

OVER DE OSMOTISCHE WAARDE EN DE GEHALTEN
AAN ENIGE OPGELOSTE BESTANDDELEN VAN
DE DARMINHOUD EN DE MEST BIJ HET RUND,
IN VERBAND GEBRACHT MET DE RESORPTIE
DER MINERALEN

E. J. VAN WEERDEN

NN08201.254

OVER DE OSMOTISCHE WAARDE
EN DE GEHALTEN
AAN ENIGE OPGELOSTE BESTANDDELEN
VAN DE DARMINHOUD EN DE MEST
BIJ HET RUND, IN VERBAND GEBRACHT
MET DE RESORPTIE DER MINERALEN

*THE OSMOTIC PRESSURE AND THE CONCENTRATION
OF SOME SOLUBLE COMPONENTS OF THE INTESTINAL
CONTENTS AND THE FAECES OF THE COW, IN
RELATION TO THE ABSORPTION OF THE MINERALS*

With a summary in English

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. DE JONG,
HOGLERAAR IN DE VEETEELTWETENSCHAP,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAAT
DER LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 1 MEI 1959 TE 16 UUR

DOOR

EELCO JAN VAN WEERDEN



H. VEENMAN & ZONEN N.V. - WAGENINGEN - 1959

STELLINGEN

I

De in de literatuur algemeen aangehangen theorie, dat in het gehele darmkanaal wordt gestreefd naar isotonie met het bloed, gaat bij het rund niet op.

II

Bij de handhaving van de Na-status van het rund vervult de dikke darm een zeer belangrijke rol.

III

De uitkomsten van de resorptieproeven van BUCHER c.s. met isotonische NaCl-oplossingen in het ileum van honden bewijzen niet, dat uitwisseling van Cl' tegen HCO_3' is opgetreden; zij kunnen ook worden verklaard uit de invloed van de secretie van het darmsap.

G. R. BUCHER c.s., American Jnl. of Physiol. 163 (1950) 1-13.

IV

Men is bij de bestudering van het verband tussen de samenstelling van het rantsoen en het optreden van kopziekte veelal te voorbarig met het trekken van conclusies.

V

Omdat in de selectiemesterijen door het frequent optreden van ziekten, zoals b.v. pneumonieën, de vergelijking van groei en voederverbruik onzuiver wordt, is voor een juiste selectie een doelmatige bestrijding van deze ziekten een allereerste voorwaarde.

VI

Het is wenselijk bij het onderzoek aangaande loopstallen voor rundvee meer aandacht te schenken aan de mestbereiding en de mestafvoer.

VII

De teelt van de voederlupine als stoppelgewas zal in Nederland niet op grote schaal ingang vinden, tenzij men er in slaagt een ras te kweken, dat een behoorlijke opbrengst aan groene massa paart aan een goede opbrengst aan zaaizaad.

VIII

Het is voor Nederland van weinig belang bij de tarweteelt te streven naar de verbouw van rassen met een hoge bakkwaliteit.

IX

De aanbevolen hoeveelheid Ca voor de menselijke voeding, zoals die wordt vermeld in de Nederlandse Voedingsmiddelentabel, is voor vele categorieën onnodig hoog.

X

De inpoldering van de Lauwerszee moet voor Noord-Groningen zowel in economisch als in cultureel opzicht een levensbelang worden geacht.

VOORWOORD

Het is mij een vreugde ter gelegenheid van het verschijnen van dit proefschrift een woord van dank te kunnen richten tot allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Hooggeleerde BROUWER, hooggeachte promotor, het was op Uw initiatief, dat ik dit onderzoek heb aangevat. Ik ben U veel dank verschuldigd voor de wijze, waarop U mij bij de uitvoering hiervan terzijde hebt gestaan. Uw grote werkkraft en het enthousiasme, waarmee U zich aan de bestudering van de fysiologie der dieren wijdt, werken in hoge mate stimulerend voor de onder Uw leiding werkende onderzoekers. De opbouwend-critische instelling, waarmee U het werk van Uw medewerkers volgt, heeft mij steeds weer getroffen.

De prettige samenwerking met mijn vroegere collega's van het Laboratorium voor Fysiologie der Dieren zal voor mij steeds een aangename herinnering blijven. Op deze plaats wil ik ook gaarne mijn dank betuigen aan mej. Dr. B. D. E. GAILLARD, Drs. G. F. BLOM en Dr. W. Tj. BINNERTS voor de hulp, die zij mij bij de uitvoering van dit onderzoek hebben verschaft; de vele gesprekken met hen zijn voor mij zeer waardevol geweest.

Ook het personeel van het Laboratorium voor Fysiologie der Dieren heeft mij in de afgelopen jaren in belangrijke mate zijn medewerking verleend; in het bijzonder geldt dit mej. I. E. SCHIPPER, die een aanzienlijk deel van de routine-bepalingen steeds nauwgezet heeft verricht. Ook de heer VAN EDEN komt een woord van dank toe voor de wijze, waarop hij de vele tekeningen voor dit proefschrift heeft vervaardigd.

Aan mej. N. ZWART en Dr. D. G. ARMSTRONG betuig ik mijn welgemeende dank voor het corrigeren van het Engelse deel van de tekst.

Tenslotte dank ik de Directie van de Landbouw, dat zij het mij mogelijk heeft gemaakt dit onderzoek te voltooien.

INHOUD¹⁾

Inleiding	2
HOOFDSTUK I. Literatuuroverzicht betreffende de osmotische verhoudingen en het gedrag van enige bestanddelen in het darmkanaal	4
1. Inleiding	4
2. Osmotische druk	5
3. Calcium, magnesium en anorganisch fosfaat	10
4. Ammoniak	12
5. Natrium en kalium	13
6. Vluchtige zuren	22
7. Chloor, koolzuur en waterstofionen-concentratie	24
HOOFDSTUK II. Methodiek van het onderzoek	31
1. Inleiding	31
2. Het uitpersen van mest en darminhoud	33
3. De analyse van het perssap	37
4. Het bewaren van mest en darminhoud	43
HOOFDSTUK III. Uitkomsten van het onderzoek	45
1. Onderzoek van mest	45
2. Onderzoek van darminhoud	47
HOOFDSTUK IV. Bespreking van de uitkomsten	56
1. Vriespuntsverlaging en geleidingsvermogen	56
2. Droge-stof-gehalte van de darminhoud	59
3. Gehalte aan droge stof, organische stof en as van het perssap	61
4. Gehalten aan kationen	65
a. Calcium en magnesium	65
b. Ammoniak	66
c. Natrium en kalium	69
5. Gehalten aan anionen	75
a. Vluchtige zuren	75
b. Chloor, koolzuur en pH	76
c. Anorganisch fosfaat	83
d. Sulfaat	84

6. Berekende osmotische concentratie	85
7. Besluit	87
Samenvatting	90
Summary	93

¹⁾ Dit onderzoek werd verricht met steun van de Directie van de Landbouw in het kader van een der landbouwkundige projecten gefinancierd met M.S.A.-gelden.

INLEIDING

Sinds de onderzoeken van FORBES (1917, 1918, 1922, 1935) en van andere Amerikaanse onderzoekers weet men, dat de calcium- en fosforstofwisseling bij het rund te wensen over kan laten. Gedurende de eerste helft van de lactatieperiode zijn de Ca- en P-balansen dikwijls negatief, zodat aanzienlijke hoeveelheden van deze mineralen aan het lichaam worden onttrokken. In de tweede helft van de lactatieperiode en tijdens de droogstand treedt herstel in. Ook in het histologische beeld van de beenderen komt dit tot uiting (V. D. WAL, 1956). Gewoonlijk verloopt dit proces zonder dat zich uiterlijk symptomen van ziekte voordoen; maar bij zeer productieve dieren kunnen tijdelijke of blijvende ziekteverschijnselen het gevolg zijn.

Er zijn vele aanwijzingen, dat zich ook in de stofwisseling van enige andere mineralen storingen kunnen voordoen. Zo is reeds lang bekend, dat het Mg-gehalte van het bloedserum bij kopziekte lager is dan normaal. Er zijn redenen om aan te nemen, dat dit verband houdt met de kalium-, natrium- en fosforstofwisseling (zie o.a. SJOLLEMA, 1931, 1951/1952; BROUWER & V. D. VLIERT, 1951; BROUWER, 1951, 1952, 1956a, b; T'HART & KEMP, 1956; KEMP & T'HART, 1957). Voorts werd gevonden, dat bij melkziekte het Ca-gehalte van het bloedserum is verlaagd. Niet alleen echte ziekte-toestanden, maar ook vele gevallen van suboptimale gezondheid van het vee zijn aan storingen in de mineraalstofwisseling toegeschreven.

Er was dus alle reden de mineraalstofwisseling van het rund aan een nader onderzoek te onderwerpen. Het leek van belang hierbij in de eerste plaats aandacht te schenken aan de resorptie uit het darmkanaal. Over dit uiterst belangrijke proces en over de wetten, welke het beheersen, is nl. nog zeer weinig bekend. Dit vraagstuk is voor het rund van bijzonder belang, omdat door dit dier over het algemeen grote hoeveelheden waterrijke mest worden afgescheiden. Zoals door BROUWER (1956b) wordt opgemerkt, zullen in het mestvocht nog tal van stoffen zijn opgelost, die aldus aan de resorptie worden onttrokken. FRENS (1956a, b) vestigde er de aandacht op, dat de koeien op de bedrijven, waar de moderne weidebouwmethoden worden toegepast, veelal gedurende een groot gedeelte van het weideseizoen een zeer slappe mest afscheiden. Hierdoor zouden aanzienlijke hoeveelheden mineralen voor het lichaam verloren kunnen gaan. Volgens deze onderzoeker zou dit wel eens van belang kunnen zijn voor de verklaring van allerlei ongewenste symptomen, die soms op intensief gevoerde weidebedrijven voorkomen.

Over de hoeveelheid en de aard van de opgeloste mestbestanddelen was bij de aanvang van dit onderzoek maar weinig bekend. Op grond van onderzoeken bij andere diersoorten mocht echter worden verwacht, dat de totale concentratie aan opgeloste bestanddelen, zoals die tot uiting komt in de osmotische druk,

gelijk zou zijn aan die van het bloeds serum. Bij de bepaling van de osmotische waarde van een aantal monsters normale rundermest, in 1954 in opdracht van prof. BROUWER uitgevoerd door de toenmalige student BOUMA aan het Laboratorium voor Dierfysiologie, kwam echter het verrassende feit naar voren, dat deze waarde niet gelijk is aan die van het bloed, maar zeer aanzienlijk kleiner. Dit wijst er op, dat in het darmkanaal van het rund een mechanisme werkzaam is, dat de uitscheiding van opgeloste stoffen met de mest sterk beperkt. Het leek ons nu van belang iets meer te weten te komen over de aard en de werking van dit mechanisme. Uit onderzoekingen bij andere diersoorten is nl. duidelijk geworden, dat de minerale stoffen een belangrijke rol spelen bij de osmotische verhoudingen in het darmkanaal. Wij vermoedden daarom, dat er verband zou bestaan tussen het gedrag van de mineralen in het darmkanaal en de onverwacht geringe osmotische waarde van het mestvocht.

Bij het nagaan van de literatuurgegevens bleek, dat er in de loop der tijden veel onderzoek is verricht over de osmotische verhoudingen in het darmkanaal. Ook de resorptie en secretie der mineralen is diepgaand bestudeerd. De zeer uitgebreide literatuur over deze onderwerpen heeft echter vrijwel uitsluitend betrekking op onderzoek bij kleine laboratorium-proefdieren. Hoewel dit onderzoek vele belangrijke gegevens heeft verschaft, zijn er toch nog vele verschijnselen niet voldoende duidelijk verklaard. Zo is voor het feit, dat bepaalde bestanddelen, zoals Na en Cl, tegen een concentratieverval in geresorbeerd kunnen worden, nog steeds geen bevredigende verklaring te geven.

Wat echter de herkauwers betreft, hier hebben de processen, die zich in het darmkanaal afspelen, pas gedurende de laatste tien à vijftien jaar de algemene belangstelling getrokken. Tot nu toe heeft het onderzoek zich echter vrijwel uitsluitend beperkt tot de voormagen. Dit onderzoek is zeer vruchtbaar geweest. Zo zijn wij thans vrij goed ingelicht over het gedrag van de minerale bestanddelen in de voormagen; maar over de lotgevallen van deze bestanddelen in de rest van het maagdarmkanaal is nog maar zeer weinig bekend.

Zoals boven reeds werd uiteengezet, was het hoofddoel van dit onderzoek nadere gegevens te verkrijgen over aard en werking van het mechanisme, dat verantwoordelijk is voor de geringe osmotische waarde van het mestvocht. Hiertoe zijn bepalingen verricht van de osmotische waarde van de darminhoud uit de verschillende gedeelten van het maagdarmkanaal. Tevens werden de gehalten bepaald van een aantal opgeloste bestanddelen, waarvan mocht worden verwacht, dat zij van belang zouden zijn voor de grootte van de osmotische druk. Hiervoor werden uitgekozen natrium, kalium, calcium, magnesium, ammoniak, chloor, koolzuur, fosfaat, sulfaat en vluchtige zuren. Wij hebben ons beperkt tot waarnemingen bij mest en inhoud uit de dikke, de blinde en de dunne darm en uit de lebmaag. Onderzoek van inhoud van de voormagen is om de volgende twee redenen achterwege gelaten. Ten eerste zijn wij uit andere onderzoekingen reeds goed op de hoogte met het gedrag van de opgeloste bestanddelen in deze afdelingen van het maagdarmkanaal. De tweede reden was, dat de samenstelling van de inhoud der voormagen te veel afhankelijk is van het voedsel en van het tijdstip, waarop dit voedsel en ook water zijn opgenomen.

Bij de uitvoering van het hier geschetste plan van onderzoek krijgt men de beschikking over gegevens betreffende de hoeveelheden van de bovenvermelde bestanddelen, die in de verschillende gedeelten van het darmkanaal in de darminhoud zijn opgelost. Wij koesterden de hoop op deze wijze tevens iets meer te weten te komen over het gedrag van deze stoffen in het darmkanaal. Er zullen

echter slechts conclusies mogelijk zijn over het gedrag van die stoffen, welke geheel in opgeloste toestand in de darminhoud aanwezig zijn. Zo doet zich bij Ca, Mg en fosfaat het bezwaar voor, dat deze bestanddelen door velerlei oorzaken in onopgeloste toestand kunnen overgaan. Een daling van de gehalten behoeft hier dus niet te wijzen op resorptie, maar kan ook worden veroorzaakt door precipitatieverschijnselen. De andere genoemde bestanddelen zullen praktisch wel geheel in opgeloste toestand aanwezig zijn, hoewel speciaal wat het kalium betreft nog enige onzekerheid kan bestaan. Het is nl. niet zeker of al het kalium, dat in de plantencellen aanwezig is, reeds in de voormagen en de lebmaag hieruit is vrijgekomen.

De schrijver betuigt hierbij zijn welgemeende dank aan al diegenen, die hebben medegewerkt aan het tot stand komen van dit onderzoek.

Prof. Dr. E. BROUWER nam het initiatief tot dit onderzoek en was steeds bereid tot het geven van waardevolle adviezen en suggesties.

De collegae chemici van het Laboratorium voor Dierfysiologie waren behulpzaam bij het oplossen van de moeilijkheden op chemisch gebied.

