In each body weight interval half the heifers were fed either moderate or high plane of nutrition. The daily gain of the heifers in the interval 175-320 kg on moderate and high plane of nutrition was 637 and 1271 g respectively, while the corresponding growth rates in the interval 300-440 kg was 588 and 1164 g per day.

Growth of mammary secretory cells in the body weight interval 175-320 kg measured as amount of parenchyma and amount of DNA in the parenchyma was 495 g and 1061 mg respectively in the heifers on high plane of nutrition compared with 642 g and 1562 mg in the heifers on moderate plane of nutrition. In contrast, mammary growth was unaffected by plane of nutrition in the body weight interval 300-440 kg. The heifers on high plane of nutrition had 957 g of parenchyma with 2566 mg DNA compared to 987 g parenchyma with 2524 mg DNA in the heifers on moderate plane of nutrition. The observed differences in growth of the parenchyma was caused by change in the amount alone, since the relative content of duct-, fat- and connective tissue cells was unaffected by plane of nutrition.

Serum concentration of growth hormone was higher in heifers on moderate than high plane of nutrition in the body weight interval 175-320 kg, while there was no difference due to plane of nutrition in the interval 300-440 kg. In both body weight intervals the serum concentrations of prolactin, insulin and glucocorticoids were highest in the heifers on high plane of nutrition.

There was a positive relationship of serum growth hormone with amount of mammary parenchyma and parenchymal DNA, while serum growth hormone was negatively related to amount of mammary adipose tissue. Prolactin was negatively correlated with measures of mammary ductular development, but the relationship disappeared after correction for growth hormone, insulin and glucocorticoids. Measures of mammary development were not related to insulin and glucocorticoids.

It is concluded that mammary development in the body weight interval 175-320 kg - the allometric growth phase - is sensitive to high planes of nutrition and that mammary growth in this phase is critical for the continued development and consequently milk production. It is suggested that the lower mammary development in heifers on high plane of nutrition in this phase is caused by a depression of blood concentrations of growth hormone.

The results from this experiment have been published previously as a PhD dissertation from Michigan State University (Sejrsen 1981) and as original articles (Sejrsen et al 1982a, b, c).

1. INDLEDNING

Fodring og pasning af køer, såvel under opvæksten som i laktationsperioden, må være optimal, for at deres arveligt betingede ydelseskapacitet kan udnyttes. Det er således fundet, at mælkeydelsen i første og senere laktationer falder med stigende fodringsintensitet i opdrætningsperioden (Foldager et al 1978). Årsagen til nedgangen i ydelsen kendes ikke, men køers mælkeydelse er afhængig af yverets vækst og udvikling, idet ydelsen er begrænset af antallet af mælkeproducerende celler og deres funktionsdygtighed (Tucker 1969). Det er derfor muligt, at den lavere ydelse hos køer opdrættet på høj fodringsintensitet skyldes en negativ indflydelse på udviklingen af mælkeproducerende celler (Swanson 1960, Sejrsen 1978).

Perioden omkring kønsmodenhedens indtræden synes at være specielt kritisk for den senere mælkeydelse (Sejrsen 1978, Foldager et al 1978). Dette er i overensstemmelse med, at væksten af kirtelvævet i yveret netop under puberteten er stærkt forøget i forhold til væksthastigheden af resten af kroppen (Sinha & Tucker 1969).

Mælkekirtlernes vækst og udvikling er hormonalt reguleret. Det er derfor muligt, at en eventuel indflydelse af fodringsintensiteten på yverudviklingen skyldes en ændring i udskillelsen og dermed i blodets indhold af et eller flere af de involverede hormoner (Sejrsen 1978). I geder (Cowie et al 1966), rotter (Lyons et al 1958) og mus (Nandi 1959) er de stofskifteregulerende hormoner - væksthormon og glucocorticoider - sammen med det hunnlige kønshormon østrogen nødvendige for maximal vækst af kirtelvævet hos dyr i puberteten. Derimod er resultaterne modstridende vedrørende betydningen af prolaktin og insulin.

Dette forsøgs formål var derfor at undersøge fodringsintensitets indflydelse på mælkekirtlernes vækst og udvikling og på blodets indhold af væksthormon, glucocorticoider, prolaktin og insulin, samt at undersøge sammenhængen mellem yverudviklingen og blodets indhold af disse hormoner hos kvier henholdsvis under og efter puberteten.

2. YVERETS NORMALE VÆKST OG UDVIKLING

2.1. YVERETS OPBYGNING

Yveret er en modificeret hudkirtel, som består af fire uafhængige mælkekirtler. Kirtelvævet i den fuldt udviklede mælkekirtel består af mælkegange og alveoler, der er indesluttet i fedt- og bindevæv. Fra kirtelcisternen forgrener de store mælkegange sig igen og igen til mindre og mindre mælkegange. De mindste mælkegange udmunder i klaser bestående af op til 200 alveoler. Alveolerne består af et enlaget epitel af mælkeproducerende celler, der danner et hulrum, hvori mælkens bestanddele udskilles.

2.2. YVERETS VÆKST OG UDVIKLING

Yveret er et sekundært kønsorgan og en del af det reproduktive system. I overensstemmelse hermed er yverets vækst og udvikling knyttet til den seksuelle udvikling (Cowie 1974). Således foregår den væsentligste udvikling af yveret i forbindelse med kønsmodenhedens indtræden og i første drægtighedsperiode. Yverets udvikling er, da det er en del af et reproduktivt system, knyttet til den fysiologiske udvikling og afhænger derfor mere af legemsvægten end af alderen (Reid et al 1964).

Anlægget til mælkekirtlerne findes allerede tidligt i fosterstadiet, men ved fødslen er kirtelvævets strukturer alligevel rudimentære. Således findes mælkegange kun i umiddelbar nærhed af kirtelcisternen, hvorimod fedtvævet samt lymfe- og blodkarsystemet er næsten fuldt udviklet, ligesom yverets ydre form er dannet (Mayer & Klein 1961).

I perioden lige efter fødslen er der minimal vækst af mælkekirtlerne, og der er ingen stimulering af mælkegangenes vækst. I denne periode er yverets vækst isometrisk, d.v.s. at yveret vokser med samme hastighed som kroppen som helhed.

Ved ca. 3 måneders alderen forøges yverets væksthastighed i forhold til resten af kroppen - væksten bliver allometrisk (Sinha & Tucker 1969). Fedtvævet vokser stærkt, ligesom mælkegangene forgrener sig ind i fedtvævet. Mængden af fedtvæv sætter derfor grænsen for, hvor langt mælkegangene kan forgrene sig (Mayer & Klein 1969, Faulkin & DeOme 1960). Den forøgede væksthastighed hænger sandsynligvis sammen med en forøgelse af blodets indhold af østrogen i forbindelse med ovariernes udvikling (Cowie 1949), idet der ikke forekommer allometrisk vækst hos kalve, som har fået ovarierne fjernet ved fødslen (Wallace 1953).

Den allometriske vækst fortsætter indtil kønsmodenhed, hvorefter væksten igen gradvis bliver isometrisk (Sinha & Tucker 1969). Årsagen hertil kendes ikke, men det hænger muligvis sammen med udskillelsen af progesteron, der starter ved dannelsen af det første gule legeme efter første brunst. I brunstperioderne er der skiftevis vækst og regression af kirtelvævet, men efter 2.-3.brunst er der ingen nettotilvækst (Sinha & Tucker 1969).

Den isometriske vækst fortsætter indtil begyndelsen af første drægtighedsperiode. I drægtighedsperioden vokser yveret eksponentielt. Yverets vægt forøges med ca. 25% pr. måned, medens indholdet af DNA forøges med 35% pr. måned (Swanson & Poffenborger 1979). I begyndelsen af drægtigheden fortsætter udviklingen af fedtvæv og mælkegange, og først et stykke inde i drægtighedsperioden dannes de første alveoler. Alveolerne dannes udfra enden af de små forgreninger af mælkegangene og erstatter det omkringliggende fedtvæv. I slutningen af drægtighedsperioden udgøres størstedelen af yveret af sekretfyldte alveoler (Swanson & Poffenborger 1979).

Som det fremgår, foregår den væsentligste del af yverets vækst efter fødslen i puberteten og i første drægtighedsperiode. Om-

fanget af væksten i en fase afhænger imidlertid af mængden af kirtelvæv og kirtelvævet's sammensætning ved fasens begyndelse (Mayer & Klein 1961). Utilstrækkelig vækst og udvikling i et givet udviklingsstrin vil derfor have konsekvenser for udviklingen i de senere stadier og dermed for mælkeydelsen.

2.3. MÅLING AF YVERUDVIKLINGEN UNDER OPVÆKSTEN

Måling af yverets rumfang er blevet anvendt som et mål for kirtelvævet's udvikling, og der er fundet en sammenhæng mellem yverets ydre mål bestemt i laktationen og mælkeydelsen (Ovesen 1970). Under opvæksten har yverets rumfang imidlertid kun ringe værdi som mål for yverets vækst, idet kirtelvævet's rumfang er lille i forhold til fedtvævet.

Palpering er også blevet anvendt til vurdering af kirtelvævet's udvikling under opvæksten (Swett et al 1955), og Nielsen (1960) fandt sammenhæng mellem palperingspoint målt på 3-6 måneder gamle kalve og deres senere mælkeydelse. Denne metode forudsætter imidlertid, at der ikke er forskel i fodringsintensiteten, idet Sørensen et al (1959) fandt en negativ sammenhæng mellem palperingspoint og yverets indhold af kirtelvæv målt efter slagtning hos kvier opdrættet på forskellig fodringsintensitet.

I overensstemmelse med ovenstående har yverets totale vægt ringe værdi som mål for kirtelvævet's udvikling under opvæksten (Cowie & Tindal 1971). Yvervævet kan forholdsvis let adskilles i kirtel- og fedtvæv, idet kirtelvævet er gult til orange, medens fedtvævet er hvidt (Mayer & Klein 1961). Mængden af kirtelvæv med tilhørende fedt- og bindevæv kan herved anvendes som et objektivi målt for mælkegangenes udstrækning.

Den klassiske metode til objektivi vurdering af mælkekirtlens udvikling er - ud fra vævsprøver - at bestemme antallet af kirtel-, fedt- og bindevævsceller ved mikroskopi. Denne metode angiver imidlertid kun det relative antal af de forskellige celletyper og giver intet målt for den totale mængde kirtelceller (Tucker 1981).

Den mest anvendte metode til kvantitativ bestemmelse af kirtel-

cellernes udvikling er at bestemme kirtelvævets indhold af DNA. Metoden blev først anvendt til vurdering af yverets udvikling af Kirkham & Turner (1953) og bygger på det forhold, at indholdet af DNA pr. celle er konstant (Mirsky & Ris 1949). Mængden af DNA angiver derfor det totale antal celler i kirtelvævet, men differentierer ikke mellem de forskellige celletyper i kirtelvævet. En forskel i mængden af DNA skyldes derfor ikke nødvendigvis en forskel i antal kirtelceller, men kan skyldes en ændring i det relative antal af fedt- og bindevævsceller. For at imødegå dette problem bestemmes kirtelvævets indhold af fedt og collagen sideløbende med bestemmelsen af DNA (Paape & Tucker 1969).

Som det fremgår, er der ikke en enkelt metode, der på tilfredsstillende måde kan beskrive kirtelvævets kvantitative og kvalitative udvikling. Den bedste vurdering opnås ved at kombinere en bestemmelse af kirtelvævets indhold af DNA, fedt og collagen med en histologisk bestemmelse af det relative indhold af henholdsvis kirtel-, fedt-, og bindevævsceller.

3. MATERIALE OG METODER

3.1. FORSØGSPLAN

Yverets vækst og udvikling samt blodets indhold af væksthormon, prolaktin, insulin og glucocorticoider blev undersøgt hos 24 Holstein-Friesian kvier på henholdsvis moderat og høj fodringsintensitet. Kvierne på høj intensitet blev fodret efter ædelyst, og på moderat intensitet blev tilstræbt en daglig tilvækst på 600 g. Kvierne blev fodret individuelt en gang i døgnet med en fuldfoderation, der på tørstofbasis indeholdt 55% majs, 39% lucerneensilage og 6% sojaskrå. Rationen indeholdt 15% råprotein og 19,5% ADF (acid detergent fiber), hvilket svarer til ca. 18% træstof.

Halvdelen af kvierne på de to fodringsintensiteter var i forsøg fra ca. 175 kg legemsvægt til slagtning ved 320 kg. Disse kvier var derfor i den allometriske fase af yverudviklingen. Den anden halvdel af kvierne var i forsøg fra en legemsvægt på 300 kg til slagtning ved 440 kg. Kvierne i denne gruppe havde alle haft første brunst ved forsøgets start, og de var derfor i den isometriske fase af yverudviklingen mellem kønsmodenhedens indtræden og drægtighed.

Kvierne blev indkøbt på en kvægauktion, og den genetiske baggrund - ud over racen - var derfor ligesom fødselsdatoen ikke kendt. Alderen ved forsøgets begyndelse blev estimeret ud fra normal vækstkurve for Holstein-Friesian kvier ifølge NRC (1978). To kvier udgik inden afslutningen af forsøget, og resultaterne bygges derfor på 22 dyr.

3.2. MÅLING AF YVERETS VÆKST OG UDVIKLING

Ingen kvier blev slagtet, mens de var i brunst. Tidspunktet i brunstperioden blev før slagtningen undersøgt ved palpering af ovarierne. Efter slagtningen blev tidspunktet kontrolleret ved undersøgelse af folliklerne og det gule legeme og ved måling af blodets indhold af progesteron.

Efter fjernelse af hud og pletter blev yveret adskilt i fedtvæv og kirtelvæv. Fra kirtelvævet blev udtaget repræsentative prøver til bestemmelse af indholdet af DNA og fedt (Tucker 1964) og hydroxyprolin (Prockop & Udenfriend 1960). Hydroxyprolin er et indirekte mål for bindevæv, idet hydroxyprolin indgår i collagen med en fast procentdel.

I venstre bagkirtel blev afstanden fra kirtlens underside til grænsen mellem fedtvæv og kirtelvæv målt. Væv til histologisk undersøgelse blev udtaget fra tre positioner. Den ene position var 1 cm over yverets underside i umiddelbar nærhed af kirtelcisternen. Den anden position var 1 cm under overgangen mellem kirtelvæv og fedtvæv lodret over cisternen, og den sidste var midt imellem de to andre. Fra hver position blev tre vævsstykker fixeret i Karnovskys vædske og indlagt i plastic. Fra hvert vævsstykke blev 5 tilfældigt valgte snit - ca. 10 μ tykke - eksamineret. Den relative fordeling af henholdsvis fedt-, bindevæv og kirtelceller blev estimeret som den celletype, der lå under hvert af skæringspunkterne i et koordinatsystem af 8 vandrette og 8 lodrette linier anbragt i mikroskopets okular. Værdierne for hvert dyr bygger derfor på klassificeringer af $3 \times 3 \times 5 = 45$ felter eller $64 \times 45 = 2880$ skæringspunkter. I alt i forsøget blev 990 felter eller 63330 punkter klassificeret. Metoden er modificeret efter Chalkey (1943) og er ligesom de øvrige histologiske metoder beskrevet af Akers et al (1977).

3.3. HORMONMÅLINGER

Blodets indhold af væksthormon, prolaktin, insulin og glucocorticoider blev undersøgt ved to døgnobservationer. Prøverne blev udtaget fra et kateter indlagt i halsvenen hver halve time

fra 1 time før fodringen kl.10,00 til 1 time efter fodringen den følgende dag. Kateteret blev indlagt dagen før døgnobservationernes begyndelse.

Hypofysens kapacitet til at opbevare og udskille væksthormon og prolaktin blev undersøgt ved at foretage en injektion af thyrotropin releasing hormon (TRH) (15 μ g TRH pr.100 kg legemsvægt) (Convey et al 1975). Blodprøver blev udtaget henholdsvis -15, -0, 15, 30, 45, 60, 90, 120, 180 og 240 minutter efter injektionen.

Under hele forsøget blev der udtaget ugentlige blodprøver til bestemmelse af blodets indhold af progesteron. Resultaterne blev anvendt til bestemmelse af kønsmodenhedens indtræden, idet kvierne blev betragtet som værende kønsmodne, når progesteronindholdet første gang var højere end 1 ng pr. ml serum.

For at undgå variationer i blodets indhold af prolaktin - som følge af varierende daglængde (Peters & Tucker 1978) - var lyset i stalden tændt 16 timer om dagen hele året.

Blodets indhold af væksthormon, prolaktin og insulin blev bestemt ved dobbelt antistof radioimmunoassay (RIA)-procedurer (Purchas et al 1970, Tucker 1971 og Grigsby et al 1974). Blodets indhold af glucocorticoider blev bestemt ved "competitive protein binding" som beskrevet af Smith et al (1973).

3.4. STATISTISKE METODER

De statistiske sammenligninger mellem forsøgsbehandlinger blev udført ved anvendelse af enten multivariate eller split-plot variansanalyse som beskrevet af Gill & Hafs (1971). Blodets indhold af prolaktin og insulin var i overensstemmelse henholdsvis med Peters & Tucker (1978) og Johnson & Vanjonack (1976) påvirket af temperaturen i stalden. Prolaktin- og insulinværdierne blev derfor korrigerede for temperaturens indflydelse. For nærmere behandling af temperaturens indflydelse på prolaktin og insulin-koncentrationerne henvises til Sejrsen (1981).

4. RESULTATER

4.1. FODEROPTAGELSE OG TILVÆKST

Den gennemsnitlige alder og vægt ved forsøgets begyndelse er vist i tabel 1. Ved slagtning var kvierne på høj fodringsintensitet 4 måneder yngre end de moderat fodrede, fordi slagtningen blev gennemført ved samme vægt, og den daglige tilvækst hos de stærkt fodrede kvier var 1218 g mod 613 g hos de moderat fodrede (tabel 2). Den daglige tørstofoptagelse hos de moderat fodrede kvier var ca. 60% af tørstofoptagelsen hos kvierne på høj fodringsintensitet.

Tabel 1. Alder og vægt ved forsøgets begyndelse og ved slagtning
 Table 1. Age and body weight at start of the experiment and at slaughter

	Vægtinterval kg Body weight interval, kg	Fodringsintensitet Plane of nutrition	
		Moderat (M) Moderate (M)	Høj (H) High (H)
Antal dyr No. of animals	175-320 300-440	5 5	6 6
Alder ved start, mdr. Age at start, mo.	175-320 300-440	7,4 ± 0,3 13,1 ± 0,3	7,0 ± 0,3 13,1 ± 0,3
Alder ved slagtning, mdr. Age at slaughter, mo.	175-320 300-440	14,9 ± 0,5 20,9 ± 0,5	10,9 ± 0,5 16,9 ± 0,5
Vægt ved start, kg Body weight at start, kg	175-320 300-440	180 ± 7 302 ± 7	172 ± 7 304 ± 7
Vægt ved slagtning, kg Body weight at slaughter, kg	175-320 300-440	320 ± 10 440 ± 10	321 ± 9 438 ± 9

Tabel 2. Daglig tørstofoptagelse og tilvækst
 Table 2. Daily dry matter intake and growth rate

	Vægtinterval kg <i>Body weight interval, kg</i>	Fodringsintensitet <i>Plane of nutrition</i>	
		Moderat (M) <i>Moderate (M)</i>	Høj (H) <i>High (H)</i>
Tørstofoptagelse, kg pr.dag <i>Dry matter intake, kg per day</i>	175-320	4,1 ± 0,3 ^a	7,4 ± 0,3
	300-440	5,7 ± 0,3 ^a	9,2 ± 0,3
Daglig tilvækst, g <i>Daily gain, g</i>	175-320	637 ± 72 ^a	1271 ± 66
	300-440	588 ± 72 ^a	1164 ± 66

a) Signifikant forskellig fra hold H ($P < 0,001$)
Significant different from group H ($P < 0,001$)

4.2. KØNSMODENHEDENS INDRÆDEN

Alle kvierne i vægtintervallet 300-440 kg havde haft første brunst ved forsøgets begyndelse. Hos kvierne i vægtintervallet fra 175 til 320 kg indtrådte kønsmodenheden hos kvierne på moderat intensitet ved $10,8 \pm 0,8$ måneders-alderen og ved 258 ± 19 kg legemsvægt. De stærkt fodrede kvier havde første brunst ved en gennemsnitlig alder på $9,7 \pm 0,3$ måneder og en vægt på 278 ± 11 kg. De stærkt fodrede kvier blev slagtet i gennemsnit 36 dage efter første brunst, d.v.s. få dage inden 3. brunst, hvorimod de moderat fodrede kvier blev slagtet 120 dage efter første brunst.