Dank zij de toestemming van de beheerder van het Laboratorium voor Landbouwplantenteelt van de Landbouwhogeschool, Prof. Ir. W. J. DEWEZ, konden wij beschikken over de voor de uitvoering van ons onderzoek noodzakelijke koelruimte.

Het personeel, werkzaam aan het Gemeentelijk Slachthuis te Wageningen, verleende zijn zeer gewaardeerde medewerking bij het verzamelen van het materiaal voor dit onderzoek.

HOOFDSTUK I

LITERATUUROVERZICHT BETREFFENDE DE OSMOTISCHE VERHOUDINGEN EN HET GEDRAG VAN ENIGE BESTANDDELEN IN HET DARMKANAAL

1. INLEIDING

In dit hoofdstuk zal aan de hand van de literatuur een overzicht worden gegeven van hetgeen bekend is over de osmotische verhoudingen in het darmkanaal en over het gedrag van de bestanddelen, die in de Inleiding zijn genoemd. Over enkele van deze onderwerpen is een dermate omvangrijke literatuur verschenen, dat wij ons bij de bespreking grote beperkingen hebben moeten opleggen.

Zo is het gedeelte over de osmotische druk zeer kort gehouden. De onderzoeken op dit terrein, die over het algemeen reeds van oudere datum zijn, zijn nl. reeds uitvoerig in enige overzichtsartikelen behandeld.

Bij de bespreking van de literatuur over het gedrag van de bestanddelen, die door ons zijn bepaald, zijn wij van de volgende gedachtengang uitgegaan. Zoals in de Inleiding van dit proefschrift werd opgemerkt, kunnen bij de werkwijze, die bij dit onderzoek is gevolgd, geen conclusies worden getrokken over de lotgevallen van het calcium, het magnesium en het fosfaat. Daar hieromtrent geen nieuwe gezichtspunten naar voren kunnen worden gebracht, hebben wij er van afgezien een uitvoerige bespreking te geven van de literatuur. Om dezelfde reden

is ook de bespreking van de literatuur over het ammoniak en de vluchtige zuren zeer kort gehouden. Het gedrag van het natrium, het kalium, het chloor en het koolzuur is echter uitvoerig behandeld, omdat hierover bij ons onderzoek belangrijke feiten aan het licht zijn getreden.

2. OSMOTISCHE DRUK

Reeds in het laatst der vorige eeuw hebben de osmotische verschijnselen in het darmkanaal sterk de aandacht getrokken. Vooral de vraag in hoeverre de resorptie uit het darmkanaal verklaard kan worden door verschijnselen als diffusie, osmose en filtratie, is aanleiding geweest tot veel onderzoek. Enige van de bekendste onderzoekers op dit terrein waren o.a. HEIDENHAIN, HAMBURGER, HÖBER, VERZAR. Voordat enkele van de belangrijkste uitkomsten van dit onderzoek nader worden besproken, zal iets worden medegedeeld over de methoden, die bij het onderzoek van de darmresorptie veel zijn toegepast.

De meeste resorptieproeven zijn uitgevoerd in afgebonden gedeelten van het darmkanaal of in permanente darmfistels. Bij de eerste methode wordt b.v. als volgt te werk gegaan (HEIDENHAIN, 1894; HÖBER, 1898). De proefdieren, veelal honden of ratten, worden verdoofd. Hierna wordt de buikholte geopend. Een bepaald stuk van de darm wordt aan beide zijden afgebonden. In elk uiteinde van deze darmlis wordt een opening gemaakt, waar door de te onderzoeken oplossing ingebracht en uitgehaald kan worden. Nadat de darmlis grondig is schoongespoeld, b.v. met Ringerse oplossing, wordt de proefoplossing in het darmlumen gebracht. Tijdens de proef wordt de darmlis meestal weer in de buikholte teruggelegd. Na een bepaalde tijd wordt de proefoplossing uit de darm verwijderd.

Eén van de bezwaren van deze methode is, dat gewerkt wordt met verdoofde dieren. Het is mogelijk, dat hierdoor het gedrag van de darm niet normaal is. Verder moet er zorg voor worden gedragen, dat de darm tijdens de operatie en tijdens de proef niet wordt beschadigd. Bij het toepassen van deze methode is veelvuldig de fout begaan, dat de darmlis vóór de eigenlijke proef werd uitgespoeld met gedestilleerd water i.p.v. met fysiologische zoutoplossing. Door het spoelen met water kan het darmepithelium nl. ernstig worden beschadigd (REID, 1898; DENNIS, 1940; BLICKENSTAFF, 1954).

Een andere veelvuldig toegepaste methode is die, waarbij gebruik wordt gemaakt van darmfistels volgens Vella of Thiry-Vella. Na het openen van de buikholte wordt de darm op twee plaatsen doorgesneden. De uiteinden van het hierdoor geïsoleerde stuk darm worden nu in de buikwand vastgenaaid, terwijl de beide andere stukken aan elkaar worden gehecht. Het dier heeft daarna dus weer een normaal functionerende, zij het iets kortere, darm en daarenboven een afgesloten stuk darm, waarin resorptieproeven kunnen worden uitgevoerd. Een voordeel van deze methode is, dat de dieren tijdens het uitvoeren van de proeven niet verdoofd zijn; maar een nadeel is, dat een dergelijk buiten gebruik zijnd darmgedeelte al spoedig degeneratieverschijnselen, zoals verslijming van de darmwand, vertoont.

Bovengenoemde twee methoden zijn vrijwel uitsluitend toegepast bij de dunne darm. Bij de dikke darm wordt veelal op de volgende wijze te werk gegaan (o.a. GOLDSCHMIDT & DAYTON, 1919). De darm wordt op de grens van dunne en dikke darm doorgesneden en beide uiteinden worden buiten het lichaam gebracht. Na uitspoelen kan de gehele dikke darm, die nu van de rest van het darmkanaal is geïsoleerd, voor resorptieproeven worden gebruikt. De proef-

oplossing wordt vóór in de dikke darm ingebracht en kan via het rectum weer worden verwijderd.

Een andere, echter vrij weinig toegepaste methode is die, waarbij geheel intacte dieren na een bepaalde tijd, volgend op de toediening van voedsel of van een te onderzoeken stof, worden gedood, waarna de inhoud van het darmkanaal wordt onderzocht.

Bij het onderzoek van de resorptie uit het darmkanaal is somtijds ook de analyse van het bloed te hulp geroepen. Door het gehalte aan de te onderzoeken stof van het bloed in een ader, die van het darmkanaal komt (de poortader of een tak daarvan), te vergelijken met het gehalte van het slagaderlijke bloed, kan een indruk worden verkregen van de resorptie van die stof.

De bovenbeschreven methoden van onderzoek hebben alle hun voor- en nadelen. Het belangrijkste bij dergelijke proeven is echter wel, dat er steeds de uiterste zorg voor wordt gedragen, dat de darm niet wordt beschadigd en dat de proefdieren zo rustig mogelijk blijven. Zo merkten VERZAR & MCDUGALL (1936) op, dat er reeds verschillen in resorptie optraden, wanneer tijdens de proef naar de dieren werd gekeken. VERZAR & v. KOKAS (1927) uitten de volgende verzuhting (l.c. blz. 410): „Jeder, der Resorptionsversuche am Darm gemacht hat, weisz, wie unsicher im allgemeinen die Ergebnisse sind und wie sehr sie vom Zustand des Versuchstieres abhängen”. Het is dan ook niet te verwonderen, dat er in de literatuur over de darmresorptie zo vele tegenstrijdigheden worden aangetroffen.

De toepassing van experimentele methoden bij de studie van de darmresorptie is vooral sinds 1894, toen HEIDENHAIN zijn eerste onderzoekingen hierover publiceerde, in zwang gekomen. Sinds die tijd is de darmresorptie onderwerp geweest van zeer vele onderzoekingen. Aanvankelijk heeft hierbij vooral de wijze, waarop de resorptie uit de darm tot stand komt, in het middelpunt van de belangstelling gestaan. Bij deze studie van het mechanisme van de darmresorptie kwamen twee, vooral in de eerste tijden scherp tegenover elkaar staande meningen naar voren. Eén groep van onderzoekers meende alles te kunnen verklaren uit bekende fysisch-chemische processen; tot een tweede groep behoren diegenen, die de darmresorptie niet uitsluitend met deze fysisch-chemische processen konden verklaren, maar de werking van speciale, aan de levende cel gebonden krachten („physiologische Treibkraft”, „vital force”) te hulp riepen. Tot de eerste groep van onderzoekers kan b.v. HÖBER worden gerekend. Hij meende, dat de darmresorptie vooral door diffusie en osmose tot stand komt (1898, 1899, 1901). Ook HAMBURGER (o.a. 1904) achtte het niet nodig het bestaan van „vitale” krachten aan te nemen. Hij legde speciaal de nadruk op de invloed, die moleculaire en capillaire imbibitie en hydrostatische druk bij de resorptie kunnen hebben. Tot de tweede groep van onderzoekers behoorden b.v. HEIDENHAIN (1894), COHNHEIM (1898, 1899, 1900), REID (1900-1901, 1902).

Deze tegenstelling tussen „mechanisten” en „vitalisten” was, zoals gezegd, aanvankelijk zeer scherp en gaf aanleiding tot vele polemieken; later verflauwden ze geleidelijk en kwamen de standpunten dichter tot elkaar. Dit laatste was vooral een gevolg van het feit, dat men tot het inzicht kwam, dat de oorspronkelijke opvatting, die men van vele fysisch-chemische processen had, te simplistisch was. Zo brachten de onderzoekingen van SCHREINEMAKERS (1928, 1929, 1930) de ingewikkelde verhoudingen aan het licht, die zich bij diffusie en osmose kunnen voordoen. De studie van membranen en van de verschijnselen, die zich

in en aan grensvlakken kunnen voordoen (b.v. Donnan-membraan-effect, zie o.a. BOLAM, 1934, en anomale osmose, zie o.a. SOLLNER, 1955 en SOLLNER c.s., 1955), heeft duidelijk gemaakt, dat vele, vroeger onverklaarbare en dus aan „vitale” invloeden toegeschreven verschijnselen, ook in levenloze modellen kunnen optreden. Wij zullen ons hier niet verder met deze kwestie bezighouden en ook zullen al de theorieën, die in de loop der jaren ter verklaring van de darmresorptie zijn opgesteld, niet nader worden besproken; hiervoor kan worden verwezen naar de overzichtsartikelen van GOLDSCHMIDT (1921), van MAGEE (1930), van VERZAR & MCDUGALL (1936) en van HÖBER (1947). Wel kan nog worden gezegd, dat de resorptie uit het darmkanaal nog lang niet bevredigend is verklaard. Het is weliswaar zeker, dat vele bekende factoren invloed kunnen uitoefenen; maar het samenspel van al deze factoren is nog onvoldoende doorgrond.

Vervolgens zal nog iets uitvoeriger worden stilgestaan bij de osmotische verhoudingen zoals die, te oordelen naar de uitkomsten van resorptieproeven met eenvoudige oplossingen, in het darmkanaal heersen. Nadat men bij vele onderzoekingen reeds de indruk had gekregen, dat de darmwand in beide richtingen zeer gemakkelijk voor water doorlaatbaar is, brachten de proeven met zwaar water hiervoor een nader bewijs (o.a. MCDUGALL c.s., 1934; VISSCHER c.s., 1944b). De doorlaatbaarheid van de darmwand voor de verschillende opgeloste stoffen bleek echter sterk uiteen te lopen. Niet alleen bleek, dat colloidaal opgeloste stoffen, zoals eiwitten, over het algemeen niet of slechts in zeer geringe mate door de darmwand permeëren, doch ook de snelheid, waarmee stoffen in ware oplossing door de darmwand kunnen treden, is niet voor alle dezelfde. Uit vele onderzoekingen, speciaal die van HÖBER (1898, 1899) en die van WALLACE & CUSHNY (1899), is nl. gebleken, dat verschillende zouten niet even snel uit de darm worden geresorbeerd. Hetzelfde was b.v. het geval met de verschillende suikers. HÖBER (1899) kwam tot de conclusie, dat de snelheid van resorptie vooral afhankelijk is van de diffusiesnelheid, terwijl ook de oplosbaarheid in „lipoid” van belang zou zijn (zie ook KATZENELLENBOGEN, 1906 en HÖBER, 1947). Wat de anorganische zouten betreft wordt thans wel algemeen aanvaard, dat, terwijl éénwaardige ionen zoals Na, K, NH_4 en Cl snel door de darmwand kunnen permeëren, twee- en meerwaardige ionen zoals Mg, PO_4 en SO_4 veel langzamer doortreden. Het Ca-ion schijnt een tussenpositie in te nemen.

Het is lange tijd een strijdvrage geweest, of de permeabiliteit van de darmwand voor anorganische zouten in beide richtingen even groot is. Dit probleem is zeer moeilijk te benaderen. De overgang van bestanddelen, zoals Na en Cl, vanuit het bloed naar het darmlumen, behoeft nl. niet alleen via diffusie door de darmwand tot stand te komen, maar kan ook worden veroorzaakt door de afscheiding van de darmklieren. Terwijl COHNHEIM (1898, 1899, 1900) van mening was, dat er in normale omstandigheden vrijwel geen stroming van zouten uit het bloed naar het darmlumen plaats kan vinden, kwamen VERZAR & MCDUGALL (1936) bij hun literatuuronderzoek reeds tot een tegenovergestelde opvatting. Proeven van VISSCHER c.s. (1944a en b), waarbij gebruik werd gemaakt van radioactief Na en Cl, brachten het bewijs, dat het Na en het Cl inderdaad in aanzienlijke mate in beide richtingen door de darmwand kunnen bewegen. Het is echter nog geen uitgemaakte zaak in hoeverre deze stroming aan de secretie van darmsap of aan diffusie moet worden toegeschreven.

De darmwand is dus permeabel voor water, maar de permeabiliteit voor de

opgeloste stoffen loopt uiteen. Men mocht dus verwachten, dat zich in de darm osmotische verschijnselen zouden voordoen. Dit bleek inderdaad het geval te zijn. HÖBER (1898) was de eerste, die vaststelde, dat in de darm zowel hypertone als hypotone oplossingen op den duur ongeveer isotonisch t.o.v. het bloed worden. Dit streven naar isotonie werd ook bij vele latere onderzoeken steeds weer vastgesteld; het bleek zich zowel bij de dunne darm als bij de dikke darm voor te doen (o.a. KATZENELNBOGEN, 1906; DIENA, 1911; GOLDSCHMIDT & DAYTON, 1919; MCDUGALL & VERZAR, 1935; ROBINSON c.s., 1941). De enige afwijking van deze regel bleek zich voor te doen bij proeven, waarbij Na of Cl, tegen een concentratieverval in, uit de darm werden geresorbeerd. In dat geval kon soms worden geconstateerd, dat de osmotische waarde van de proefoplossing in het darmlumen een weinig lager werd dan die van het bloed (ROEPKE & VISSCHER, 1939; VISSCHER & ROEPKE, 1945a en b; VISSCHER c.s., 1945). Deze afwijking was echter slechts gering en was soms van voorbijgaande aard. De opvatting, dat er een osmotisch evenwicht tussen darminhoud en bloed wordt nagestreefd, werd tot zeer onlangs dan ook algemeen aanvaard.

Aanvankelijk werd aangenomen, dat het osmotisch evenwicht tussen darminhoud en bloed bij hypotone oplossingen uitsluitend door resorptie van water tot stand zou komen, terwijl dit bij hypertone oplossingen door resorptie van de opgeloste stof plus toestromen van water vanuit het bloed naar het darmlumen zou worden bewerkt (COHNHEIM, 1898). Later bleek echter, dat deze opvatting te beperkt was; naast de resorptie van de opgeloste stof en de stroming van water in één van beide richtingen speelt ook de beweging van opgeloste bestanddelen uit het bloed naar het darmlumen een rol bij het tot stand komen van het osmotische evenwicht tussen darminhoud en bloed. Aan de hand van een onderzoek van MCDUGALL & VERZAR (1935) kan dit worden verduidelijkt.

De proeven werden uitgevoerd in afgebonden gedeelten van het jejunum bij ratten. Als proefoplossingen werden gebruikt NaCl-, glucose- en xylose-oplossingen van verschillende concentratie. Zoals uit andere onderzoeken was gebleken, loopt het gedrag van de beide suikers glucose en xylose in de darm sterk uiteen. De resorptie van xylose komt eenvoudig door diffusie tot stand; maar glucose wordt selectief geresorbeerd onder invloed van een of ander actief proces in de darmwand, misschien een fosforyleringsreactie (zie VERZAR & MCDUGALL, 1936).

Bij de resorptieproeven waren de hypo- en isotonische NaCl-oplossingen in 60 minuten practisch volledig geresorbeerd. Uit de hypertone NaCl-oplossing was echter vrijwel geen water geresorbeerd, maar er was wel een gedeelte van het NaCl uit het darmlumen verdwenen. Door deze resorptie van NaCl was de oplossing na 60 minuten ongeveer isotonisch t.o.v. het bloed geworden.

Uit een isotonische glucoseoplossing werd de glucose zeer snel geresorbeerd. Na 30 minuten was 75 % van de glucose uit het darmlumen verdwenen, terwijl ± 50 % van het water was geresorbeerd. Er was echter zoveel NaCl uit het bloed in het darmlumen getreden, dat de osmotische waarde van de proefoplossing gelijk was gebleven. Ook uit een hypertone glucoseoplossing werd de glucose zeer snel geresorbeerd; tegelijkertijd was water naar het darmlumen toegestroomd. Als alleen glucose aanwezig was geweest zou de proefoplossing hypotonisch zijn geworden; maar ook hier was NaCl uit het bloed toegestroomd, zodat toch de isotonie t.o.v. het bloed gehandhaafd bleef.

De xylose werd veel minder snel uit de darm geresorbeerd dan de glucose. Bij

een oorspronkelijk isotonische xyloseoplossing had het instromen van de bloedbestanddelen nu tot gevolg, dat de proefoplossing enigszins hypertoonisch werd; dientengevolge nam het volume in de darm toe door instromen van water vanuit het bloed. Bij een hypertoonische xyloseoplossing nam het volume in de darm sterk toe, terwijl aanzienlijke hoeveelheden NaCl vanuit het bloed toestroomden. De osmotische waarde van de darmvloeistof was al spoedig weer gelijk geworden aan die van het bloed.

Het uiteenlopende gedrag van NaCl-oplossingen van verschillende sterkte in de darm kwam ook duidelijk naar voren bij de onderzoeken van OMI (1909). De proefoplossingen werden bij honden in fistels van de dunne darm gebracht. Uit de hypotonische NaCl-oplossingen werd het water sneller geresorbeerd dan het zout; de proefoplossing in de darm werd dus geleidelijk meer geconcentreerd. Uit de isotonische oplossingen werden water en zout in ongeveer gelijke mate geresorbeerd; de concentratie van de proefoplossing veranderde dientengevolge weinig. Bij de hypertoonische NaCl-oplossingen werd echter water in het darm-lumen afgescheiden.

Ook bij de onderzoeken van GOLDSCHMIDT & DAYTON (1919) en van RABINOVITCH (1927), uitgevoerd in de dikke darm en de dunne darm bij honden, bleek, dat de osmotische waarde van de darmvloeistof bij hypotonische NaCl-oplossingen steeg door snelle resorptie van water. Bij zeer sterk hypotonische NaCl-oplossingen en bij zuiver water werd bovendien ook nog Cl in het darm-lumen afgescheiden. Bij sterk hypertoonische NaCl-oplossingen werd het osmotisch evenwicht tussen darmvloeistof en bloed bereikt door resorptie van zout en secretie van water.

VERZAR & MCDUGALL (1936) geven in hun monografie nog vele voorbeelden, waaruit de rol, die diffusie en osmose bij de darmresorptie spelen, duidelijk aan het licht treedt. Al deze proeven over de darmresorptie zijn uitgevoerd aan lege, veelal van te voren uitgewassen darmgedeelten. Bovendien werd vrijwel steeds uitgegaan van eenvoudige proefoplossingen; vooral oplossingen van uitsluitend NaCl zijn veelvuldig gebruikt. Over de verhoudingen in het met normale chymus gevulde darmkanaal is echter vrijwel niets bekend. VERZAR & MCDUGALL (1936) komen na een beschouwing van de uitkomsten van de resorptieproeven op grond van theoretische overwegingen tot het volgende globale beeld van de osmotische verhoudingen en de resorptie in het met normale chymus gevulde darmkanaal.

In de substantie, die uit de maag in de dunne darm treedt, zijn de voedingsbestanddelen nog vrijwel geheel in colloïdale toestand aanwezig; de osmotische waarde van deze substantie is dus laag. Deze colloïdale bestanddelen worden in de dunne darm langzaam afgebroken tot kleinere moleculen, zoals suikers en aminozuren, welke door de darmwand naar het bloed diffunderen. In het eerste gedeelte van de dunne darm zal uit de hypotonische chymus water worden geresorbeerd; maar tegelijkertijd heeft ook een instromen plaats van bestanddelen uit het bloed, zoals Na en Cl. Tenslotte is de osmotische waarde van de darminhoud zo ver gestegen, dat isotonie met het bloed is bereikt. De chymus, die uit de dunne darm in de dikke darm treedt, is geheel in osmose- en diffusie-evenwicht met het bloed. In de dikke darm wordt de darminhoud aan een hogere hydrostatische druk onderworpen. Hierdoor worden water en opgeloste bestanddelen door de darmwand gefiltreerd.

Volgens deze opvatting zou de resorptie uit het darmkanaal dus geheel door diffusie, osmose en filtratie kunnen worden verklaard. Wat de dunne darm be-

treft is deze theorie reeds zeer aanvechtbaar. Zoals nl. uit latere onderzoekingen, o.a. die, welke betrekking hebben op de resorptie van bepaalde stoffen tegen een concentratieverval in (zie § 5 en § 7), is gebleken, kan het gedrag van het water en de opgeloste bestanddelen zeker niet geheel aan de invloed van diffusie en osmose worden toegeschreven (zie ook VISSCHER c.s., 1944b). Ook de opvatting, dat de resorptie uit de dikke darm uitsluitend door filtratie tot stand zou komen, is zeker niet juist. Het is weliswaar zeker, dat door de verhoogde hydrostatische druk in de dikke darm (VERZAR & MCDUGALL, 1936) filtratie door de darmwand op kan treden (HAMBURGER, 1904; WELLS, 1931; NASSET & PIERCE, 1934; FRÖLICHER, 1934); maar daarnaast zijn hier ook speciale, selectieve resorptiemechanismen, o.a. voor Na en Cl, werkzaam. Dit laatste zal bij de bespreking van het gedrag van het Na en het Cl uitvoerig worden besproken. Verder is zelfs de aloude opvatting, dat de resorptieprocessen zodanig verlopen, dat er bij de darminhoud naar isotonie t.o.v. het bloed wordt gestreefd, na de publicatie van BROUWER & VAN WEERDEN (1956) ernstig aangetast. Zij vonden, dat in de dikke darm van het rund geen sprake is van een streven naar isotonie t.o.v. het bloed; de chymus bleek tijdens de passage door de dikke darm nl. in steeds sterkere mate hypotonisch te worden. Deze bevinding vormde de directe aanleiding tot het in dit proefschrift beschreven onderzoek.

Tot slot moet nog worden opgemerkt, dat vóór wij met onze onderzoekingen begonnen, er over de osmotische verhoudingen in het darmkanaal van het rund vrijwel geen gegevens bekend waren. Wel kon worden gezegd, dat de opvatting van VERZAR & MCDUGALL, dat de chymus in de maag en het eerste gedeelte van de dunne darm hypotonisch t.o.v. het bloed zou zijn, voor de herkauwers waarschijnlijk niet op zou gaan. Immers, terwijl bij diersoorten met een enkelvoudige maag de bestanddelen van het voedsel in de maag en het begin van de dunne darm voor het grootste deel nog in colloïdale toestand verkeren, zal dit bij de herkauwers, waar het voedsel in de voormagen door microbiële werking reeds gedeeltelijk wordt afgebroken, in veel mindere mate het geval zijn. Bovendien waren er aanwijzingen, dat in de pens (PARTHASARATHY & PHILLIPSON, 1953) en in de boekmaag (OYAERT, 1955) reeds een osmotisch evenwicht tussen de inhoud van de voormagen en het bloed wordt nagestreefd. In overeenstemming hiermee vond DAVEY (1936), dat de osmotische waarde van de lebmaaginhoud van 15 schapen ongeveer gelijk was aan die van het bloed.

3. CALCIUM, MAGNESIUM EN ANORGANISCH FOSFAAT

Het Ca-gehalte van het bloedserum bedraagt bij het rund in normale omstandigheden ongeveer 0,5 à 0,6 maeq per 100 ml (DUKES, 1947; BOOGAERDT, 1954), het Mg-gehalte 0,16 maeq per 100 ml (BOOGAERDT, 1954; SJOLLEMA c.s., 1955) en het gehalte aan anorganisch fosfaat gemiddeld ongeveer 0,4 à 0,9 maeq per 100 ml (1 milligramatoom P gelijkgesteld aan 3 milligramaequivalenten, hoewel dit niet met de feitelijke toestand in het bloed overeenstemt) (MAYNARD, 1947; BOOGAERDT, 1954).

In de Inleiding van dit proefschrift werd reeds aangegeven, dat de waarden van de gehalten aan opgelost Ca, Mg en anorganisch fosfaat in maag- en darminhoud niet alleen worden bepaald door secretie en resorptie, maar dat ook de factoren, die de oplosbaarheid van de Ca-, Mg- en fosfaatverbindingen bepalen, van belang zijn. Zo kunnen b.v. tengevolge van een stijging van de pH in een bepaald darmgedeelte Ca- en Mg-fosfaten neerslaan. Het is in dit geval dus niet gerechtvaardigd om uit de daling dezer gehalten de gevolgtrekking te maken, dat

resorptie heeft plaats gevonden. Omgekeerd kunnen deze bestanddelen bij een daling van de pH van onopgeloste in opgeloste toestand overgaan. Wij zullen dit gehele vraagstuk hier verder laten rusten en ons bepalen tot de literatuur, die betrekking heeft op de gehalten aan opgelost Ca, Mg en anorganisch fosfaat in de maag- en darminhoud van de herkauwers.

Voorzover ons bekend is nog nimmer studie gemaakt van de gehalten aan deze bestanddelen in de verschillende gedeelten van de darm bij de herkauwers, terwijl wat betreft de gehalten in de voormagen en de lebmaag alleen het onderzoek van GARTON (1951) van belang is. Dit onderzoek werd uitgevoerd bij schapen, die op verschillende rantsoenen waren gezet. Hier zullen alleen de uitkomsten worden vermeld, die zijn verkregen bij het onderzoek van die schapen, welke werden gevoerd met gras en klaver of met hooi. Dit betreft twee schapen, bij welke fistels waren aangelegd in de pens en in het begin van het duodenum, en vijf schapen, waarvan de inhoud van de voormagen en de lebmaag werd verzameld na het slachten. Zoals in hoofdstuk II, § 1 zal worden beschreven, zijn tegen de door GARTON toegepaste methode om de opgeloste bestanddelen van de onopgeloste te scheiden, wel bedenkingen in te brengen.

De gehalten aan de betreffende bestanddelen in het pensvocht waren als volgt: Ca 0,4-1,0 maeq per 100 ml, Mg 0,5-1,0 maeq per 100 ml en anorganisch fosfaat 2,7-6,8 maeq per 100 ml (1 milligramatoom P weer gelijkgesteld aan 3 milligramaequivalenten). De gehalten in het boekmaagvocht waren in alle gevallen wat hoger. Terwijl wat het lebmaagvocht betreft de gehalten aan anorganisch fosfaat (3,4-5,6 maeq per 100 ml) en aan Mg (0,6-1,3 maeq per 100 ml) over het algemeen ongeveer gelijk waren aan die in het pensvocht, was het gehalte aan Ca merkbaar hoger, nl. 0,7-2,8 maeq per 100 ml.

Het gehalte aan anorganisch fosfaat van het pensvocht was ruwweg gelijk aan dat van het speeksel; maar de gehalten aan Ca en Mg waren hoger. Dit wijst er op, dat in de pens vooral Ca en Mg in oplossing zijn gegaan. Bij een proef in vitro, waarbij fijn gehakseld hooi werd vermengd met synthetisch speeksel, werd een soortgelijk verschijnsel opgemerkt: terwijl vrijwel geen anorganisch fosfaat uit het hooi in oplossing ging, was dit met Ca en Mg wel het geval.

De geringe stijging van de gehalten in de boekmaag kan volgens GARTON worden veroorzaakt door de hier plaats vindende resorptie van water.

Aan de substantie, die uit de boekmaag vloeit, wordt in de lebmaag het maagsap toegevoegd. Over de hoeveelheid maagsap, die in de lebmaag van het schaap wordt afgescheiden, zijn geen exacte gegevens bekend; maar volgens berekeningen van MASSON & PHILLIPSON (1952) en van PHILLIPSON & CUTHBERTSON (1956) zou de boekmaaginhoud met een ongeveer 1 à 3 maal zo groot volume aan maagsap worden verdund. De Ca-, Mg- en PO_4 -gehalten van het lebmaagvocht worden dus in aanzienlijke mate bepaald door de gehalten aan deze bestanddelen in het maagsap. Bij één schaap werd vastgesteld, dat het zuivere maagsap bevatte $\pm 0,05$ maeq Ca, $\pm 0,06$ à $0,14$ maeq Mg en $\pm 0,01$ à $0,05$ maeq anorganisch PO_4 per 100 ml.

In de lebmaag kan bij de daar heersende pH ook nog Ca, Mg en PO_4 uit de voedselmasa in oplossing gaan. Bij proeven in vitro bleek echter, dat bij vermenging van maagsap met pensinhoud of met fijn gesneden hooi vrijwel geen anorganisch fosfaat, weinig Mg, maar aanzienlijke hoeveelheden Ca in oplossing gingen.

Volgens GARTON is het feit, dat de gehalten aan opgelost anorganisch fosfaat en Mg in pensvocht en lebmaagvocht op hetzelfde niveau liggen, zo te verklaren,

dat, nadat tengevolge van de resorptie van water in de boekmaag de gehalten zijn gestegen, zij door de secretie van het Mg- en PO_4 -arme maagsap weer in ongeveer dezelfde mate worden verlaagd. De verhoging van het Ca-gehalte in de lebmaag t.o.v. de pens kan worden verklaard uit het in oplossing gaan van Ca uit de voedselmasa.