4.3. YVERETS VÆKST OG UDVIKLING

Fodringsintensitetens indflydelse på yverets vækst og udvikling er vist i tabel 3 og 4. I vægtintervallet 175-320 kg var yverets vægt størst hos de stærkt fodrede kvier ($P < 0,01$). Den større vægt skyldtes imidlertid alene en forøgelse af fedtvævet ($P < 0,01$), idet der var 30% mere kirtelvæv hos de moderat fodrede end hos de stærkt fodrede ($P < 0,13$). I vægtintervallet 300-440 kg var mængden af fedtvæv også forøget hos de stærkt fodrede kvier, men mængden af kirtelvæv var ikke forskellig hos kvierne på de to fodringsintensiteter.

Tabel 3. Kirtelvæv og fedtvæv i yveret

Table 3. Mammary parenchyma and adipose tissue

	Vægtinterval kg Body weight interval, kg	Fodringsintensitet Plane of nutrition	
		Moderat (M) Moderate (M)	Høj (H) High (H)
Yvervægt, i alt, g Udder weight, total g	175-320	1683 ± 114	2203 ± 103
	300-440	2739 ± 321	3020 ± 293
Fedtvæv, g Adipose tissue, g	175-320	1040 ± 125 ^b	1708 ± 113
	300-440	1751 ± 297	2113 ± 271
Kirtelvæv, g Parenchyma, g	175-320	642 ± 65 ^a	495 ± 60
	300-440	987 ± 110	957 ± 100
Fedtvæv, % Adipose tissue, %	175-320	62 ± 3 ^a	77 ± 3
	300-440	63 ± 5	68 ± 5
Kirtelvæv, % Parenchyma, %	175-320	38 ± 3 ^b	23 ± 3
	300-440	37 ± 5	32 ± 4

Signifikans for forskellen mellem middeltal i samme linie.
Significance of difference between means on same line.

a) $P < 0,13$. b) $P < 0,01$.

I vægtintervallet 175-320 kg var mængden af DNA i kirtelvæv 47% højere hos kvierne på moderat intensitet end hos de stærkt fodrede kvier ($P < 0,11$) (tabel 4). I vægtintervallet 300-440 kg var mængden af DNA derimod ikke forskellig hos kvierne på de to fodringsintensiteter. Tendensen i kirtelvævs indhold af bindevæv - målt som hydroxyprolin - og fedt var i overensstemmelse med indholdet af DNA, idet indholdet af hydroxyprolin ($P < 0,01$) og fedt ($P < 0,14$) var mindst hos de stærkt fodrede kvier i vægtintervallet 175-320 kg, medens der ikke var forskel i vægtintervallet 300-440 kg.

Tabel 4. DNA, hydroxyprolin og fedt i kirtelvæv

Table 4. DNA, hydroxyproline and lipid in parenchyma

	Vægtinterval kg <i>Body weight interval, kg</i>	Fodringsintensitet Plane of nutrition	
		Moderat (M) <i>Moderate (M)</i>	Høj (H) <i>High (H)</i>
<u>Indhold i alt:</u> <u>Content total:</u>			
DNA, mg <i>DNA, mg</i>	175-320	1562 ± 204 ^a	1061 ± 186
	300-440	2524 ± 426	2566 ± 385
Hydroxyprolin, mg <i>Hydroxyproline, mg</i>	175-320	2288 ± 244 ^b	1466 ± 223
	300-440	3647 ± 549	3797 ± 501
Fedt, g <i>Lipid, g</i>	175-320	314 ± 37 ^c	234 ± 33
	300-440	526 ± 52	456 ± 47
<u>Indhold pr. g væv:</u> <u>Content per g tissue:</u>			
DNA, mg <i>DNA, mg</i>	175-320	2,47 ± 0,28	2,09 ± 0,26
	300-440	2,53 ± 0,34	2,70 ± 0,31
Hydroxyprolin, mg <i>Hydroxyproline, mg</i>	175-320	3,51 ± 0,31	3,07 ± 0,29
	300-440	3,99 ± 0,52	3,82 ± 0,47
Fedt, g <i>Lipid, g</i>	175-320	484 ± 29	475 ± 26
	300-440	538 ± 24	482 ± 22

Signifikans af forskellen mellem middeltal i samme linie.
Significance of difference between means on same line.

a) $P < 0,11$; b) $P < 0,05$; c) $P < 0,14$

De observerede forskelle i mængden af DNA, hydroxyprolin og fedt i kirtelvævet skyldes en forskel i mængden af kirtelvæv, idet indholdet pr. g kirtelvæv ikke var påvirket af fodringsintensiteten ($P > 0,20$) (tabel 4). Der var heller ingen forskel mellem stærkt og moderat fodrede kvier i fedtvævet indhold af DNA og fedt. Indholdet af DNA i fedtvævet var ca. 13% af indholdet i kirtelvævet (0,32 mg/g) ($P < 0,001$), medens fedt i fedtvævet udgjorde 75% (748 mg/g) mod 50% i kirtelvævet ($P < 0,01$).

I overensstemmelse med vægten af kirtelvævet var afstanden fra yverets underside til overgangen mellem kirtelvæv og fedt mindre hos de stærkt fodrede end hos de moderat fodrede i vægtintervallet 175-320 kg, medens afstanden var den samme på de to intensiteter i vægtintervallet 300-440 kg (tabel 5). Mælkekirtlernes relative

Tabel 5. Kirtelvævetts relative indhold af kirtel-, bindevævs- og fedtceller samt hulrum i mælkegange. % af arealet i et snit af en vævsprøve

Table 5. *Epithelial, connective tissue and fat cells and ductular lumen in the parenchyma. Per cent of the area*

	Vægtinterval kg	Fodringsintensitet	
		Moderat (M) <i>Moderate (M)</i>	Høj (H) <i>High (H)</i>
Afstand - underside til fedtvæv, cm <i>Distance - base to adipose tissue, cm</i>	175-320	7,2	5,1
	300-440	9,0	9,3
Kirtelceller, % <i>Epithelial cells, %</i>	175-320	9,7 ± 1,1	10,4 ± 1,0
	300-440	10,7 ± 2,2	13,8 ± 2,0
Bindevævsceller, % <i>Connective tissue, %</i>	175-320	47,9 ± 3,6	54,3 ± 3,3
	300-440	48,6 ± 4,0	53,6 ± 3,6
Fedtceller, % <i>Fat cells, %</i>	175-320	40,4 ± 4,3	32,1 ± 3,9
	300-440	37,4 ± 5,8	29,9 ± 5,3
Hulrum i mælkegange, % <i>Ductular lumen, %</i>	175-320	2,1 ± 1,1	3,1 ± 1,0
	300-440	3,2 ± 0,9	2,6 ± 0,9

Signifikans af forskellen mellem middeltal i samme linie.

Significance of difference between means on same line

indhold af kirtel-, bindevævs- og fedtceller var omkring henholdsvis 10, 50 og 30-40%. S sammensætningen var ikke signifikant forskellig på de to fodringsintensiteter, ligesom sammensætningen var ca. den samme i de to vægtintervaller. Dette understreger ligesom indholdet af DNA, hydroxyprolin og fedt pr. g væv, at forskellen i yverets vækst hos de stærkt og moderat fodrede kvier i vægtintervallet 175-320 kg skyldes en forskel i mængden af kirtelvæv og ikke en forskel i kirtelvævet's sammensætning.

Kirtelvævet's sammensætning varierer afhængig af dets placering i yveret (tabel 6). Således udgjorde kirtelceller ($P < 0,01$) og bindevæv ($P < 0,01$) en faldende andel med stigende afstand fra kirtelcisternen, hvorimod fedtcellernes andel øgedes ($P < 0,01$). Udstrækningen af hulrummene i mælkegangene var ikke påvirket af afstanden fra kirtelcisternen, men de store mælkegange og kirtelcisternen er ikke inkluderet.

Tabel 6. Kirtelvævet's relative indhold af kirtel-, bindevævs- og fedtceller ved forskellig afstand fra yverets underside
 Table 6. *Epithelial connective tissue and fat cells as % of the area in the parenchyma at different distance from the base of the gland*

	Afstand fra yverets underside, cm <i>Distance from the base of the gland, cm</i>			
	1,0	3,8	7,6	Middelfejl <i>Std. error</i>
Kirtelceller, % <i>Epithelial cells, %</i>	11,9 ^b	12,1	9,7	0,6
Bindevævs-celler, % <i>Connective tissue, %</i>	60,6 ^a	51,6	41,9	1,6
Fedtceller, % <i>Fat cells, %</i>	25,4 ^a	33,0	45,4	2,1
Hulrum i mælkegange, % <i>Ductular lumen, %</i>	2,0	3,1	3,0	0,6

Signifikans af forskellen mellem middeltal i samme linie.