4. AMMONIAK

Het NH_4 -gehalte van het arteriële bloed bij schapen en runderen is over het algemeen zeer laag; de opgegeven waarden liggen tussen 0,00 en 0,01 mmol per 100 ml (MCDONALD, 1948; LEWIS c.s., 1957). Alleen wanneer in de pens een zeer sterke productie van NH_4 plaats heeft, kan dit gehalte stijgen tot ongeveer 0,05 à 0,10 mmol per 100 ml. Bij dergelijke gehalten werden tekenen van ammoniakvergiftiging waargenomen (LEWIS c.s., 1957).

In de laatste tien jaar is vrij veel onderzoek verricht over het voorkomen en de betekenis van het ammoniak in de voormagen der herkauwers. Dit onderzoek is vooral op gang gekomen na de bevinding van MCDONALD (1948), dat het NH_4 , dat in aanzienlijke concentraties in het pensvocht aanwezig kan zijn, als zodanig uit de pens wordt geresorbeerd. Voor een samenvatting van de literatuur betreffende het ammoniak in de voormagen kan worden verwezen naar de literatuuroverzichten van CHALMERS & SYNGE (1954), van OYAERT (1955) en van PHILLIPSON & CUTHBERTSON (1956).

Het overgrote deel van het in de pens voorkomende ammoniak ontstaat door de microbiële afbraak van de voedereiwitten. Daarnaast kunnen de micro-organismen ook ammoniak vormen uit de nitraten, amiden en andere N-houdende bestanddelen van het voedsel, terwijl ook het ureum, dat met het speeksel wordt afgescheiden (MCDONALD, 1948), door het enzym urease tot NH_4 wordt afgebroken. Onder bepaalde omstandigheden, b.v. bij voeding van jong gras of bepaalde eiwitten, zoals caseïne, kunnen de NH_4 -gehalten van het pensvocht oplopen tot waarden van 3 à 8,5 mmol per 100 ml (MCDONALD, 1948; ANNISON c.s., 1954).

Het in de pens gevormde ammoniak kan rechtstreeks uit dit orgaan worden geresorbeerd (MCDONALD, 1948; LEWIS c.s., 1957). Ook kan het door bepaalde pens-bacteriën worden gebruikt voor de opbouw van hun cel-eiwitten. Een ander gedeelte van het NH_4 zal in de boekmaag geraken, waar het eveneens kan worden geresorbeerd (OYAERT, 1955). In de lebmaag is de activiteit der micro-organismen sterk verminderd; dientengevolge zal de microbiële productie van ammoniak hier slechts gering zijn. Wij mogen dus verwachten, dat het NH_4 -gehalte van het lebmaagvocht vrijwel geheel wordt bepaald door het NH_4 -gehalte van de substantie, die uit de boekmaag in de lebmaag treedt, door het NH_4 -gehalte van het maagsap en door de mate van resorptie vanuit de lebmaag. Daar over geen van genoemde grootheden nauwkeurige gegevens bekend zijn, is het niet mogelijk de hoogte van het NH_4 -gehalte van het lebmaagvocht te voorspellen. RAYNAUD (1955) onderzocht de lebmaaginhoud van slachtrunderen, die vóór het slachten ongeveer 24 uur hadden gevast. Het NH_4 -gehalte van deze substantie bleek vrijwel geheel verklaard te kunnen worden uit het NH_4 -gehalte van het maagsap, indien werd aangenomen, dat het NH_4 -gehalte van het maagsap bij mens en rund gelijk is.

Ook over de NH_4 -gehalten van de dunne- en dikke-darm-inhoud is a priori niets met zekerheid te zeggen. Enerzijds zal het NH_4 -gehalte kunnen stijgen tengevolge van microbiële afbraak van eiwitten en andere N-houdende bestand-

delen, terwijl ook met de spijsverteringssappen ammoniak aan de darminhoud kan worden toegevoegd. Anderzijds kan door resorptie een daling van het NH_4 -gehalte optreden, terwijl de aanwezigheid van microorganismen, die het ammoniak voor de synthese van hun cel-eiwitten gebruiken, een soortgelijk effect zal hebben. Het is niet precies bekend hoeveel ammoniak met de spijsverteringssappen (gal, pancreassap en darmsap) aan de darminhoud wordt toegevoegd; maar volgens HOGAN (1957) zijn deze hoeveelheden bij schapen slechts gering. Wat de activiteit der microorganismen in het darmkanaal betreft, in de lebmaag en het eerste gedeelte van de dunne darm is deze gering, maar in het laatste gedeelte van de dunne darm, de blinde darm en de dikke darm is zij weer zeer aanzienlijk (DUKES, 1947; SCHEUNERT & TRAUTMANN, 1951). Welke gevolgen deze microbiële activiteit heeft voor de hoogte van het NH_4 -gehalte in de betrokken darmgedeelten is niet uit te maken, omdat niet bekend is in welke mate de microben-populatie ammoniak produceert en verbruikt.

Over de resorptie van ammoniak uit de darm van het rund zijn evenmin gegevens bekend. Onderzoekingen bij andere diersoorten en bij de mens (o.a. FOLIN & DENIS, 1912; MCDERMOTT c.s., 1954) toonden aan, dat resorptie van ammoniak uit de darm plaats vindt. LEWIS c.s. (1957) toonden aan, dat het ammoniak zeer snel uit het duodenum van schapen werd geresorbeerd. MCDONALD (1948) vermeldt de uitkomsten van het onderzoek bij één schaap, waarbij het NH_4 -gehalte van het bloed uit de aders, afkomstig van verschillende gedeelten van het maagdarmkanaal, werd vergeleken met het NH_4 -gehalte van het arteriële bloed. Op grond van deze gehalte-cijfers kwam hij tot de conclusie, dat er, behalve uit de pens, ook resorptie van NH_4 plaats vindt uit de darm; maar er waren geen duidelijke aanwijzingen voor het optreden van resorptie uit de lebmaag.

De schaarse literatuurgegevens overziende kan men wel concluderen, dat het NH_4 -gehalte in de lebmaag en het eerste gedeelte van de dunne darm niet aanzienlijk hoger zal zijn dan dat van het bloedserum. Het is wel mogelijk, dat in het laatste gedeelte van de dunne darm, de blinde darm en de dikke darm weer grote hoeveelheden ammoniak worden gevormd, maar à priori lijkt het ons niet waarschijnlijk, dat dit tot een aanzienlijke stijging van het NH_4 -gehalte van de darminhoud zal leiden. Het concentratieverschil tussen darmlumen en bloed zou dan nl. al spoedig zeer groot worden, hetgeen een sterke resorptie teweeg zou brengen. Deze resorptie zal bij de darm een eventuele stijging van het NH_4 -gehalte efficiënter tegenwerken dan bij de pens, omdat bij de darm naar verhouding een groter resorberend oppervlak aanwezig is. Ook zal de vorming van ammoniak in de darm regelmatig verlopen, zodat het gehalte niet zulke toppen zal vertonen als er na voeding van jong gras of bepaalde eiwitten in de pens optreden.

5. NATRIUM EN KALIUM

ABDERHALDEN publiceerde in 1906 de eerste uitvoerige analyses van het bloedserum. De gehalten aan Na en K bleken bij de koe, het schaap, de geit, het paard, het varken, het konijn, de hond en de kat praktisch gelijk te zijn. Volgens deze opgaven zou het Na-gehalte ongeveer 19 maeq per 100 ml en het K-gehalte ongeveer 0,6 à 0,7 maeq per 100 ml bedragen. Meer recente analyses geven echter speciaal voor het Na lagere waarden, nl. 13 à 15 maeq per 100 ml; het K-gehalte zou volgens deze gemiddeld ongeveer 0,4 à 0,6 maeq per 100 ml bedragen (ADLER, 1928; BROUWER, 1934; OYAERT, 1955; ANDERSSON, 1955).

Gegevens over de gehalten aan opgelost Na en K in de darminhoud van het rund zijn in de literatuur niet vermeld. Wel zijn in de laatste jaren enige onderzoeken verricht over het gedrag van Na en K in de voormagen van schapen, geiten en runderen (SPERBER & HYDÉN, 1952; PARTHASARATHY & PHILLIPSON, 1953; DOBSON & PHILLIPSON, 1954, 1958; DOBSON, 1955; PHILLIPSON, 1955; OYAERT, 1955). Uit al deze onderzoeken kwam naar voren, dat het Na zowel uit de pens als uit de boekmaag tegen een concentratieverval in kan worden geresorbeerd. Het K daarentegen schijnt zich geheel passief te gedragen. Van de grote hoeveelheden Na, die met het speeksel in de pens worden uitgestort, kan een deel in de pens en in de boekmaag weer geresorbeerd worden (OYAERT, 1955).

Een zeer interessante waarneming is gedaan door DOBSON & PHILLIPSON (1954, 1958) en DOBSON (1955). Deze onderzoekers toonden aan, dat bij schapen een elektrisch potentiaalverschil bestaat tussen de pensinhoud en het bloed. Het bloed was positief t.o.v. de pensinhoud. Op welke wijze dit potentiaalverschil ontstaat en in stand wordt gehouden, is nog niet duidelijk. Mogelijk is een snelle resorptie van Na door het epithelium van de penswand hiervoor verantwoordelijk. Door dit potentiaalverschil zal de resorptie van de anionen worden bevorderd en die van de andere kationen worden geremd. Zo kon de resorptie van Cl tegen een concentratieverval in geheel worden verklaard uit het feit, dat de invloed van het elektrische potentiaalverschil groter was dan de invloed van het concentratieverschil. In dit geval was het dus niet nodig voor de verklaring van de Cl-resorptie het ingrijpen van het een of ander „actief mechanisme” aan te nemen. In tegenstelling met Cl zal de resorptie van K door het elektrische potentiaalverschil worden tegengewerkt. Eerst wanneer de concentratie van het K in de pensinhoud meer dan 3 maal zo groot is als de concentratie in het bloedserum zal diffusie uit de pens plaats kunnen vinden. Het Na kan echter zowel tegen een concentratieverval in als tegen een elektrisch potentiaalverval in worden geresorbeerd. Hier is het nodig een onbekende, speciaal op het Na-ion werkende kracht aan te nemen, die in staat is de invloed van concentratieverval en potentiaalverschil te overwinnen.

Over het Na- en het K-gehalte van de substantie, die uit de boekmaag in de lebmaag treedt, is weinig bekend. Een gedeelte van de pensinhoud, vooral het meest vloeibare gedeelte, vloeit waarschijnlijk rechtstreeks van de pens langs de onderwand van de boekmaag (boekmaagbrug) naar de lebmaag (OYAERT, 1955). Dit vocht zal een Na- en K-gehalte hebben, dat weinig van dat van het pensvocht verschilt (OYAERT vond bij 12 slachtrunderen in het pensvocht een Na-gehalte van 11 à 17 maeq per 100 ml en een K-gehalte van 3 à 8 maeq per 100 ml). Een ander gedeelte van de pensinhoud blijft langer in de boekmaag en ondergaat een intensieve resorptie. Dientengevolge treedt een daling van het Na-gehalte en een stijging van het K-gehalte op (OYAERT, 1955). Men kan dus aannemen, dat de gezamenlijke substantie, die uit de boekmaag in de lebmaag vloeit, een lager Na-gehalte en een hoger K-gehalte heeft dan het pensvocht.

In de lebmaag wordt aan de substantie, die uit de boekmaag treedt, het maagsap toegevoegd. Over de hoeveelheid maagsap, die in de lebmaag van runderen wordt afgescheiden, is niets bekend. Berekeningen van MASSON & PHILLIPSON (1952) en van PHILLIPSON & CUTHBERTSON (1956) wijzen er op, dat bij schapen de boekmaaginhoud ongeveer 1 à 3 maal met maagsap wordt verdund. Mogelijk is bij runderen de verdunning, die de boekmaaginhoud in de lebmaag ondergaat, van dezelfde orde van grootte als bij schapen. De gehalten aan opgelost Na en

K in de lebmaag zouden dan in aanzienlijke mate worden bepaald door de Na- en K-gehalten van het maagsap. Opgaven van deze gehalten bij runderen en andere herkauwers zijn in de literatuur echter niet gevonden. Uit onderzoekingen bij andere diersoorten (hond, konijn) en bij de mens kwam als algemene tendenz naar voren, dat het Na-gehalte van het maagsap lager is dan dat van het bloedserum, terwijl het K-gehalte over het algemeen hoger is (BABKIN, 1950; GAMBLE, 1950; HOLLANDER, 1952; BERNSTEIN, 1952).

Ook over een eventuele resorptie van Na, K en water uit de lebmaag is niets bekend. Verder kunnen de Na- en K-gehalten van het lebmaagvocht nog veranderen, doordat deze elementen uit de voedselmasa in oplossing kunnen gaan. Gezien deze vele onzekerheden kan niets met zekerheid worden gezegd over de gehalten aan opgelost Na en K van de lebmaaginhoud; maar het lijkt aannemelijk, dat het Na-gehalte lager en het K-gehalte aanzienlijk hoger zal zijn dan dat van het bloedserum.

Over de gehalten aan opgelost Na en K in de darminhoud van runderen of andere herkauwers is nimmer enig onderzoek verricht. Wel zijn wij vrij goed ingelicht over de gehalten aan deze elementen in de dunne darm van andere diersoorten, terwijl de laatste tijd ook iets meer bekend is geworden over de verhoudingen in de dikke darm dezer diersoorten.

In het volgende zal eerst aan de hand van enkele onderzoekingen uit de literatuur, merendeels uitgevoerd met eenvoudige oplossingen, een beeld worden gegeven van het gedrag van het Na in de darm van kleine proefdieren. Over het gedrag van het K in de verschillende gedeelten van de darm zijn, merkwaardig genoeg, slechts zeer weinig gegevens gevonden. Vervolgens zal het verloop van de Na- en K-gehalten in de met normale chymus gevulde darm worden nagegaan.

Het gedrag van het Na in de darm is vooral naar aanleiding van het verschijnsel van de resorptie tegen een concentratieverval in veelvuldig bestudeerd. Bij deze onderzoekingen kwam aan het licht, dat het gedrag van het Na in de verschillende gedeelten van het darmkanaal sterk uiteenliep.

De uitkomsten van resorptieproeven moeten aan enige voorwaarden voldoen, eer men mag concluderen, dat resorptie tegen een concentratieverval in heeft plaats gevonden. Wanneer tijdens een resorptieproef het Na-gehalte van de proefoplossing lager wordt dan dat van het bloedserum of nog verder beneden dat van het bloedserum daalt, terwijl tegelijkertijd het volume in het darmlumen gelijk blijft of kleiner wordt, dan kan van resorptie tegen een concentratieverval in worden gesproken. Gaat men uit van een proefoplossing, waarvan het Na-gehalte lager is dan dat van het bloedserum (b.v. een hypotonische NaCl-oplossing), en wordt na afloop van de proef gevonden, dat het Na-gehalte is gestegen, dan kan in sommige gevallen toch resorptie tegen een concentratieverval in plaats hebben gevonden. Een voorbeeld kan dit verduidelijken. Stel dat bij twee resorptieproeven 100 ml van een NaCl-oplossing, die 8 maeq Na per 100 ml bevat, in het darmlumen wordt gebracht. Bij de eerste proef wordt 90 ml oplossing met een Na-gehalte van 10 maeq per 100 ml teruggevonden, terwijl bij de tweede proef 75 ml met een Na-gehalte van eveneens 10 maeq per 100 ml wordt teruggevonden. Bij de eerste proef is het netto-transport negatief geweest (-1 maeq), terwijl bij de tweede proef een resorptie van Na tegen een concentratieverval in wordt gevonden (+0,5 maeq). Verder kan in sommige gevallen ook bij toenemen van het volume in het darmlumen nog tot resorptie tegen een concentratieverval in worden besloten.