Significance of difference between means on same line

a) $P < 0,001$; b) $P < 0,01$.

Af tabel 7 fremgår, at kirtelvævet hos de moderat fodrede kvier voksede 2 1/2 gang hurtigere end kroppen i vægtintervallet 175-320 kg, medens kirtelvævets væksthastighed hos de stærkt fodrede kvier var nedsat til knap 2 gange hurtigere end kroppen. Den relative væksthastighed af yveret i vægtintervallet fra 300 til 440 kg var derimod den samme som kroppens, og der var ingen forskel mellem de to fodringsintensiteter. Dette illustrerer, at yverets vækst er allometrisk i vægtintervallet fra 175 til 320 kg og isometrisk fra 300 til 440 kg legemsvægt.

Tabel 7. Kirtelvævets vækst i forhold til kroppens vækst i vægtintervallerne 175-320 og 300-440 kg

Table 7. Growth of parenchyma in relation to body growth in the body weight intervals 175-320 kg and 300-440 kg

	Vægtinterval kg <i>Body weight interval, kg</i>	Fodringsintensitet <i>Plane of nutrition</i>	
		Moderat (M) <i>Moderate (M)</i>	Høj (H) <i>High (H)</i>
Kirtelvæv pr. 100 kg legemsvægt: <i>Parenchyma per 100 kg B.W.:</i>			
Ved forsøgets begyndelse ¹⁾ <i>At start of exp. 1)</i>	175-320	80	80
	300-440	202	202
Ved slagtning <i>At slaughter</i>	175-320	202	154
	300-440	223	219
Kirtelvævets vækst i forhold til vægten (100) <i>Growth of parenchyma in relation to B.W. (100)</i>	175-320	253	193
	300-440	110	108
Yverets udvikling <i>Type growth</i>	175-320	- -	allometrisk - -
	300-440	- -	isometrisk - -

¹⁾ Fra Pritchard et al (1972) og Sinha & Tucker (1969).

Obtained from Pritchard et al (1972) and Sinha & Tucker (1969).

4.4. SAMMENHÆNG MELLEM YVERUDVIKLING OG TILVÆKST

En beregning af korrelationen mellem den daglige tilvækst og forskellige mål for yverets vækst viser en negativ sammenhæng mellem fodringsintensiteten og kirtelvævets vækst og udvikling i vægtintervallet 175-320 kg (tabel 8). I modsætning hertil var der ingen sammenhæng mellem den daglige tilvækst og kirtelvævets udvikling i vægtintervallet 300-440 kg.

Tabel 8. Korrelation (r) mellem daglig tilvækst og yverets størrelse og sammensætning

Table 8. Correlation (r) between growth rate and mammary size and composition

	Vægtinterval, kg	
	175-320	300-440
Yvervægt i alt, g <i>Total gland, g</i>	0,65 ^b	0,05
Kirtelvæv, g <i>Parenchyma, g</i>	-0,48 ^d	0,02
Fedtvæv, g <i>Adipose tissue, g</i>	0,75 ^a	0,04
DNA, mg <i>DNA, mg</i>	-0,56 ^c	0,15
Hydroxyprolin, mg <i>Hydroxyproline, mg</i>	-0,67 ^b	0,22
Kirtelvæv, % <i>Parenchyma, %</i>	-0,75 ^a	0,01
Fedtvæv, % <i>Adipose tissue, %</i>	0,75 ^a	-0,01

Sandsynligheden for, at r er 0.
Significance of r different from 0.

a) $P < 0,01$; b) $P < 0,05$; c) $P < 0,10$; d) $P < 0,15$

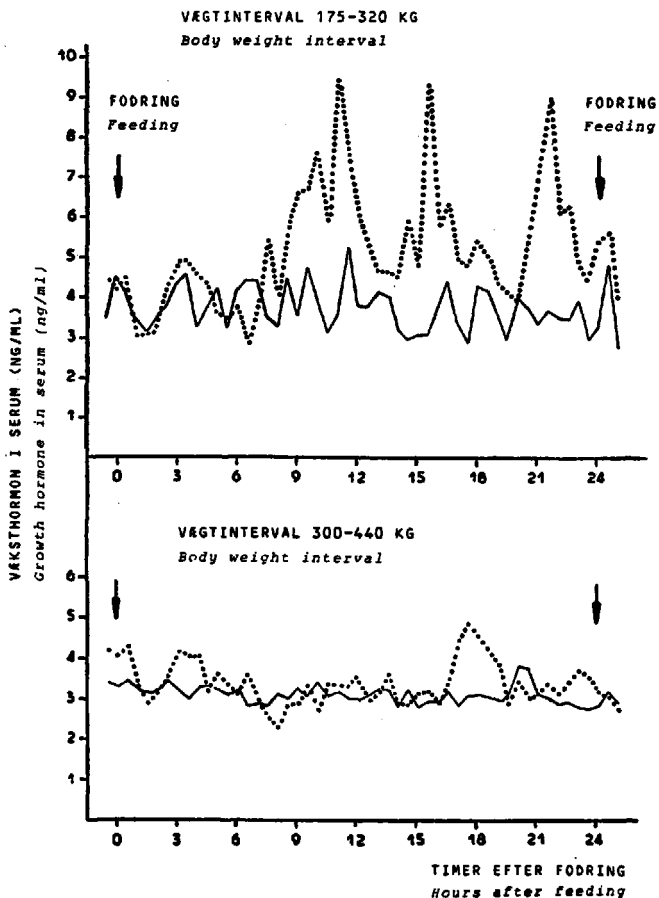
4.5. Blodets indhold af hormoner

Døgnindsamlingerne af blodprøver blev foretaget ved samme legemsvægt på de to fodringsintensiteter. De to indsamlinger for kvierne i vægtintervallet 175-320 kg blev udført ved henholdsvis 249 ± 10 kg og 306 ± 3 kg legemsvægt, medens kvierne i vægtintervallet 300-440 kg vejede 362 ± 7 og 427 ± 4 kg ved døgnindsamlingerne.

Væksthormon i blodet i relation til fodringsintensiteten var ens ved de to døgnindsamlinger. I vægtintervallet 175-320 kg var væksthormon-koncentrationen den samme hos kvierne på begge fodringsintensiteter fra fodring indtil 6-8 timer efter fodring (figur 1). På dette tidspunkt steg blodets indhold af væksthormon fra 3-4 til 6 ng pr. ml i gennemsnit hos de moderat fodrede kvier, medens der ikke var nogen stigning i væksthormonkoncentrationen hos de ad libitum fodrede kvier ($P < 0,05$). Det forøgede niveau hos de moderat fodrede kvier holdt sig - med store variationer - indtil næste fodring. Den gennemsnitlige væksthormonkoncentration i blodet over hele døgnet var $5,3 \pm 0,8$ og $3,7 \pm 0,8$ ng/ml hos henholdsvis de moderat og stærkt fodrede kvier i vægtintervallet 175-320 kg ($P < 0,10$).

I vægtintervallet fra 300 til 440 kg var det gennemsnitlige indhold af væksthormon i blodet hos kvierne på moderat og høj intensitet derimod ikke signifikant forskellig ($P > 0,20$). Den gennemsnitlige koncentration hos de stærkt og moderat fodrede kvier var henholdsvis $3,3 \pm 0,6$ og $3,1 \pm 0,5$ ng/ml serum.

Glucocorticoider i blodet var i gennemsnit højest hos de stærkt fodrede kvier (tabel 9) såvel i vægtintervallet fra 175-320 kg ($P < 0,10$) som fra 300-440 kg ($P < 0,01$). Som det fremgår af tallene var det især lige efter fodringen, at de moderat fodrede kvier havde lavere glucocorticoid-koncentration end de stærkt fodrede ($P < 0,05$ henholdsvis $P < 0,01$) for vægtintervallerne 175-320 og 300-440 kg legemsvægt. Koncentrationen var derimod ikke signifikant forskellig 22-23 timer efter fodring eller lige før næste fodring.



Figur 1. Blodets indhold af væksthormon hos kvier på moderat (.....) eller høj (—) fodringsintensitet
 Figure 1. Serum growth hormone in heifers on moderate (...) or high (—) plane of nutrition.

Tabel 9. Blodets indhold af glucocorticoider (ng/ml)

Table 9. Serum glucocorticoids (ng/ml)

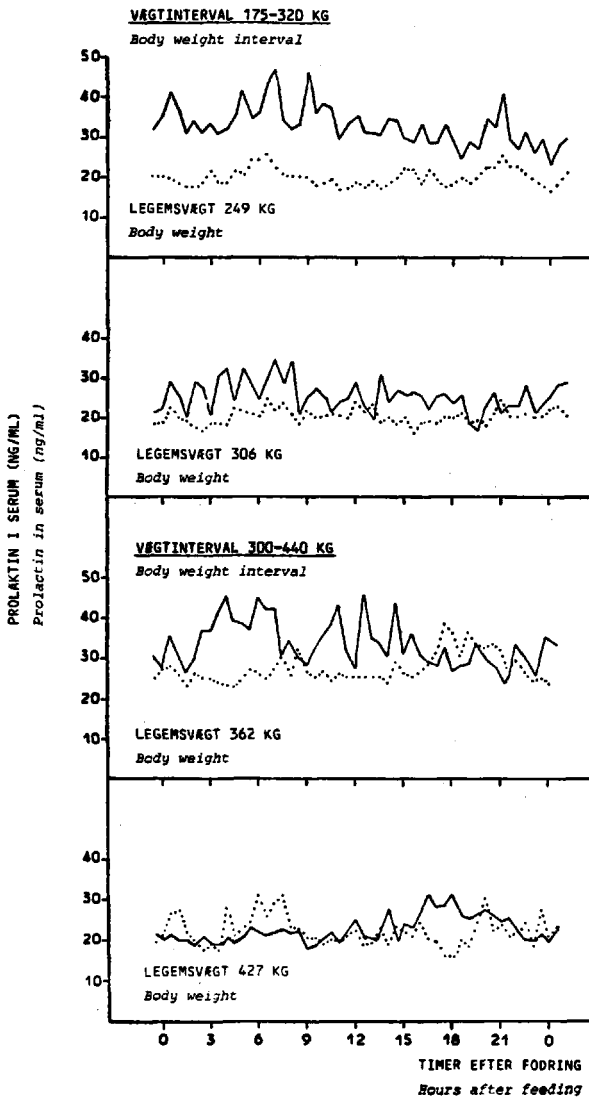
Vægtinterval, kg Body weight interval, kg	Timer efter fodring Hours after feeding	Fodringsintensitet Plane of nutrition	
		Moderat (M) Moderate (M)	Høj (H) High (H)
175-320	2-3	1,5 ± 1,5 ^b	8,0 ± 1,4
	22-23	8,2 ± 2,8	7,7 ± 2,5
	gns./mean	4,9 ± 1,7 ^c	7,8 ± 1,5
300-440	2-3	2,8 ± 1,1 ^a	6,1 ± 1,1
	22-23	5,6 ± 2,0	8,3 ± 1,8
	gns./mean	4,2 ± 1,3 ^a	7,2 ± 1,2