Resorptie van Na tegen een concentratieverval in werd onomstotelijk vastgesteld bij de onderzoeken van INGRAHAM & VISSCHER (1938). Deze onderzoekers voerden resorptieproeven uit in het achterste gedeelte van het ileum bij honden. Er werd uitgegaan van isotonische oplossingen, die aequi-osmotische hoeveelheden NaCl en $MgCl_2$ bevatten. Tijdens het uitvoeren van de proeven daalde het Na-gehalte van de proefoplossing, dat aanvankelijk ± 8 maeq per 100 ml bedroeg, zeer sterk, totdat na $2\frac{1}{4}$ uur waarden werden bereikt van 0,5 maeq per 100 ml. Het Mg-gehalte van de proefoplossing bleef constant. Het volume van de oplossing in het darmlumen was in deze tijd ongeveer gehalveerd. Het Na is hier dus kennelijk tegen een aanzienlijk concentratieverval in geresorbeerd (darmvloeistof uiteindelijk $\pm 0,5$ maeq per 100 ml, bloedserum 13,9 maeq per 100 ml). Ook bij proeven met isotonische oplossingen, die aequi-osmotische hoeveelheden NaCl en één van de zouten $MgSO_4$, $CaCl_2$, $MnSO_4$ of $[Co(NH_3)_6]Cl_3$ bevatten, werd een daling van het Na-gehalte tot ver beneden dat van het bloed vastgesteld. Het is bekend, dat de beweging van de bivalente kationen Ca^{++} en Mg^{++} vanuit het darmlumen slechts traag verloopt (HÖBER, 1898, 1899; WALLACE & CUSHNY, 1898). Vermoedelijk geldt hetzelfde voor de kationen Mn^{++} en $[Co(NH_3)_6]^{+++}$. Tenslotte werd ook bij enkele proeven, waarbij een oplossing werd gebruikt van NaCl plus de relatief slecht resorbeerbare stof sucrose, een dergelijke daling van het Na-gehalte opgemerkt.

De uitkomsten van deze proeven zijn geheel vergelijkbaar met die, waarbij de resorptie van Cl tegen een concentratieverval in werd bestudeerd. Deze proeven zullen eerst in § 7 nader worden besproken. Er kan hier echter reeds worden vermeld, dat zowel de Cl-resorptie tegen een concentratieverval in als de Na-resorptie tegen een concentratieverval in over het algemeen pas duidelijk in een daling van de betreffende gehalten tot beneden die van het bloed tot uiting konden komen, wanneer de proefoplossing in het darmlumen tevens een slecht resorbeerbare stof bevatte. De aanwezigheid van een dergelijke slecht resorbeerbare stof heeft tot gevolg, dat de resorptie van water, die bij proeven met hypotonische oplossingen van enkel NaCl zeer snel blijkt te verlopen en die daardoor een daling van de Na- en de Cl-gehalten tegenwerkt, wordt geremd. Tevens bleek, dat de resorptie van Cl uit isotonische oplossingen, die aequi-osmotische hoeveelheden NaCl en Na_2SO_4 bevatten, niet uit het optreden van een Donnan-membraan-effect kon worden verklaard (INGRAHAM & VISSCHER, 1936).

Bij resorptieproeven, die door BUDOLFSEN (1954, 1956) werden uitgevoerd in het ileum en het colon van ratten, kon ook bij zuivere NaCl-oplossingen resorptie van Na tegen een concentratieverval in worden aangetoond.

Het is belangwekkend, dat het vermogen tot resorptie van Na tegen een concentratieverval in niet overal in de darm even sterk bleek te zijn. Zo verrichtten VISSCHER c.s. (1944a) resorptieproeven met isotonische oplossingen, die aequi-osmotische hoeveelheden NaCl plus $MgCl_2$ of $MgSO_4$ bevatten, in verschillende gedeelten van het darmkanaal bij honden. Terwijl in het colon en in mindere mate in het ileum resorptie van Na tegen een concentratieverval in kon worden vastgesteld, bleek het jejunum in veel minder sterke mate tot een dergelijke resorptie in staat te zijn. Ook MCHARDY & PARSONS (1957) vonden bij ratten aanwijzingen in deze richting. Mogelijk kan dit verschil tussen het jejunum en de andere darmgedeelten voor een deel worden verklaard uit de sterkere secretie van Na-rijk darmsap in het eerste gedeelte van de darm.

VISSCHER c.s. (1944a) hebben in het bovenvermelde onderzoek ook gewerkt met het radioactieve Na^{24} . Op deze manier kon men een indruk krijgen van de be-

weging van het Na door de darmwand in beide richtingen. Weliswaar geven deze proeven geen uitsluitsel omtrent de diepere oorzaak van het verschil in Na-resorberend vermogen tussen de verschillende gedeelten van het darmkanaal, maar zij hebben er wel belangrijk toe bijgedragen ons inzicht in het gedrag van het Na in de verschillende darmgedeelten te verruimen. De proeven zijn uitgevoerd met isotonische oplossingen van NaCl, Na₂SO₄ en van NaCl plus Na₂SO₄, MgCl₂ of MgSO₄. Door het Na²⁴ aan de proefoplossing in het darmlumen toe te voegen kon de omvang van de stroming van Na vanuit de darm naar het bloed worden gemeten; terwijl de omvang van de stroming in tegengestelde richting kon worden bepaald door het Na²⁴ in de bloedbaan te brengen.

Bij alle proeven, ook bij die, waarbij een aanzienlijk netto-transport van Na uit het darmlumen naar het bloed plaats vond, werd vastgesteld, dat er, naast een stroming van Na vanuit het darmlumen naar het bloed, tegelijkertijd ook een stroming was van Na uit het bloed naar het darmlumen toe. Tevens kwam aan het licht, dat de mate van beweging van Na tussen darmlumen en bloed in de verschillende gedeelten van de darm niet gelijk was. In het duodenum en het jejunum was de stroming van Na door de darmwand in beide richtingen zeer sterk; maar in het colon waren deze tegengesteld gerichte stromingen veel zwakker. Het ileum nam een tussenpositie in. Bij deze proeven bleek het colon over het algemeen tot een meer efficiënte Na-resorptie in staat te zijn dan het ileum. Weliswaar was de stroming van Na van de darm naar het bloed in het colon minder sterk dan in het ileum; maar de stroming in tegengestelde richting was naar verhouding nog veel geringer. Het verschil tussen beide stromingen, d.w.z. het netto-transport, was dientengevolge in het colon naar verhouding groter dan in het ileum. Uit de uitkomsten van de weinige proeven, die bij het jejunum werden uitgevoerd, bleek, dat de Na-resorptie in dit gedeelte van de darm het minst efficiënt was: de stroming van Na vanuit de darm naar het bloed was zeer sterk, maar ook de stroming in tegengestelde richting was zeer aanzienlijk; het verschil tussen beide stromingen was gering.

Deze onderzoekers wijzen er op, dat het meest efficiënte resorptiemechanisme datgene zou zijn, waarbij uitsluitend een stroming vanuit het darmlumen naar het bloed plaats heeft. Bij deze proeven werd dit ideaal het dichtst benaderd door het colon. Het jejunum en waarschijnlijk ook het duodenum zijn het minst geschikt voor een efficiënte resorptie van Na. Het ileum neemt over het algemeen een tussenpositie in.

Uit al de hier beschreven onderzoekingen komt als algemene tendenz naar voren, dat zowel bij de hond als bij de rat het ileum en het colon in staat zijn het Na tegen een concentratieverval in te resorberen. Het jejunum daarentegen schijnt veel minder goed tot een dergelijke resorptie in staat te zijn.

Keren wij thans terug tot de bespreking van de gehalten aan opgelost Na en K in de normale darminhoud. In de dunne en de dikke darm zal de hoogte van het Na- en het K-gehalte door verschillende processen worden beïnvloed.

In de eerste plaats kunnen Na en K uit de plantencellen vrij komen en in oplossing gaan. Een gedeelte van het Na en K uit het voedsel zal zeker reeds tijdens het verblijf in de voormagen en de lebmaag in oplossing gaan; maar of dit proces bij het intreden van de chymus in de dunne darm reeds geheel is voltooid, is niet bekend. Gezien het vrij Na-arme voer, dat het rund over het algemeen tot zich neemt, mag worden verwacht, dat het in oplossing gaan van Na uit het voedsel geen grote invloed zal hebben op het Na-gehalte van de darmvloeistof; maar

misschien is dit in oplossing gaan uit het voedsel wel van belang voor de hoogte van het K-gehalte.

In de tweede plaats zijn de hoeveelheden Na en K, die met de spijsverteringssappen in het darmkanaal worden uitgestort, van belang. In de literatuur zijn noch over de hoeveelheid noch over de samenstelling dezer spijsverteringssappen bij herkauwers betrouwbare gegevens gevonden. Wel zijn onderzoeken verricht over de samenstelling van deze sappen bij honden en mensen (BALL, 1930; JOHNSTON & BALL, 1930; DE BEER c.s., 1935; GAMBLE, 1950; DREILING & JANOWITZ, 1956; BRO-RASMUSSEN c.s., 1956). Het bleek, dat zowel de Na- als de K-gehalten van pancreassap en darmsap uit jejunum, ileum en colon ongeveer gelijk waren aan die van het bloedplasma (Na gemiddeld ongeveer 13 à 15 maeq per 100 ml en K 0,4 à 0,7 maeq per 100 ml). Wat betreft de gal het volgende. Voor zo ver bekend ondergaat de levergal bij runderen tijdens het verblijf in de galblaas geen verandering van betekenis; dit in tegenstelling met hetgeen bij hond, mens, etc. het geval is (SCHMIDT & IVY, 1937; DUKES, 1947). De samenstelling van de gal, die in de darm wordt uitgestort, zal bij runderen dus waarschijnlijk het meest overeenkomen met die van de levergal bij honden en mensen, en niet met die van de blaasgal. Uit de schaarse literatuurgegevens blijkt, dat de Na- en de K-gehalten van de levergal bij mens, hond en konijn niet aanzienlijk van die van het bloedserum verschillen (SOBOTKA, 1937; BOYD c.s., 1945-1946; GAMBLE, 1950; COOK c.s., 1952; GILLELAND c.s., 1957).

De invloed van al deze spijsverteringssappen zal vooral in de dunne darm van belang zijn. Nemen wij aan, dat de samenstelling van de spijsverteringssappen bij het rund gelijk is aan die bij de hond, de mens, etc., dan mag worden verwacht, dat tengevolge van de menging van deze sappen met de darmvloeistof het gehalte aan opgelost Na tijdens de passage door de dunne darm zal stijgen, terwijl het K-gehalte zal dalen (het Na-gehalte van het lebmaagvocht is immers waarschijnlijk lager en het K-gehalte hoger dan dat van het bloedserum).

In de derde plaats zullen de gehalten aan opgelost Na en K in de darminhoud worden beïnvloed door de resorptie en de secretie dezer elementen.¹⁾ Over de resorptie en de secretie van K zijn, zoals reeds eerder werd opgemerkt, zeer weinig gegevens bekend. Indien de uitkomsten van de onderzoeken bij hond en rat ook bij het rund van toepassing zijn, dan kan men verwachten, dat tengevolge van een eventuele Na-resorptie uit het jejunum het Na-gehalte van de darmvloeistof niet beneden dat van het bloedserum zal dalen. Na-resorptie tegen een concentratieverval in uit het jejunum is immers niet of slechts in geringe mate mogelijk. Een dergelijke wijze van Na-resorptie uit ileum en colon is echter, gezien de resorptieproeven met honden en ratten, misschien wel mogelijk. Of resorptie van Na tegen een concentratieverval in tot uiting zal komen in

¹⁾ Wanneer tijdens een resorptieproef de hoeveelheid Na of K in het darmlumen afneemt, wordt gesproken van resorptie (in de Engelse literatuur netto-absorptie genoemd). Neemt de hoeveelheid Na of K daarentegen toe, dan spreekt men van secretie. Secretie kan op twee verschillende manieren tot stand komen:

1. er kan Na of K met de spijsverteringssappen (gal, pancreassap en darmsap) in het darmlumen worden uitgestort.
2. tengevolge van het optreden van diffusie, uitwisselingsreacties e.d. kan de hoeveelheid Na of K in het darmlumen toenemen.

Het is bij resorptieproeven niet mogelijk onderscheid te maken tussen deze twee wijzen van „secretie”. In de tekst wordt de secretie met de spijsverteringssappen steeds als zodanig aangegeven. Wordt het woord secretie zonder nadere aanduiding gebruikt, dan wordt bedoeld de secretie volgens mechanisme 1 + 2 of alleen volgens mechanisme 2.

een daling van het Na-gehalte van de darmvloeistof, is echter afhankelijk van de snelheid, waarmee de resorptie van het water in deze gedeelten van het darmkanaal verloopt (zie b.v. de proeven van BUDOLFSEN, 1954, 1956). Uit enkele, merendeels zeer recente onderzoeken is nu gebleken, dat bij de met normale chymus gevulde darm van mens, hond en rat inderdaad resorptie van Na tegen een concentratieverval in optreedt, daar het Na-gehalte van de darmvloeistof tot ver beneden dat van het bloedserum daalt. Bovendien is bij deze onderzoeken de rol, die het colon speelt bij het vasthouden van Na voor het lichaam, nader aan het licht getreden.

Over de Na- en K-gehalten van de chymus aan het eind van het ileum zijn enkele opgaven in de literatuur vermeld. Zo vonden WELCH c.s. (1936) bij een patiënt, bij wie het uiteinde van de dunne darm (ileum) buiten het lichaam was gebracht, dat de uittredende darminhoud een Na-gehalte had van gemiddeld 13,9 maeq per 100 ml water (dit gehalte-cijfer werd verkregen door het Na-gehalte van de gehele darminhoud te betrekken op het water in de darminhoud; er is dus aangenomen, dat al het Na in opgeloste toestand verkeerde). Bij dezelfde proefpersoon werden twee monsters ileum-inhoud afgecentrifugeerd en in de heldere bovenstaande vloeistof werden de gehalten aan Na en K bepaald. De Na-gehalten bedroegen 12,33 en 13,28 maeq per 100 ml en de K-gehalten 0,45 en 0,48 maeq per 100 ml.

LOCKWOOD & RANDALL (1949) vonden, dat inhoud uit „recent ileostomies” bij chirurgische patiënten 10,54 à 14,37 (gemiddeld 12,94) maeq Na per 100 ml en 0,59 à 2,93 (gemiddeld 1,12) maeq K per 100 ml bevatte.

Volgens gegevens van SPENCER c.s. (1954) zijn de Na- en K-gehalten van de vloeistof van de dunne-darm-inhoud, berekend op het water in de darminhoud: Na 8,6 à 13,4 maeq per 100 ml water en K 1,2 à 2,1 maeq per 100 ml water.