Signifikans af forskellen mellem middeltal i samme linie.
Significance of difference between means on same line.

a) P < 0,01; b) P < 0,05; c) P < 0,10.

Prolaktin i blodet var forskellig mellem første og anden døgnobservation, idet der var vekselvirkning mellem fodringsintensitet og tidspunktet for døgnobservationens gennemførelse i relation til forsøgets start (P < 0,05). Således var prolaktinkoncentrationen 10-15 ng pr. ml blod højere hos de stærkt fodrede end hos de svagt fodrede kvier ved første døgnobservation, medens forskellen var væsentlig mindre ved anden døgnobservation (figur 2). Forskellen skyldes ikke en forøgelse af legemsvægten fra første til anden døgnobservation, idet ændringen forekom hos kvierne i begge vægtintervaller. Årsagen er muligvis, at forskellen i fedningsgrad mellem de stærkt og moderat fodrede kvier var væsentlig større ved anden end ved første døgnobservation.

Hos de stærkt fodrede kvier i vægtintervallet 175-320 kg var der en stigning i prolaktin i blodet efter fodringen indtil et maximum 6-8 timer efter fodringen og derefter et gradvist fald til næste fodring. Hos de moderat fodrede kvier holdt prolaktin-koncentration sig konstant omkring 20 ng pr. ml blod døgnet rundt. Koncentrationen i gennemsnit for døgnet var 19,0 ± 1,7 ng pr. ml for de moderat fodrede mod 28,2 ± 3,8 ng pr. ml for de stærkt fodrede kvier (P < 0,05).



Figur 2. Blodets indhold af prolaktin hos kvier på moderat (···) eller høj (—) fodringsintensitet.
Figure 2. Serum prolactin in heifers on moderate (···) or high (—) plane of nutrition

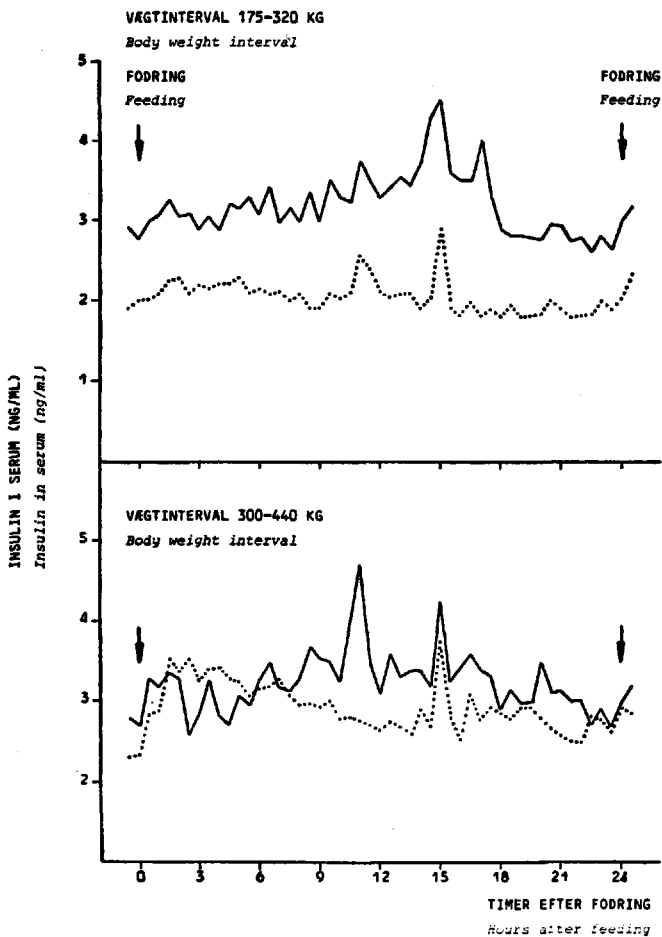
Forskellen mellem fodringsintensiteter var væsentlig mindre i vægtintervallet 300-440 kg og gennemsnitsværdierne var $23,9 \pm 3,3$ og $27,0 \pm 3,1$ ng/ml for henholdsvis de moderat og stærkt fodrede kvier ($P > 0,20$).

Insulin i blodet var højere hos de stærkt end hos de svagt fodrede kvier ($P < 0,05$), men forskellen var størst hos kvierne i vægtintervallet 175-320 kg (figur 3). Gennemsnitsværdierne for kvierne på høj og moderat intensitet var $1,0 \pm 0,2$ og $2,2 \pm 0,4$ ng/ml i vægtintervallet 175-320 kg og $1,9 \pm 0,4$ og $2,3 \pm 0,5$ ng/ml i vægtintervallet 300-440 kg legemsvægt.

Stimulering med thyrotropin releasing hormon (TRH) til undersøgelse af hypofysens kapacitet for oplagring af væksthormon og prolaktin blev foretaget ved en vægt på 276 ± 11 hos kvierne i vægtintervallet 175-320 kg og ved en vægt på 395 ± 5 i vægtintervallet 300-440 kg. Væksthormon i blodet efter injektion af TRH var væsentlig højere hos kvierne på moderat intensitet end hos kvierne på høj intensitet (figur 4) ($P < 0,05$). Forskellen i udskillelsen mellem de to intensiteter var større i vægtintervallet 175-320 kg end i intervallet 300-440 kg ($P < 0,01$). Prolaktin-udskillelsen var i modsætning til væksthormon højest hos de stærkt fodrede kvier ($P < 0,05$), og der var tilsyneladende ingen forskel i fodringsintensitetens indflydelse på udskillelsen i de to vægtintervallet (figur 5).

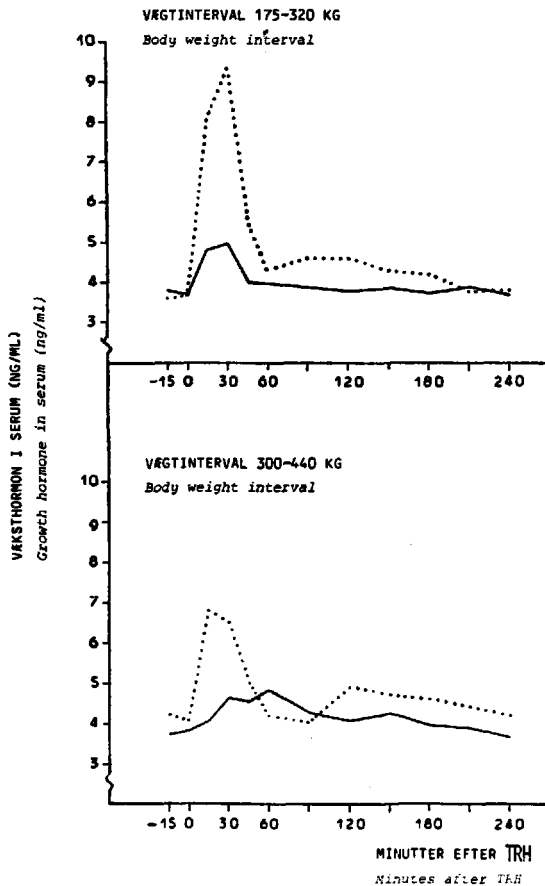
4.6. Sammenhæng mellem yverudvikling og hormonkoncentrationer i blodet

Korrelationerne mellem mål for yverudviklingen og blodets gennemsnitlige indhold af væksthormon samt koncentrationen af væksthormon efter stimulering med TRH, antyder en negativ sammenhæng mellem kirtelvævets vækst og udvikling og væksthormon i blodet (tabel 10). Derimod er der negativ sammenhæng mellem fedtvæv i yveret og væksthormon-koncentrationen i blodet.



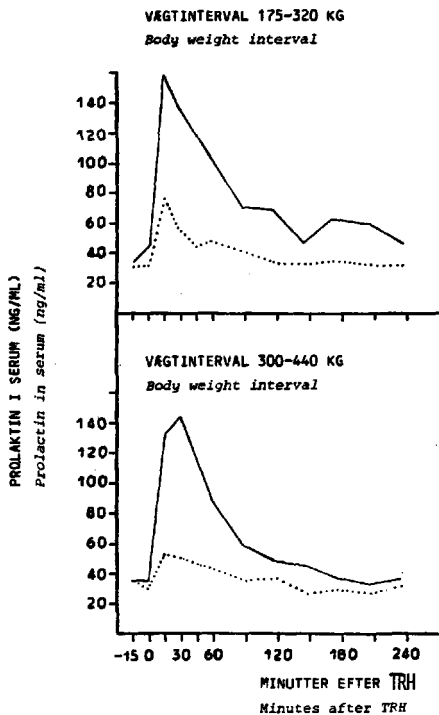
Figur 3. Blodets indhold af insulin hos kvier på moderat (...) eller høj (—) fodringsintensitet.

Figure 3. Serum insulin in heifers on moderate (.....) or high (—) plane of nutrition.



Figur 4. Blodets indhold af væksthormon efter injektion af thyrotropin releasing hormon (TRH) hos kvier på moderat (···) eller høj (—) fodringsintensitet.

Figure 4. Serum growth hormone after injection of thyrotropin releasing hormone (TRH) in heifers on moderate (···) or high (—) plane of nutrition.



Figur 5. Blodets indhold af prolaktin efter injektion af thyrotropin releasing hormon (TRH) hos kvier på moderat (····) eller høj (—) fodringsintensitet.

Figure 4. Serum prolactin after injection of thyrotropin releasing hormone (TRH) in heifers on moderate (···) or high (—) plane of nutrition.

Tabel 10. Sammenhængen mellem blodets indhold af væksthormon og mål for yverets udvikling

Table 10. Relationship of serum growth hormone with measures of mammary development

	Vægtinterval kg Body weight interval, kg	Væksthormonkoncentration Growth hormone concentration		Partiel b-værdi Partiel b-value Gns. konc. alle dyr Mean conc. all animals
		Gns.	Efter TRH	
		Mean	After TRH	
		----- r -----		
Kirtelvæv, g Parenchyma, g	175 - 320 300 - 440	0,45 ^e 0,19	0,46 ^d 0,22	73 ^c
DNA, mg DNA, mg	175 - 320 300 - 440	0,40 0,06	0,24 0,25	149
Fedtvæv, g Adipose tissue, g	175 - 320 300 - 440	-0,53 ^c -0,57 ^c	-0,36 -0,63 ^b	-168 ^d
Kirtelvæv, % Parenchyma, %	175 - 320 300 - 440	0,56 ^c 0,55 ^c	0,49 ^d 0,71 ^a	4,5 ^b
Fedtvæv, % Adipose tissue, %	175 - 320 300 - 440	-0,56 ^c -0,55 ^c	-0,49 ^d -0,71 ^a	-4,5 ^b

Sandsynligheden for, at r eller b er 0.
Probability of r or b equals 0

a) $P < 0,01$; b) $P < 0,05$; c) $P < 0,10$; d) $P < 0,15$; e) $P < 0,20$

Prolaktin-koncentrationen i blodet var negativt korreleret til kirtelvævets vækst, men positivt korreleret med fedtvævets udvikling (tabel 11). En regressionsanalyse viste imidlertid ringe sammenhæng mellem prolaktin i blodet og udviklingen af såvel kirtelvævet som fedtvævet, når der blev korrigeret for blodets indhold af væksthormon, insulin og glucocorticoider. Derimod var der i overensstemmelse med korrelationerne en positiv sammenhæng mellem væksthormon og kirtelvævets vækst og negativ sammenhæng mellem væksthormon og mængden af fedtvæv.

Tabel 11. Sammenhængen mellem blodets indhold af prolaktin og mål for yverets udvikling

Table 11. Relationship of serum prolactin with measures of mammary development

	Vægtinterval kg Body weight interval, kg	Prolaktinkoncentration Prolactin concentration		Partiel b-værdi Partiel b-value
		Gns. Mean	Efter TRH After TRH	Gns.konc.alle dyr Mean conc.all animals
		----- r -----		
Kirtelvæv, g Parenchyma, g	175 - 320 300 - 440	-0,36 -0,34	-0,62 0,01	-2
DNA, mg DNA, mg	175 - 320 300 - 440	-0,62 ^b -0,33	-0,52 ^c -0,20	-21 ^d
Fedtvæv, g Adipose tissue, g	175 - 320 300 - 440	0,52 ^c 0,00	0,70 ^b 0,26	9
Kirtelvæv, % Parenchyma, %	175 - 320 300 - 440	-0,58 ^c -0,15	-0,79 ^a -0,21	-0,2
Fedtvæv, % Adipose tissue, %	175 - 320 300 - 440	0,58 ^c -0,15	0,79 ^a -0,21	0,2

Sandsynligheden for, at r eller b er 0.
Probability of r or b equals 0.

a) $P < 0,01$; b) $P < 0,05$; c) $P < 0,10$; d) $P < 0,15$.

Beregninger viste ingen signifikante sammenhænge mellem yverudviklingen og blodets indhold af glucocorticoider og insulin. Regressionsanalysen antyder imidlertid en positiv sammenhæng mellem koncentrationen af glucocorticoider og mængden af kirtelvæv ($b = 8$ g) samt DNA i kirtelvævet ($b = 77$ mg), medens resultaterne antyder en negativ sammenhæng mellem disse mål, kirtelvævet vækst og insulin ($b = -53$ g og $b = -62$ mg). b-værdierne angiver den forventede ændring i kirtelvævet vækst ved en forøgelse af hormonkoncentrationen med 1 ng/ml blod.

5. DISKUSSION

Swanson (1960) og senere Sejrsen (1978) og Little & Kay (1979) foreslog, at årsagen til nedsat ydelse hos køer opdrættet på høj fodringsintensitet er, at den stærke fodring hæmmer udviklingen af det mælkeproducerende væv. Denne hypotese underbygges af resultaterne fra dette forsøg. Således var mængden af kirtelvæv i vægtintervallet 175-320 kg legemsvægt lavere hos kvier på høj fodringsintensitet end hos kvier på moderat fodringsintensitet. I vægtintervallet 300-440 kg legemsvægt var der derimod ingen forskel i mængden af kirtelvæv hos de stærkt og moderat fodrede kvier. I overensstemmelse med resultater af Sinha & Tucker (1969) udviste kirtelvævet henholdsvis allometrisk og isometrisk vækst i vægtintervallerne 175-320 kg og 300-440 kg legemsvægt.

En negativ indflydelse af fodringsintensiteten under opvæksten på yverets udvikling er også observeret af Swanson (1960) og Little & Kay (1979), men deres observationer bygger alene på en subjektiv vurdering af yverets udvikling hos køer opdrættet på forskellig fodringsintensitet. Amir et al (1968) fandt derimod en større mængde kirtelvæv hos stærkt end hos moderat fodrede kvier, men i denne undersøgelse blev kvierne imidlertid slagtet ved samme alder, og de stærkt fodrede var derfor tungest ved slagtning. Dette er uheldigt ved sammenligninger af yverets vækst, idet udviklingen af det reproduktive system - og dermed også yveret (Cowie 1974) - er knyttet til legemsvægten og ikke alderen (Reid et al 1964, Sejrsen & Larsen 1978, Little et al 1981). En korrektion af de af Amir et al (1968) fundne resultater til alder ved kønsmodenhedens indtræden viser da også, i overensstemmelse med nærværende forsøg, at mængden af kirtelvæv er mindst hos de stærkt fodrede kvier (Sejrsen 1978).

En sammenligning af fodringsintensitetens indflydelse på yverudviklingen i henholdsvis den allometriske og den isometriske fase af yverets vækst er ikke foretaget tidligere. Forsøg, som belyser fodringsintensitetens indflydelse på den senere mælkeydelse hos kvier antyder imidlertid, i overensstemmelse med nærværende forsøg, at den negative påvirkning finder sted i perioden før og omkring kønsmodenhedens indtræden, altså i den allometriske fase af yverudviklingen (Chrichton et al 1960, Hansson et al 1967, Brännäng & Lindkvist 1978, Sejrsen 1978, Foldager et al 1978).

Den fundne forskel i mængden af kirtelvæv skyldes ikke en ændring i kirtelvævetts relative indhold af de forskellige celletyper, idet kirtelvævetts sammensætning - målt såvel biokemisk som histologisk - ikke var påvirket af fodringsintensiteten. Pritchard et al (1972) og Amir et al (1968) fandt ligeledes, at fodringsintensiteten ikke påvirkede kirtelvævetts sammensætning.

På baggrund af den nuværende viden kan det derfor konkluderes, at kirtelvævetts vækst hos kvier hæmmes af høj fodringsintensitet i den allometriske fase af yverudviklingen. Perioden før og omkring kønsmodenhedens indtræden må derfor anses for at være kritisk for kirtelvævetts vækst og dermed mælkeydelsen, idet nedsat vækst af kirtelvævet i denne periode sandsynligvis er en væsentlig årsag til nedsat ydelse hos køer opdrættet på høj fodringsintensitet.

Selv om mængden af kirtelvæv faldt med stigende fodringsintensitet i den allometriske fase af yverudviklingen, var yverets totale vægt forøget hos de stærkt fodrede kvier. Årsagen var en stærk stigning i mængden af fedtvæv, hvilket derfor bekræfter, at yverets totale vægt - og dermed palpering - er af ringe værdi som mål for kirtelvævetts udvikling. Amir et al (1968) og Sorensen et al (1959) fandt også en stigning i mængden af fedtvæv med stigende fodringsintensitet.

Årsagen til fodringsintensitetens negative indflydelse på kirtelvævetts vækst kendes ikke, men Swanson (1960) foreslog, at fedtinfiltrering af kirtelvævet muligvis hæmmer mælkegangenes forgrening. Resultaterne fra dette forsøg støtter ikke denne mulighed, idet fedt-

koncentrationen i kirtelvævet ikke var påvirket af fodringsintensiteten. Swanson har senere foreslået, at en ændring af fedtvævet natur i retning af fastere konsistens, ændret fedttype og mindre blodgennemstrømning muligvis kan være årsagen til den mindre vækst af kirtelvævet hos stærkt fodrede kvier (Swanson 1975). Dette kan muligvis være af betydning, idet mælkegangene og senere også alveolerne vokser ved at forgrene sig ind i fedtvævet og til sidst erstatter næsten alt fedtet (Mayer & Klein 1961). Graziano & Reece (1974) fandt imidlertid i en undersøgelse med mus ingen effekt på kirtelvævet af en ændring i fedtvævet fedtsyresammensætning, og Amir et al (1968) konkluderede på basis af egne resultater, at kirtelvævet er uafhængig af fedtvævet udvikling. Resultaterne fra nærværende forsøg kan ikke afgøre spørgsmålet, idet mængden af kirtelvæv var negativt korreleret med mængden af fedtvævet i den allometriske periode ($r = -0,53$), medens der ikke var nogen sammenhæng i den isometriske periode ($r = 0,02$).