FIELD c.s. (1954b) vonden bij onderzoeken met honden, bij welke een fistel in het eind van het ileum was aangelegd, dat bij toediening van voer met een normaal Na-gehalte, het Na-gehalte van de inhoud uit het laatste gedeelte van het ileum ongeveer 12 maeq per 100 ml bedroeg. Het K-gehalte was ongeveer 1,4 maeq per 100 ml. Werden de honden op een voer met een laag Na-gehalte gezet, dan trad na enige tijd een aanzienlijke daling van het Na-gehalte van de ileum-inhoud op. Tegelijkertijd steeg het K-gehalte echter; het gehalte aan (Na + K) bleef practisch onveranderd.

Uit deze onderzoeken blijkt wel, dat bij de hond en de mens bij opname van een normale hoeveelheid Na de chymus, die uit het ileum in het caecum komt, een Na-gehalte heeft van gemiddeld ongeveer 12 à 13 maeq per 100 ml. Het K-gehalte is veel lager, gemiddeld ongeveer 0,5 à 1,5 maeq per 100 ml. Een eventuele resorptie van Na tegen een concentratieverval uit het ileum komt hier dus niet tot uiting in een duidelijke daling van het Na-gehalte beneden dat van het bloedserum, dat 13 à 15 maeq per 100 ml bedraagt.

Bij enkele onderzoeken is voorts de Na-uitscheiding uit het ileum vergeleken met de Na-uitscheiding met de faeces (WELCH c.s., 1936; FIELD c.s., 1955; ROSS & SPENCER, 1954). De totale hoeveelheid Na, die in de faeces wordt uitgescheiden, bleek zeer veel kleiner te zijn dan die, welke in de ileum-inhoud werd aangetroffen. In overeenstemming hiermee is het bekende feit, dat bij diarrhee de Na-uitscheiding sterk is verhoogd (PETERS, 1935).

Wat het K betreft, hier bestaan niet zulke grote verschillen tussen faeces en ileum-inhoud. Zo berekenden ROSS & SPENCER (1954), dat bij de mens de resorptie in colon, caecum en eind ileum dagelijks ongeveer 75 maeq Na en

slechts 20 maec K bedraagt. Volgens een zeer ruwe schatting van FIELD c.s. (1955) werd bij honden, die op een dieet met een normaal Na-gehalte waren gezet, gemiddeld 12 à 15 % van het Na, dat in de ileum-inhoud aanwezig was, met de faeces uitgescheiden. Bij mens en hond heeft in caecum en colon, naast resorptie van water, dus ook een belangrijke resorptie van Na en, in mindere mate, van K plaats. Onderzoekingen van EDELMAN c.s. (1956) en van NADELL c.s. (1956) wezen uit, dat ook in de dikke darm van konijnen de resorptie van Na zeer veel sterker is dan die van K.

Over het mechanisme van deze Na- en K-resorptie is in de laatste jaren iets meer bekend geworden door onderzoekingen met kationen-wisselaars op kunst-harsbasis (de zgn. cation exchange resins). De opname van kationen door deze ionen-wisselaars hangt af van: 1) de concentratie van de ionen-wisselaar in het milieu, 2) de affiniteit van de ionen-wisselaar voor de verschillende kationen (de in onderstaande onderzoekingen gebruikte ionen-wisselaars hadden een veel grotere affiniteit voor K dan voor Na), 3) de pH van het milieu en 4) de concentratie van de kationen, die in het milieu aanwezig zijn. Wordt een dergelijke ionen-wisselaar in een bepaalde vloeistof, b.v. de darmvloeistof, gebracht, dan stelt zich na enige tijd een evenwicht in tussen de kationen in de darmvloeistof en de kationen, die aan de ionen-wisselaar zijn gebonden. Uit de hoeveelheden van de verschillende kationen, die in een bepaald gedeelte van het darmkanaal aan de ionen-wisselaar zijn gebonden, kan een indruk worden verkregen van de verhouding, waarin deze kationen in de vloeibare fase van de darminhoud voorkomen.

Bij een onderzoek van FIELD c.s. (1954a) werd aan vijf patiënten, die een dieet met een laag Na-gehalte volgden, oraal ionen-wisselaar toegediend. Er werd nagegaan, hoeveel Na en K in de faeces aan de ionen-wisselaar was gebonden. Daarnaast werd een proef in vitro uitgevoerd, waarbij dezelfde ionen-wisselaar in contact werd gebracht met een oplossing, die dezelfde gehalten aan electrolyten bevatte als de darminhoud in het eind van het ileum (naar gegevens van LOCKWOOD & RANDALL, 1949). De samenstelling van de ileumvloeistof is hier dus niet bepaald, maar er is slechts aangenomen, dat deze met de gegevens van LOCKWOOD & RANDALL overeenstemt. In de faeces bleek veel minder Na en veel meer K aan de ionen-wisselaar gebonden te zijn dan in het eind van het ileum. In het colon van deze patiënten was dus Na van de ionen-wisselaar afgehaald en voor een groot deel vervangen door K. Het Na-gehalte van de darmvloeistof, dat in het eind van het ileum nog ongeveer gelijk was aan dat van het bloedserum, schijnt in het colon dus sterk te dalen. De resorptie van het Na in het colon zou hier dus tegen een concentratieverval in moeten geschieden.

Onderzoekingen van SPENCER c.s. (1954) en van ROSS & SPENCER (1954) gaven ongeveer dezelfde uitkomsten. SPENCER c.s. toonden aan, dat bij patiënten, die op een dieet met een laag Na-gehalte waren gesteld, aan een ionen-wisselaar in de dunne darm ongeveer 3 maal zoveel Na was gebonden als K (de hier gebruikte ionen-wisselaar had een 3 à 4 maal zo grote affiniteit voor K als voor Na). In het begin van het colon waren de hoeveelheden Na en K, die aan de ionen-wisselaar waren gebonden, ongeveer gelijk en in het eind van het colon was ongeveer 3 maal zo veel K gebonden als Na. In een andere proef werd een ionen-wisselaar, waaraan uitsluitend Na was gebonden, in het colon gebracht. Na verloop van enige tijd bleek een deel van dit Na te zijn vervangen door K en, in mindere mate, door Ca en Mg.

Vervolgens werd een proef gedaan met ratten (ROSS & SPENCER). Bij verdoof-

de ratten, die voer met een normaal gehalte aan Na hadden gekregen, werd een ionen-wisselaar, waaraan uitsluitend H-ionen waren gebonden, in een afgesloten gedeelte van de dunne darm gebracht. Na enige tijd werd deze ionen-wisselaar uit de dunne darm gehaald en in de dikke darm gebracht. De verhouding van de hoeveelheden Na en K, die aan de ionen-wisselaar waren gebonden, was in de dunne darm 3 à 4:1, in de dikke darm 1:1 en in de faeces 0,4:1. Tevens bleek uit deze onderzoeken, dat bij ratten, die vóór het uitvoeren van de proef voer met een normaal Na-gehalte kregen, de ionen-wisselaar in de faeces gemiddeld 0,4 maeq Na per g ionen-wisselaar bevatte, terwijl bij ratten, die tevoren een dieet met een laag Na-gehalte hadden gevolgd, slechts 0,1 maeq Na per g ionen-wisselaar was gebonden. De hoeveelheid K, die aan de ionen-wisselaar was gebonden, was in beide gevallen ongeveer gelijk. Bij voeding met een laag Na-gehalte was de opname van Na door de ionen-wisselaar in de dunne darm eveneens verminderd ($\pm 75\%$ van normaal).

Dezelfde verschijnselen deden zich voor bij de onderzoeken van FIELD c.s. (1955) met honden, die een verschillende hoeveelheid Na kregen toegediend. Bij afnemende Na-gehalten van het voer nam het gehalte aan Na van de ileum-inhoud af; ook verminderde de hoeveelheid Na, die aan de ionen-wisselaar was gebonden. De Na-uitscheiding met de faeces verminderde eveneens, terwijl ook de hoeveelheid Na, die in de faeces aan de ionen-wisselaar was gebonden, daalde. In normale omstandigheden werd naar schatting 12 à 15% van het Na, dat in de ileum-inhoud aanwezig was, met de faeces uitgescheiden; maar bij het dieet met het laagste Na-gehalte bedroeg dit percentage slechts 3,8.

De conclusies, die uit de bovenstaande onderzoeken kunnen worden getrokken, zijn, dat bij mens, hond en rat bij opname van normale hoeveelheden Na de terugresorptie van het Na overwegend in de dikke darm plaats vindt. Bij opname van kleinere hoeveelheden Na wordt ook de terugresorptie in het laatste gedeelte van de dunne darm van belang, wat tot uiting komt in een daling van het Na-gehalte van de ileum-inhoud. De resorptie van het Na in het laatste gedeelte van de dunne darm geschiedt dan dus tegen een concentratieverval in.

Uit de uitkomsten van de proeven met ionen-wisselaars valt op te maken, dat bij honden en ratten het Na-gehalte van de darmvloeistof in de dikke darm ook tijdens opname van normale hoeveelheden Na tot beneden dat van het bloedserum daalt. Tijdens opname van kleinere hoeveelheden Na daalt zowel bij de mens als bij de hond en de rat het Na-gehalte van de darmvloeistof in de dikke darm tot aanzienlijk lagere waarden dan normaal. In al deze gevallen zal de Na-resorptie uit de dikke darm tegen een concentratieverval in moeten geschieden.

De uitkomsten van de proeven met ionen-wisselaars zijn in overeenstemming met enkele opgaven van de Na- en de K-gehalten van dikke-darm-inhoud en van faeces bij de mens (berekend op het in darminhoud en faeces aanwezige water). Zo geven SPENCER c.s. (1954) op, dat in de inhoud uit het eind van het colon en in de faeces 0,6 à 3,8 maeq Na per 100 ml water en 1,4 à 4,4 maeq K per 100 ml water aanwezig is. Bij enige analyses van monsters faeces (LAVIETES, 1935) liep het Na-gehalte uiteen van 0,7 tot 9,6 maeq per 100 ml water en het K-gehalte van 3,4 tot 15,0 maeq per 100 ml water; het gehalte aan (Na + K) lag tussen 4,2 en 16,7 maeq per 100 ml water. Zoals door PETERS (1935) terecht wordt opgemerkt, kan aan bovenstaande cijfers voor de Na- en K-gehalten slechts betrekkelijk weinig waarde worden toegekend. De gehalten aan Na en K in het faeceswater werden immers berekend uit de gehalten aan Na en K in het gehele monster; dus zowel het opgeloste als het onopgeloste Na en K werden mee-

gerekend. Zo zal zeker een aanzienlijk gedeelte van het K in bacteriën of in ander celmateriaal aanwezig zijn; het berekende gehalte aan K in het faeceswater is dus hoger dan het gehalte aan opgelost K. Uit bovengenoemde gehaltecijfers valt echter wel af te leiden, dat het gehalte aan opgelost Na van de faeces veelal veel lager is dan dat van het bloedserum. Tevens blijkt, dat het gehalte aan opgelost (Na + K) van de faeces aanzienlijk beneden dat van de ileum-inhoud kan liggen.

Op grond van de uitkomsten van hun proeven met ratten en mensen hebben ROSS & SPENCER (1954) de veronderstelling geuit, dat de resorptie van Na in de dikke darm door twee verschillende mechanismen zou worden bewerkt. De resorptie van Na in de dikke darm van de mens (± 75 maeq per dag) is nl. veel groter dan de excretie van K met de faeces (± 20 maeq per dag). De resorptie van Na kan dus voor het overgrote deel niet het gevolg zijn van een directe uitwisseling van Na tegen K. ROSS & SPENCER nemen nu aan, dat het ene resorptiemechanisme in de dikke darm verantwoordelijk is voor de resorptie van de hoofdmassa van het water, het Na en de andere electrolyten, terwijl een tweede mechanisme de uitwisseling bewerkt van de rest van het Na in de darminhoud tegen K uit het bloed.

Over de waarde van deze theorie kan moeilijk een oordeel worden gegeven, daar de werking van het hypothetische eerste resorptiemechanisme in het geheel niet nader wordt omschreven. Misschien wordt hier gedacht aan een soort filtratieproces. Zo meenden VERZAR & MCDUGALL (1936) de resorptie van water en electrolyten uit de dikke darm geheel aan filtratie te kunnen toeschrijven; maar het is nu wel duidelijk, dat filtratie alleen zeker niet alles kan verklaren.

6. VLUCHTIGE ZUREN

Het gehalte van arteriëel runderbloed aan vluchtige zuren is niet constant. Volgens MCCLYMONT (1951) worden ongeveer 2 à 5 uur na het voeren de maximale waarden bereikt. Deze maxima waren echter nimmer hoger dan $\pm 0,25$ maeq per 100 ml. Na ongeveer 72 uur vasten was het gehalte gedaald tot $\pm 0,03$ maeq per 100 ml. Bij schapen werden ongeveer gelijke gehalten gevonden (REID, 1950). De vluchtige vetzuren in het arteriële runderbloed zouden voor 90 à 97% (op mol. basis) bestaan uit azijnzuur; de rest zou worden ingenomen door propionzuur, boterzuur en sporen van hogere zuren (MCCLYMONT, 1951). Ook bij het schaap zou $\pm 90\%$ van de vluchtige vetzuren in het bloed bestaan uit azijnzuur (REID, 1950). Volgens recente onderzoeken van ANNISON (1954) bestaat 10 à 30% van de vluchtige vetzuren in het arteriële schapenbloed echter uit mierenzuur.

Sinds 1940 is uit vele, vooral Engelse onderzoeken duidelijk geworden, dat bij de afbraak van de koolhydraten (o.a. cellulose) door de microorganismen in de pens van schapen en koeien grote hoeveelheden van de lagere vetzuren ontstaan, voornamelijk azijnzuur, propionzuur en boterzuur (zie o.a. PHILLIPSON & CUTHBERTSON, 1956). Deze zuren bleken in aanzienlijke mate uit pens en boekmaag geresorbeerd te worden; zij hebben een zeer belangrijke functie bij de energievoorziening van het dier.

De resorptie uit de boekmaag, tezamen met het feit, dat de activiteit der microorganismen in de lebmaag slechts gering is (lage pH), maakt het verklaarbaar, dat het gehalte aan vluchtige vetzuren in het lebmaagvocht vrij laag is. Zo vonden PHILLIPSON c.s. (1942), dat bij een schaap, dat van een lebmaag-fistel was voorzien, het gehalte aan vluchtige zuren van het lebmaagvocht bij voede-

ring van zemelen, gehakseld hooi en stro slechts 0,7 à 1,3 maeq per 100 ml bedroeg; het gehalte in de pens was tien maal zo hoog of nog hoger. De uitkomsten van de onderzoekingen van MASSON & PHILLIPSON (1952), ANNISON (1954) en RAYNAUD (1955) wijzen in dezelfde richting. De substantie, die uit de lebmaag in de dunne darm vloeit, had bij deze onderzoekingen een gehalte aan vluchtige zuren van gemiddeld ongeveer 0,5 à 1,5 maeq per 100 ml; de gehalten in de pens beliepen waarden van ongeveer 5 à 12 maeq per 100 ml.