Eftersom yverets udvikling er under hormonal kontrol (Tucker 1969) og flere af de involverede hormoner påvirkes af fodringsintensiteten (Trenkle 1978) er det imidlertid en nærliggende mulighed, at fodringsintensitetens indflydelse på yverudviklingen skyldes en ændring i blodets indhold af et eller flere af de involverede hormoner (Sejrson 1978). Resultaterne fra nærværende forsøg viser i overensstemmelse med tidligere undersøgelser (Bassett 1978, Trenkle 1978), at fodringsintensiteten påvirker hormonkoncentrationen i blodet samt, at døgnvariationen i koncentrationen er afhængig af fodringstidspunktet. Således var blodets indhold af væksthormon - i vægtintervallet 175-320 kg - højest hos de moderat fodrede kvier, hvilket er i overensstemmelse med resultater af bl.a. Bassett et al (1971) og Purchas et al (1971). Blodets indhold af prolaktin var derimod højest hos de stærkt fodrede kvier. Dette er ikke tidligere vist hos kvæg, men Forbes et al (1979) opnåede tilsvarende resultater med får. Insulin-koncentration i blodet var ligeledes højest hos de stærkt fodrede kvier, hvilket også er fundet af Trenkle (1970), Hove & Blom (1973) og Bassett (1974). Fodringsintensitetens indflydelse på koncentrationen af glucocorticoider er ikke afklaret. Mills & Jenny (1979) fandt således i overensstemmelse med resultaterne i nærværende forsøg, at koncentrationen var højest hos stærkt fodrede dyr, medens

Trenkle & Topel (1978) fandt højere koncentration hos moderat end hos stærkt fodrede stude. De observerede variationer i relation til fodringstidspunktet hos de restriktivt fodrede kvier er i overensstemmelse med tidligere undersøgelser for såvel væksthormon som prolaktin og insulin (Bassett 1975, Trenkle 1978). Bassett (1974) og Hudson et al (1975) fandt derimod i modsætning til Mills & Jenny (1979) og resultaterne i nærværende forsøg ingen stigning i blodets indhold af glucocorticoider med stigende afstand fra fodringen.

Den fundne positive sammenhæng mellem blodets indhold af væksthormon og kirtelvævets vækst antyder, at den negative indflydelse af høj fodringsintensitet på yverudviklingen kan skyldes en nedgang i blodets væksthormonkoncentration. Tucker (1969) og Cowie et al (1981) angiver i overensstemmelse hermed - på basis af forsøg med rotter og mus (Lyons et al 1958, Nandi 1959) - at væksthormon er nødvendig for kirtelvævets vækst i denne fase af yverudviklingen hos kvæg. Såfremt kirtelvævets vækst, som foreslået af Swanson (1960) hæmmes af mængden af fedtvæv, påvirkes væksten også indirekte af væksthormon, idet væksthormonkoncentrationen var negativt korreleret med mængden af fedtvæv. Denne sammenhæng antyder, at væksthormon, som foreslået af Bines & Hart (1978) og Peel et al (1981), stimulerer mobilisering af fedt fra kropsreserverne.

Sinha & Tucker (1969) foreslog, at prolaktin stimulerer kirtelvævets vækst hos kvier før første drægtighed. Resultaterne fra nærværende forsøg viser imidlertid en negativ korrelation mellem blodets indhold af prolaktin og kirtelvævets vækst og udvikling, men den negative sammenhæng forsvinder imidlertid efter korrektion for blodets indhold af væksthormon, insulin og glucocorticoider. Prolaktin synes derfor på basis af disse resultater at have ringe indflydelse på kirtelvævets vækst hos kvier, hvilket er i overensstemmelse med undersøgelser med rotter og mus (Lyons et al 1958, Nandi 1959).

Glucocorticoider stimulerer kirtelvævets vækst i forsøg med rotter (Lyons et al 1958), og der var også i dette forsøg en tendens til en positiv sammenhæng mellem blodets indhold af glucocorticoider og kirtelvævets vækst. Insulin var - i overensstemmelse med de nævnte muse- og rotte-forsøg - ikke korreleret med kirtelvævets udvikling.

Sammenfattende kan det konkluderes, at høj fodringsintensitet hæmmer kirtelvævets vækst og udvikling i den allometriske fase af yverudviklingen før og omkring kønsmodenhedens indtræden. Derimod påvirkes kirtelvævets vækst ikke negativt af høj fodringsintensitet i den isometriske vækstfase efter kønsmodenhedens indtræden. Det er derfor sandsynligt, at en væsentlig årsag til fodringsintensitets negative indflydelse på kviers senere mælkeydelse er en nedgang i kirtelvævets udvikling i perioden før og omkring kønsmodenhedens indtræden. I denne periode er blodets indhold af væksthormon lavere hos stærkt fodrede kvier end hos moderat fodrede, og der er positiv sammenhæng mellem blodets indhold af væksthormon og kirtelvævets vækst. Det er derfor muligt, at den mindre vækst af kirtelvævet hos de stærkt fodrede kvier skyldes en ændring i blodets indhold af væksthormon.

På basis af disse resultater er det imidlertid ikke muligt at afgøre, om nedgangen i kirtelvævets vækst hos de stærkt opdrættede kvier skyldes det lavere indhold af væksthormon i blodet, eller om den fundne sammenhæng er tilfældig. Er der imidlertid tale om en reel årsagssammenhæng, kan en forøgelse af blodets indhold af væksthormon sandsynligvis ophæve den negative effekt af høj fodringsintensitet, ligesom der muligvis kan opnås en stimulering af yverudviklingen hos moderet fodrede kvier. Væksthormonkoncentrationen i blodet kan øges ved at stimulere dyrets egen produktion og udskillelse eller ved at give tilskud af væksthormon. Dyrets egen produktion af væksthormon kan stimuleres gennem fodringen og ved tilskud af bl.a. aminosyrerne arginine og ornithin, ligesom produktionen kan øges gennem selektion (Bines & Hart 1978, Handwerger et al 1981). At give tilskud af væksthormon kan også hurtigt blive en realistisk mulighed, idet kvægets væksthormon allerede er blevet fremstillet ved gensplejningssteknikken (Journal of Commerce, 1981).

6. LITTERATUR

- Akers, R.M., C.W.Heald, T.L.Bibb & M.L.McGilliard. 1977. Effect of prepartum milk removal on the quantitative morphology of bovine lactogenesis. *J. Dairy Sci.* 60:1272.
- Amir, S., J.Kali & R.Volcani. 1968. Influence of growth rate on reproduction and lactation in dairy cattle. In: *Growth and Development of Mammals*. Ed. C.A.Lodge.& G.E.Lamming. p. 234-258. Butterworth, London.
- Bassett, J.M. 1974. Diurnal patterns of plasma insulin, growth hormone, corticosteroids and metabolite concentrations in fed and fasted sheep. *Aust. J.Biol. Sci.* 27:167.
- Bassett, J.M. 1975. Dietary and gastrointestinal control of hormones regulating carbohydrate metabolism in ruminants. In: *Digestion and Metabolism of Ruminants*. Ed. I.W.McDonald & A.C.I.Aarner. Armidale, Univ. of New England Publ. Unit. p. 383-398.
- Bassett, J.M., R.H.Weston and J.P.Hogan. 1971. Dietary regulation of plasma insulin and growth hormone concentrations in sheep. *Aust. J.Biol. Sci.* 24:321.
- Bines, J.A. & I.C.Hart. 1978. Hormonal regulation of the parturition of energy between milk and body tissue in adult cattle. *Proc. Nutr. Soc.* 37:281.
- Brännäng, E. & G. Lindkvist. 1978. Rearing intensity, calving age and milk yield - a series of twin studies. Report 24. Dept. of Anim. Breeding & Genetics, Swedish University of Agr. Sci. 49 pp.
- Chalkey, H.W. 1943. Method for the quantitative morphologic analysis of tissues. *J.Natl. Cancer Inst.* 4:47.
- Chrichton, J.A., J.N.Aitken & A.W.Boyne. 1960. The effect of plane of nutrition during rearing on growth, production, reproduction and health of dairy cattle. II Milk production during first three lactations. *Anim. Prod.* 2:159.