ELSDEN c.s. (1946) stelden een uitgebreid onderzoek in naar de gehalten aan vluchtige zuren in de verschillende gedeelten van het darmkanaal bij verschillende diersoorten; hierbij werden ook 4 schapen en 2 ossen betrokken. Aan de schapen werd tot vlak vóór de dood weidegras gevoerd, terwijl de ossen een rantsoen kregen bestaande uit hooi, voerbieten, koeken, zemelen en haver. Het gehalte aan vluchtige zuren van de darminhoud is hier uitgedrukt als grammen azijnzuur per 100 g droge stof. In de pens bedroeg het gehalte bij schapen en ossen 5 à 8 g per 100 g; in de boekmaag daalde het tot ± 2 g per 100 g en in de lebmaag was het gehalte nog slechts 0,5 à 1 g per 100 g. In het eerste gedeelte van de dunne darm was het gehalte nog iets lager dan in de lebmaag; maar in het laatste gedeelte was het weer ongeveer gelijk. In de blinde darm was het gehalte plotseling weer veel hoger (tot $\pm 3,5$ à 4,5 g per 100 g), waarna in het verloop van de dikke darm een geleidelijke daling intrad tot in het rectum waarden werden bereikt van 1,5 à 2 g per 100 g. Tevens bleek, dat de vluchtige zuren uit pens, boekmaag, lebmaag, blinde darm en dikke darm van een schaap voor meer dan 80 % uit vetzuren met meer dan één C-atoom bestonden; maar in de dunne darm was het percentage andere zuren (b.v. mierenzuur, melkzuur, e.a.) wat hoger, nl. ± 30 %. Bij chromatografische bepaling van de afzonderlijke vetzuren van monsters pens- en blinde-darm-inhoud van ossen bleek, dat ongeveer 65 à 70 % van de vluchtige vetzuren met meer dan één C-atoom bestond uit azijnzuur, 15 à 20 % uit propionzuur en 9 à 14 % uit boterzuur. Er bestond geen verschil van betekenis tussen pensinhoud en blinde-darm-inhoud.

Onderzoek van ANNISON (1954) bij schapen wees eveneens uit, dat, terwijl het gehalte aan vluchtige vetzuren in de dunne darm laag is, in de blinde darm hogere gehalten worden gevonden. In overeenstemming met de uitkomsten van ELSDEN c.s. bleek, dat in pens, lebmaag, blinde darm en dikke darm ongeveer 60 à 80 % van de vluchtige vetzuren bestond uit azijnzuur, 15 à 20 % uit propionzuur en 5 à 15 % uit boterzuur, terwijl verder nog een geringe hoeveelheid valerianaanzuur en 2-methyl-boterzuur voorkwam. In de dunne darm bestond echter 10 à 20 % van de vluchtige vetzuren uit mierenzuur, 70 à 85 % uit azijnzuur en ± 5 % uit propionzuur; de hogere vetzuren kwamen slechts in zeer geringe hoeveelheden voor.

De uitkomsten van de onderzoekingen van BARCROFT c.s. (1944) wijzen er eveneens op, dat bij schapen de mengsels van vluchtige zuren uit pens en blinde darm ongeveer dezelfde samenstelling hebben.

Ook BOYNE c.s. (1956) hebben onderzoek verricht over de gehalten aan vluchtige vetzuren in de verschillende gedeelten van het maagdarmkanaal bij schapen. Onderzocht werden monsters maag- en darminhoud van 21 schapen, die vóór het slachten waren gevoerd met hooi en krachtvoer. Het gehalte aan vluchtige vetzuren werd uitgedrukt als maeq per 100 g maag(darm)inhoud. Stellen wij het gehalte in de pens op 100, dan was dat in de boekmaag 67, in de lebmaag 6, in de dunne darm 22, in de blinde darm 87 en in de dikke darm 86. Wat de dunne darm betreft, hier bleek het gehalte in het laatste gedeelte hoger te zijn dan dat

in het eerste gedeelte. De hoogste gehalten aan vluchtige vetzuren werden dus weer aangetroffen in die gedeelten van het maagdkanaal, waar de microbiële activiteit het sterkst is, nl. pens, blinde darm en dikke darm (DUKES, 1947; SCHEUNERT & TRAUTMANN, 1951).

Een gedeelte van de koolhydraten, vooral de moeilijkst aantastbare, ontsnapt aan de werking van de microorganismen in de pens; maar deze fractie wordt in de blinde darm en de dikke darm opnieuw aan microbiële aantasting onderworpen. GRAY (1947) vond bij 4 schapen, welke een rantsoen kregen van tarwestro en lucernehooi, dat in de pens $\pm 70\%$ van de verteerbare cellulose werd afgebroken. In lebmaag en dunne darm werd practisch geen cellulose afgebroken, maar in blinde en dikke darm had wel weer vertering plaats (in de blinde darm werd 17% , in de dikke darm 13% van de verteerbare cellulose afgebroken).

Bij onderzoekingen van BARCROFT c.s. (1944), eveneens bij schapen, werd nagegaan, uit welke gedeelten van het maagdkanaal resorptie van vluchtige zuren plaats vindt. Hiertoe werd bij 14 dieren het gehalte aan vluchtige zuren bepaald van het bloed in de aderen, die van de verschillende gedeelten van het maagdkanaal komen. Tevens werd het gehalte van het arteriële bloed bepaald. Er werd gevonden, dat resorptie van vluchtige zuren plaats vond uit pens, boekmaag en blinde darm. Uit lebmaag en dunne darm kon geen resorptie van betekenis worden aangetoond. De dikke darm is niet onderzocht. Deze uitkomsten zijn dus geheel in overeenstemming met de uitkomsten van de bovenbeschreven onderzoekingen, waarbij het gehalte aan vluchtige zuren van de inhoud uit de verschillende gedeelten van het maagdkanaal werd bepaald.

7. CHLOOR, KOOLZUUR EN WATERSTOFIONEN-CONCENTRATIE

Het Cl-gehalte van het bloedserum bedraagt gemiddeld ongeveer 8 à 10 maeq per 100 ml (ABDERHALDEN, 1906; BROUWER, 1934; OYAERT, 1955) en het gehalte aan totaal- CO_2 ongeveer 2,5 à 3 mmol per 100 ml (BROUWER, 1934; OYAERT, 1955).

Gegevens over de Cl- en CO_2 -gehalten van de darminhoud van het rund zijn in de literatuur niet aanwezig, maar wel zijn in de laatste jaren onderzoekingen verricht over het gehalte aan en het gedrag van deze bestanddelen in de verschillende magen van schapen, geiten en runderen (EKMAN & SPERBER, 1952; MASSON & PHILLIPSON, 1952; SPERBER & HYDÉN, 1952; PARTHASARATHY & PHILLIPSON, 1953; DOBSON & PHILLIPSON, 1954, 1958; OYAERT, 1955). Het bleek, dat het Cl tegen een concentratieverval in uit de pens kan worden geresorbeerd. Volgens DOBSON & PHILLIPSON (1954, 1958) kan dit worden verklaard uit het feit, dat de invloed van het elektrische potentiaalverschil groter is dan de invloed van het concentratieverschil. Verder bleek het Cl-gehalte van de substantie, die uit de pens door de boekmaag passeert, geleidelijk toe te nemen, terwijl het gehalte aan totaal- CO_2 daalde. Evenals het Na wordt dus ook het bicarbonaat, dat in grote hoeveelheden met het speeksel in de pens wordt uitgestort, in de boekmaag gedeeltelijk weer geresorbeerd.

In de lebmaag wordt aan de substantie, die uit de boekmaag treedt, het maagsap toegevoegd. Het onderzoek van MASSON & PHILLIPSON (1952) heeft inlichtingen verschaft over het Cl-gehalte van zuiver maagsap bij schapen. Bij twee schapen, bij welke een zgn. „kleine maag” was aangelegd (de ene volgens Pavlov, de andere volgens Hollander-Jemerin), liep dit gehalte uiteen van 14,1 tot 17,7 maeq per 100 ml; het gemiddelde was 15,7 maeq per 100 ml. De pH van het

zuivere maagsap bedroeg bij normale voeding 1,05 à 1,32. Het Cl-gehalte was bij normale voeding praktisch even hoog als bij vasten; niettemin bleek het maagsap tijdens vasten minder zuur te bevatten en soms zelfs alkalisch te zijn. Gegevens over het Cl-gehalte en de pH van het maagsap van runderen zijn niet bekend; er is echter geen reden om aan te nemen, dat het maagsap van deze dieren qua samenstelling veel van dat van schapen zal verschillen.

Bij het bovenaangehaalde onderzoek van MASSON & PHILLIPSON werden ook bepalingen verricht van de pH en het Cl-gehalte van de lebmaaginhoud van schapen met intacte lebmaag op verschillende rantsoenen. Bij 7 schapen, die tevoren met hooi waren gevoerd, werden na het slachten in het lebmaagvocht Cl-gehalten gevonden van 11,4 à 12,9 maeq per 100 ml. Bij twee andere schapen, die werden gevoerd met hooi en krachtvoer, konden door middel van een fistel monsters worden genomen van de inhoud, die uit de lebmaag in het duodenum vloeide. Het Cl-gehalte van het perssap van deze substantie bedroeg 10,9 à 13,5 maeq per 100 ml en de pH was 2,3 à 4,2. Deze pH's komen geheel overeen met de waarden van 2,04 à 4,14, welke veel vroeger door KAPLAN (1926) werden gevonden in lebmaaginhoud van 50 slachthuistrunderen.

In het volgende zullen eerst enkele resorptieproeven met eenvoudige oplossingen worden besproken. Vervolgens zal een beeld worden gegeven van de waarden van de Cl- en CO₂-gehalten in de met normale chymus gevulde darm. Bij gebrek aan waarnemingen bij herkauwers berust dit beeld op onderzoekingen, die bij niet-herkauwers zijn uitgevoerd.

De resorptieproeven, die in de literatuur zijn beschreven, hebben voor een groot deel betrekking op de resorptie van Cl tegen een concentratieverval in. De voorwaarden, waaraan de uitkomsten van dergelijke resorptieproeven moeten voldoen, opdat tot resorptie van Cl tegen een concentratieverval in kan worden besloten, zijn dezelfde als die, welke in § 5 voor de resorptie van Na tegen een concentratieverval in werden beschreven.

De eerste onderzoekingen, waarbij de resorptie van Cl tegen een concentratieverval in duidelijk aan het licht kwam, zijn hoogstwaarschijnlijk die van KATZENELLENBOGEN (1906). Zoals reeds in § 2 van dit hoofdstuk is besproken, is bij vele andere onderzoekingen aangetoond, dat tijdens de resorptie van hypotonische NaCl-oplossingen een stijging van het NaCl-gehalte van de proefoplossing in het darmlumen optreedt (o.a. HEIDENHAIN, 1894; OMI, 1909; RABINOVITCH, 1927; McDUGALL & VERZAR, 1935). Bij de resorptieproeven van KATZENELLENBOGEN, uitgevoerd in afgebonden gedeelten van de dunne darm bij honden, bleek echter, dat, wanneer werd uitgegaan van enigszins hypertoonische oplossingen, die naast 0,4 à 0,5 % NaCl nog een relatief slecht resorbeerbare stof zoals b.v. manniet, glycocoll of leucine bevatten, de NaCl-concentratie na de proef steeds lager was geworden. Bij deze oudere onderzoekingen zijn hoogstwaarschijnlijk uitsluitend bepalingen van het Cl-gehalte verricht; in plaats van „gehalte aan keukenzout” moet dus eigenlijk worden gelezen „gehalte aan Cl”. Het Cl-gehalte van de proefoplossing, dat bij het begin van de proef reeds lager was dan dat van het bloed, is hier dus niet gestegen, maar nog verder gedaald. De hoeveelheid vloeistof in de darm was in alle gevallen afgenomen. Er heeft dus kennelijk resorptie van Cl tegen een concentratieverval in plaats gevonden. Werd aan de 0,4 à 0,5 % NaCl-oplossing een goed resorbeerbare stof toegevoegd, dan trad, evenals bij de proeven met zuivere NaCl-oplossingen, veelal een stijging van het Cl-gehalte van de proefoplossing op. Het verschil

tussen de uitkomsten van de proeven met oplossingen, waaraan een slecht resorbeerbare stof was toegevoegd enerzijds en de proeven met zuivere NaCl-oplossingen of met oplossingen van NaCl plus een goed resorbeerbare stof anderzijds, kan worden toegeschreven aan het feit, dat de aanwezigheid van de slecht resorbeerbare stof het transport van water uit het darmlumen naar het bloed remt. Dientengevolge kan de resorptie van Cl hier tot uiting komen in een daling van het Cl-gehalte in het darmlumen. In de andere gevallen heeft ook wel een resorptie van Cl plaats, maar deze komt veelal niet tot uiting in een daling van het Cl-gehalte, omdat tegelijkertijd een aanzienlijke resorptie van water plaats vindt (zie o.a. de proeven van HEIDENHAIN, 1894).

Bij de andere onderzoeken, waarbij de resorptie van Cl tegen een concentratieverval in werd bestudeerd, werd veelal uitgegaan van proefoplossingen bestaande uit mengsels van NaCl en een sulfaat (meestal Na_2SO_4 of MgSO_4). Het SO_4 -ion is slecht resorbeerbaar (HÖBER, 1898, 1899; WALLACE & CUSHNY, 1898; GOLDSCHMIDT & DAYTON, 1919) en oefent dientengevolge, evenals de slecht resorbeerbare niet-electrolyten in de proeven van KATZENELLENBOGEN, een remmende invloed uit op de resorptie van water. Bij proeven met dergelijke oplossingen, uitgevoerd in het colon of het ileum van honden, bleek steeds weer, dat, terwijl het volume van de proefoplossing gelijk bleef of verminderde, het Cl-gehalte in het darmlumen snel tot zeer lage waarden daalde (GOLDSCHMIDT & DAYTON, 1919; BURNS & VISSCHER, 1934; INGRAHAM & VISSCHER, 1936; ROEPKE & VISSCHER, 1939; VISSCHER & ROEPKE, 1945). INGRAHAM & VISSCHER vonden, dat het Cl op het eind van de proef al tegen een gemiddeld ongeveer 30 maal zo hoge concentratie in werd geresorbeerd; in het meest extreme geval bedroeg de verhouding der concentraties in darmlumen en bloed meer dan 1:200. Een dergelijke verhouding van de Cl-gehalten in darmlumen en bloedplasma bleek niet verklaard te kunnen worden met een Donnan-membraan-effect.

Door INGRAHAM & VISSCHER (1938) werd aangetoond, dat in aanwezigheid van een polyvalent kation het Na, en in aanwezigheid van een polyvalent anion het Cl tegen een concentratieverval in wordt geresorbeerd. In aanwezigheid van zowel een polyvalent kation als een polyvalent anion (b.v. MgSO_4) worden het Na en het Cl beide tegen een concentratieverval in geresorbeerd.