- Convey, E.M., V.G.Smith, K.Mongkonpunya, J.Zolman & H.D.Hafs. 1975. Clinical application of hypothalamic hormones in animals. In: Hypothalamic hormones. Ed. E.S.E.Hafez and J.R.Peel. Ann. Arbor Science, Ann. Arbor. p 101-128.
- Cowie, A.T. 1949. The relative growth of the mammary gland in normal, gonadectomized and adrenal ectomized rats. J.Endocr. 6:145.
- Cowie, A.T. 1974. Overview of the mammary gland. J.Invest.Derm. 63:2.
- Cowie, A.T., J.S.Tindal & A.Yokoyama. 1966. The induction of mammary growth in hypophyse ectomized goat. J.Endocr. 34:185.
- Cowie, A.T. & J.S.Tindal. 1971. The physiology of lactation. Butterworth, London. 392 pp.
- Cowie, A.T., I.A.Forsyth & I.C.Hart. 1981. Hormonal control of lactation. Springer Verlag, Berlin.
- Faulkin, L.J. & K.B.DeOme. 1960. Regulation of growth and spacing of gland elements in the mammary fat pad of the C3H mouse. J.Natl. Cancer Inst. 24:953.
- Foldager, J., K.Sejrsen and J.B.Larsen. 1978. Opdrætningsintensitetens indflydelse på yverets udvikling og mælkeproduktion i første laktation. Statens Husdyrbrugsforsøg. Medd. nr. 226.
- Forbes, J.M., P.M.Driver, W.B.Brown & C.G.Scans. 1979. Effect of daylength on the growth of lambs. Anim. Prod. 29:43.
- Gill, J.L. & H.D.Hafs. 1971. Analysis of repeated measurements of animals. J.Anim.Sci. 33:331.
- Graziano, J.H. & R.P.Reece. 1974. Effect of size and lipid composition of mammary gland, fat-pad on mammary gland growth. J.Dairy Sci. 57:32.
- Grigsby, J.S., W.D.Oxender, H.D.Hafs, D.G.Britt & R.A.Merkel. 1974. Serum insulin, glucose and free fatty acids in the cow and fetus during gestation. Proc.Soc.Exp. Biol. Med.147:830.
- Handwerger, S., A.Grandis, S.Barry & M.C.Crenshaw. 1981. Stimulation by ornithine of ovine placental lactogen secretion. J.Endocr. 88:283.
- Hansson, A., E.Brännäng & L.E.Liljedahl. 1967. Studies on monozygous cattle twins XIX. The interaction of heredity and intensity of rearing with regard to growth and milk yield in dairy cattle. Lantbr. Högsk. Ann. 33:643.

- Hove, K. & A.K.Blom. 1973. Plasma insulin and growth hormone in dairy cows: diurnal variation and relation to food intake and plasma sugar and acetoacetate levels. *Acta Endocr.* 73:289.
- Hudson, J.B., M.Mullerd, W.G.Whittlestone & W.Payne. 1975. Diurnal variations in blood cortisol in the dairy cow. *J.Dairy Sci.* 53:30.
- Johnson, H.D. & W.J.Vanjonack. 1976. Effects of environmental and other stressors on blood hormone patterns in lactating animals. *J. Dairy Sci.* 59:1603.
- Journal of Commerce. 1971. Genentech, Monsanto, Join in development of growth hormone.
- Kirkham, W.R. & C.W.Turner. 1953. Nucleic acids of the mammary glands of rats. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 83:123.
- Little, W. & R.M.Kay. 1979. The effect of rapid rearing and early calving on subsequent performance of dairy heifers. *Anim. Prod.* 29:131.
- Little, W., C.B.Mallinson, D.N.Gibbons & G.J.Rowlands. 1981. Effects of plane of nutrition and season of birth on the age and body weight at puberty of British Friesian heifers. *Anim. Prod.* 33:273.
- Lyons, W.R., C.H.Li & R.E.Johnson. 1958. The hormonal control of mammary growth. *Recent Prog. Horm. Res.* 14:219.
- Mayer, G. & M.Klein. 1961. Histology and cytology of the mammary gland. In: *Milk: The mammary gland and its secretion*. I. Ed. S.K.Kon & A.T.Cowie. Academic Press, London.
- Mills, S.E. & B.F.Jenny. 1979. Effects of high concentrate feeding and fasting on plasma glucocorticoids in dairy heifers. *J.Anim. Sci.* 48:961.
- Mirsky, A.E. & H.Ris. 1949. Variable and constant components of chromosomes. *Nature* 163:666.
- Nandi, S. 1959. Hormonal control of mammogenesis and lactogenesis in the C3H/He Crgl mouse. *Univ. of Calif. Publ.Zool.* 65:1.
- Nielsen, J. 1960. Måling af yverkirtlerne hos kviekalve som metode til vurdering af disses ydelsesanlæg. 32. beretning fra forsøgslaboratoriet, 24 pp.
- N.R.C. 1978. Nutrient requirement for dairy cattle. National Research Council, National Academy of Sciences, Washington.D.C. 76 pp.
- Ovesen, E.B. 1970. Undersøgelser over malkeorganernes morfologiske egenskaber hos køer i første laktation. *Lic.afh.KVL. København.* 148 pp.
- Paape, M.J. & H.A.Tucker. 1969. Mammary nucleic acid, hydroxyproline and hexosamine of pregnant rats during lactation and postlactational involution. *J.Dairy Sci.* 52:380.

- Peel, C.J., D.E.Bauman, R.C.Gorewit & C.J.Sniffen. 1981. Effects of exogenous growth hormone on lactational performance in high yielding dairy cows. *J.Nutr.* 111:1662.
- Peters, R.R. & H.A.Tucker. 1978. Prolactin and growth hormone responses to photoperiod in heifers. *Endocr.* 103:229.
- Pritchard, D.E., H.D.Hafs, H.A.Tucker, L.J.Boyd, R.W.Purchas and J.T.Huber. 1972. Growth, mammary, reproductive and pituitary hormone characteristics of Holstein heifers fed extra grain and melengestrol acetate. *J. Dairy Sci.* 55:995.
- Prockop, D.J. & S.Udenfriend. 1960. A specific method for the analysis of hydroxyproline in tissue and urine. *Anal. Biochem.* 1:228.
- Purchas, R.W., K.L.Macmillian & H.D.Hafs. 1970. Pituitary and plasma growth hormone levels in bulls from birth to one year of age. *J.Amin. Sci.* 31:358.
- Purchas, R.W., A.M.Pearson, D.E.Pritchard, H.D.Hafs and H.A.Tucker. 1971. Some carcass quality and endocrine criteria of Holstein heifers fed melengestrol acetate. *J.Anim.Sci.* 32:628.
- Reid, J.T., J.K.Loosli, G.W.Trimberger, K.L.Turk, S.A.Asdell and S.E.Smith. 1964. Causes and prevention of reproductive failure in cattle. IV. Effect of plane of nutrition during early life on growth, reproduction, health and longevity of Holstein cows. Cornell Univ., Agric. Exp. Sta. Bull. 987, Ithaca, N.Y. 31 pp.
- Sejrsen, K. 1978. Mammary development and milk yield in relation to growth rate in dairy and dual purpose heifers. *Acta Agric. Scand.* 28:41.
- Sejrsen, K. 1981. Mammary development in relation to plane of nutrition and serum hormone concentrations in pre- and postpubertal heifers. Ph.D.thesis. Michigan State University. 139 pp.
- Sejrsen, K. & J.B.Larsen. 1978. Ensilage-kraftfoderforholdets indflydelse på kviers tilvækst samt mælkeydelse i første laktation. 465. beretning fra Statens Husdyrbrugsforsøg, København. 74 pp.
- Sejrsen, K., J.T.Huber, H.A.Tucker & R.M.Akers 1982a. Influence of plane of nutrition on mammary development in pre- and postpubertal heifers. Under trykning i *J.Dairy Sci.*
- Sejrsen, K., J.T.Huber & H.A.Tucker. 1982b. Influence of plane of nutrition on serum hormone concentrations and their relationship with mammary growth in heifers. Under trykning i *J.Dairy Sci.*
- Sejrsen, K., J.Foldager, J.T.Huber & H.A.Tucker. 1982c. Nutrition-endocrine regulation of mammary growth and subsequent milk-production in dairy heifers. Under trykning i *J.Dairy Sci.*

- Sinha, Y.N. & H.A.Tucker. 1969. Mammary development and pituitary prolactin levels of heifers from birth through puberty and during the estrous cycle. *J.Dairy Sci.* 52:507.
- Smith, V.G., L.A.Edgerton, H.D.Hafs & E.M.Convey. 1973. Bovine serum estrogens, progestins and glucocorticoids during late pregnancy, parturition and early lactation. *J.Anim.Sci.* 36:391.
- Sorenson, A.M., W.Hansel, W.H.Hough, D.T.Armstrong, K.McEntee & R.W.Bratton. 1959. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. I. Influence of underfeeding and overfeeding on growth and development of Holstein heifers. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Bull.* 936. Ithaca N.Y. 52 pp.
- Swanson, E.W. 1960. Effect of rapid growth with fattening of dairy heifers on their lactational ability. *J.Dairy Sci.* 43:377.
- Swanson, E.W. 1975. Future research on problems of increasing meat production by early calving. In: *The early calving of heifers and its impact on beef production.* Ed. J.C.Taylor. *Comm. Eur. Comm. Brussels.* p. 281-288.
- Swanson, E.W. & J.I. Poffenbarger. 1979. Mammary gland development of dairy heifers during their first gestation. *J.Dairy Sci.* 62:702.
- Sweet, W.E., I.H.Book, C.A.Matthews & M.H.Fohrman. 1955. Evaluation of mammary gland development in Holstein and Jersey calves as a measure of potential producing capacity. *USDA. Tech. Bull.* 1111.
- Trenkle, A. 1970. Effects of short chain fatty acids, feeding, fasting and type of diet on plasma insulin levels in sheep. *J.Nutr.* 100:1323.
- Trenkle, A. 1978. Relation of hormonal variations to nutritional studies and metabolism of ruminants. *J.Dairy Sci.* 61:281.
- Trenkle, A. & D.G.Topel. 1978. Relationship of some endocrine measurements to growth and carcass composition of cattle. *J.Anim. Sci.* 46:1604.
- Tucker, H.A. 1964. Influence of number of suckling young on nucleic acid content of lactating rat mammary gland. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 116:218.
- Tucker, H.A. 1969. Factors affecting mammary gland cell numbers. *J.Dairy Sci.* 52:720.
- Tucker, H.A. 1971. Hormonal response to milking. *J.Anim.Sci.* 32 Suppl. 1.
- Tucker, H.A. 1981. Physiological control of mammary growth, lactogenesis and lactation. *J. Dairy Sci.* 64:1403.
- Wallace, C. 1953. Observations on mammary development in calves and lambs. *J.Agric.Sci.* 43:413.