Op grond van bovengenoemde resorptieproeven werd door deze onderzoekers een theorie opgesteld, die tot op zekere hoogte een verklaring geeft voor de resorptie van éénwaardige ionen, zoals Na en Cl (INGRAHAM c.s., 1938). Deze zgn. „fluid circuit” theorie gaat er van uit, dat er een voortdurende verplaatsing van water in beide richtingen door de darmwand plaats heeft. De darmwand zou een mozaïek vormen van verschillende structuren. De waterstroom vanuit het bloed naar het darmlumen zou de darmwand passeren via structuren, die geheel of gedeeltelijk impermeabel zijn voor alle electrolyten, terwijl de stroming vanuit het darmlumen naar het bloed die structuren zou passeren, welke behalve voor water ook voor monovalente ionen permeabel zijn, doch niet voor bi- en polyvalente. Bevindt zich nu in het darmlumen een oplossing van b.v. $\text{NaCl} + \text{MgSO}_4$, dan zal tengevolge van deze verplaatsing van vloeistof het gehalte aan NaCl in het darmlumen steeds lager worden; het NaCl zou als het ware uitgewassen worden. Over de krachten, welke een dergelijke verplaatsing van vloeistof in beide richtingen door de darmwand in stand zouden moeten houden, werd aanvankelijk niets gezegd. Zoals door USSING (1949) terecht wordt opgemerkt, wordt bij deze hypothese de vraag naar de verklaring van het zout-trans-

port slechts verlegd naar die van het vloeistof-transport. Later opperden INGRAHAM & VISSCHER (1938) de veronderstelling, dat het transport van vloeistof misschien wordt veroorzaakt door de zgn. anomale osmose (SOLLNER, 1955; SOLLNER c.s., 1955).

De juistheid van de „fluid circuit” theorie is nog nimmer bewezen. Bij onderzoeken van VISSCHER c.s. (1944b), waarbij gebruik werd gemaakt van radioactieve isotopen, werden evenwel sterke aanwijzingen verkregen voor het bestaan van een verplaatsing van vloeistof in beide richtingen door de darmwand, een zgn. „forced flow of fluid”. De sterkte van de tegengesteld gerichte stromingen en het verschil in Na- en Cl-gehalte in beide stromingen waren bepalend voor de grootte van het netto-transport van Na en Cl in de ene of de andere richting. Onder de omstandigheden van deze proeven waren de Na- en de Cl-gehalten van de vloeistof, die naar het darmlumen toe ging, steeds lager dan van die van de tegengesteld gerichte stroom. De oplossing in het darmlumen werd dus steeds meer verdund en men zou verwachten, dat een oorspronkelijk isotonische oplossing gedurende de resorptie hypotonisch zou worden, tenzij andere bestanddelen uit het bloed in het darmlumen zouden treden. Het eerste bleek inderdaad het geval te zijn: isotonische oplossingen van NaCl en van NaCl + Na₂SO₄ en bloedserum werden tijdens de resorptie hypotonisch, zij het in zeer geringe mate (ROEPKE & VISSCHER, 1939; VISSCHER & ROEPKE, 1945a en b; VISSCHER c.s., 1945).

Bij de bovenbeschreven onderzoeken werd vrijwel steeds een slecht resorberebare stof aan de proefoplossing toegevoegd. Bij resorptieproeven van BUDOLFSEN (1954, 1956) werd echter ook bij gebruik van oplossingen van uitsluitend NaCl resorptie van Cl tegen een concentratieverval in uit ileum en colon van ratten vastgesteld.

Uit al de bovenbeschreven onderzoeken is wel duidelijk geworden, dat bij honden en ratten in het ileum en het colon resorptie van Cl tegen een concentratieverval in op kan treden. Bij de hierna te bespreken resorptieproeven bleek echter, dat het voorste en het achterste gedeelte van de dunne darm niet in dezelfde mate tot resorptie van Cl in staat zijn. Ook wat het gedrag van het koolzuur betreft, kwamen er verschillen tussen voorste en achterste gedeelte van de dunne darm naar voren.

DENNIS & VISSCHER (1940) voerden resorptieproeven uit met isotonische oplossingen, bevattende aequi-osmotische hoeveelheden NaCl en Na₂SO₄, in verschillende gedeelten van de dunne darm bij honden. In al de drie onderzochte gedeelten van de dunne darm nam het volume van de proefoplossing tijdens de resorptie tot ongeveer de helft af. In het beneden-ileum vertoonde het verloop van het Cl- en het SO₄-gehalte het beeld, zoals dat reeds eerder bij dergelijke proeven werd beschreven: het Cl-gehalte daalde zeer sterk, nl. tot ver beneden dat van het bloedplasma, terwijl het SO₄-gehalte sterk steeg. In het midden-ileum waren de daling van het Cl-gehalte en de stijging van het SO₄-gehalte reeds minder sterk; maar in een darmgedeelte op de grens van ileum en jejunum daalde het Cl-gehalte niet, maar steeg het tot ongeveer het niveau van het bloedplasma, terwijl het SO₄-gehalte daalde.

De uitkomsten van deze en van vele van de volgende onderzoeken kunnen tot op zekere hoogte ook worden verklaard uit de invloed van het instromen van het darmsap. Uit onderzoeken van DE BEER c.s. (1935) is nl. gebleken, dat darmsap uit het jejunum van honden 14 à 15 maeq Cl per 100 ml en 0,5 à 3 mmol totaal-CO₂ per 100 ml bevatte, terwijl darmsap uit ileum en colon 6 à 9 maeq

Cl en 7 à 9 mmol totaal- CO_2 per 100 ml bevatte. Een daling van het Cl-gehalte in het voorste gedeelte van de dunne darm zal dus door de afscheiding van het zeer Cl-rijke jejunum-sap worden tegengewerkt. Verder kan de stijging van het CO_2 -gehalte in het ileum en het colon, die in enige van de hierna te bespreken proeven aan het licht kwam, voor een meer of minder groot deel aan de secretie van het CO_2 -rijke ileum- of colon-sap worden toegeschreven.

Bij onderzoeken van BUCHER c.s. (1950) omtrent de resorptie van een isotonische NaCl-oplossing uit het eind van de dunne darm bij honden bleek, dat het Cl-gehalte van de proefoplossing enigszins daalde, terwijl het gehalte aan totaal- CO_2 steeg; het gehalte aan (Cl + CO_2) bleef ongeveer constant. Wordt een dergelijke resorptieproef uitgevoerd in het voorste gedeelte van de dunne darm, dan bleef het Cl-gehalte van de proefoplossing praktisch constant, terwijl het gehalte aan totaal- CO_2 vrijwel niet steeg. Het verschillende gedrag van voorste en achterste gedeelte van de dunne darm kwam ook tot uiting in een verschil in pH: aan het eind van de proef was de pH in het achterste gedeelte gemiddeld 7,34, maar in het voorste gedeelte 6,36. Proeven bij mensen gaven analoge uitkomsten (BUCHER c.s., 1944). Een isotonische NaCl-oplossing, die met behulp van een Miller-Abbott-apparaat in het eind van de dunne darm werd gebracht, had na enige tijd een lager Cl-gehalte, een hoger CO_2 -gehalte en een hogere pH dan eenzelfde oplossing, die in het begin van de dunne darm werd gedaan.

Nog duidelijker kwam het verschil tussen voorste en achterste gedeelte van de dunne darm naar voren bij de onderzoeken van PARSONS (1956). Deze proeven werden uitgevoerd in afgebonden darmsegmenten van verdoofde ratten. De proefoplossing had de volgende samenstelling: 16 maeq Na, 13,5 maeq Cl en 2,5 maeq HCO_3 per 100 ml. Bij alle proeven werd water geresorbeerd. In het ileum en het colon daalde het Cl-gehalte; maar in het jejunum trad een stijging op. De gehalten aan totaal- CO_2 en aan HCO_3 vertoonden het omgekeerde beeld: in het jejunum een sterke daling, maar in het ileum en in geringe mate in het colon een stijging. De pH van de proefoplossing, aanvankelijk 7,7 à 8,5, daalde in het jejunum tot gemiddeld 6,7; maar in het ileum en het colon was de daling minder sterk en werd na 4 uur een waarde bereikt van gemiddeld 7,5.

Onderzoeken van WILSON & KAZYAK (1957), eveneens met ratten, gaven soortgelijke uitkomsten. Van een NaCl- NaHCO_3 -oplossing, die 2,75 maeq HCO_3 per 100 ml bevatte, was het HCO_3 -gehalte in het jejunum na 20 minuten gedaald tot 0,4 à 0,46 maeq per 100 ml; maar in het ileum steeg dit gehalte tot ± 6 maeq per 100 ml.

Bij resorptieproeven met hypo-, iso- en hypertonische CaCl_2 -oplossingen van verschillende pH bij honden en ratten (ROBINSON, 1935; ROBINSON c.s., 1943) bleek eveneens, dat in het ileum het HCO_3 -gehalte van de proefoplossing een hogere waarde bereikte dan in het jejunum. Dientengevolge was de pH in het eerstgenoemde gedeelte van de dunne darm hoger dan in het laatstgenoemde gedeelte.

D'AGOSTINO c.s. (1953) voerden resorptieproeven uit met isotonische NaCl-oplossingen in het colon van honden. Terwijl het volume van de proefoplossing met ongeveer 40 à 60 % afnam, daalde daarbij het Cl-gehalte van 15,5 maeq per 100 ml tot waarden van ongeveer 7 à 9 maeq per 100 ml. Het Cl-gehalte van het bloedserum bedroeg ± 11 maeq per 100 ml. Het gehalte aan totaal- CO_2 steeg tegelijkertijd tot ongeveer 5 à 7 mmol per 100 ml. Het gehalte aan totaal- CO_2 van het bloedserum bedroeg ± 2 mmol per 100 ml. Tijdens de resorptie bleef het gehalte aan (Cl + HCO_3) van de proefoplossing ongeveer constant.

Een soortgelijk verloop van de gehalten aan Cl en totaal- CO_2 werd ook opgemerkt bij proeven, waarbij bloedserum van honden in het ileum van dezelfde honden werd gebracht (VISSCHER c.s., 1945). Het Cl-gehalte van het serum in het ileum daalde tot beneden dat van het normale bloedserum en het CO_2 -gehalte steeg tot boven dat van het normale bloedserum.

De conclusies, die uit de bovenbeschreven onderzoeken kunnen worden getrokken zijn:

1. Het voorste gedeelte van de dunne darm is waarschijnlijk niet of slechts in geringe mate in staat tot resorptie van Cl tegen een concentratieverval in. Tevens is de secretie van CO_2 (HCO_3) vanuit het bloed naar het darmlumen in dit gedeelte van het darmkanaal slechts van geringe omvang.
2. Het achterste gedeelte van de dunne darm en de dikke darm zijn in staat tot resorptie van Cl tegen een aanzienlijk concentratieverval in. Gelijkijdig met deze Cl-resorptie heeft een secretie van CO_2 (HCO_3) vanuit het bloed naar het darmlumen plaats. De stijging van het CO_2 -gehalte van de darmvloeistof kan o.a. worden veroorzaakt door het instromen van CO_2 -houdend darmsap, terwijl ook de activiteit van microorganismen van enig belang kan zijn. Het feit, dat de daling van het Cl-gehalte van de darmvloeistof gepaard gaat met een equivalente stijging van het HCO_3 -gehalte, kan er echter ook op wijzen, dat de secretie van HCO_3 op de een of andere manier in verband staat met de resorptie van Cl. Men zou kunnen denken aan een uitwisseling van Cl uit de darminhoud tegen HCO_3 uit het bloed; maar het is ook mogelijk, dat hier een meer gecompliceerd proces werkzaam is.

Over de gehalten aan opgelost Cl en CO_2 in de darminhoud van de met normale chymus gevulde darm is slechts weinig met zekerheid bekend. Aan de zure massa, die uit de lebmaag treedt (bij schapen pH 2 à 4, gehalte aan opgelost Cl 11 à 13 maeq per 100 ml) wordt in de dunne darm een aantal spijsverteringssappen toegevoegd. Wij nemen bij gebrek aan andere gegevens aan, dat de samenstelling van deze spijsverteringssappen bij de herkauwers gelijk is aan die bij honden en mensen, waarbij het volgende werd gevonden.

Het gehalte aan Cl en HCO_3 van het pancreassap bleek niet constant te zijn, maar afhankelijk van de snelheid van secretie. Bij geringe secretie is het Cl-gehalte hoog (ongeveer gelijk aan dat van het bloedplasma) en het HCO_3 -gehalte laag (eveneens ongeveer gelijk aan dat van het bloedplasma). Bij toename van de secretiesnelheid daalt het Cl-gehalte en stijgt het HCO_3 -gehalte; het gehalte aan (Cl + HCO_3) blijft ongeveer constant en bedraagt ± 13 à 16 maeq per 100 ml (BALL, 1930; JOHNSTON & BALL, 1930; SOLOMON, 1952; DREILING & JANOWITZ, 1956; BRO-RASMUSSEN c.s., 1956).

De opgaven over de Cl- en HCO_3 -gehalten van de levergal lopen nogal uiteen. Het Cl-gehalte bedraagt gemiddeld ongeveer 9 maeq per 100 ml en het HCO_3 -gehalte 3,5 à 4,5 maeq per 100 ml (RAVDIN c.s., 1932; SOBOTKA, 1937; BOYD c.s., 1945-1946; GAMBLE, 1950; COOK c.s., 1952).

De gehalten aan Cl en totaal- CO_2 van het darmsap (DE BEER c.s., 1935) zijn reeds op blz. 27 opgegeven.

Tengevolge van de secretie van het jejunum-sap zullen de Cl- en CO_2 -gehalten van de chymus tijdens de passage door de dunne darm slechts betrekkelijk weinig veranderingen ondergaan; maar de afscheiding van de gal, het pancreassap en het ileum-sap zal tot gevolg hebben, dat het Cl-gehalte daalt, terwijl het CO_2 -gehalte stijgt.

Een tweede factor, die voor de hoogte van genoemde gehalten van belang is, is de mate van resorptie en secretie van Cl, CO₂ en water (zie voetnoot op blz. 18). Gezien de uitkomsten van de bovenbeschreven resorptieproeven en gelet op de invloed van het instromen van de spijsverteringssappen mogen wij verwachten, dat het gehalte aan opgelost koolzuur van de darminhoud tijdens de passage door de dunne darm geleidelijk zal stijgen, terwijl het gehalte aan opgelost Cl zal dalen. Het is mogelijk, dat het Cl-gehalte in het laatste gedeelte van de dunne darm beneden dat van het bloedplasma daalt; maar hierbij is tevens de snelheid, waarmee het water wordt geresorbeerd, van belang. Met het stijgen van het HCO₃-gehalte zal de pH van de chymus tijdens de passage door de dunne darm eveneens stijgen.

In de literatuur zijn enige opgaven vermeld van het Cl-gehalte van de ileum-inhoud bij mensen. LOCKWOOD & RANDALL (1949) geven op, dat inhoud uit „recent ileostomies” bij chirurgische patiënten 9 à 13,6 (gemiddeld 11,6) maeq Cl per 100 ml bevatte. WELCH c.s. (1936) vonden, dat de inhoud uit het eind van het ileum bij een patiënt 5,25 à 5,54 maeq Cl per 100 ml water bevatte. Op een ander tijdstip werden twee monsters ileum-inhoud, afkomstig van deze patiënt, gecentrifugeerd; de bovenstaande vloeistof had een Cl-gehalte van 7,97 à 8,45 maeq per 100 ml. KARR & ABBOTT (1935) onderzochten de darmvloeistof uit de dunne darm bij mensen, die 14-16 uur hadden gevast. De uitkomsten van de bepaling van het Cl- en HCO₃-gehalte waren sterk variabel. Het HCO₃-gehalte was over het algemeen in het midden-ileum wat hoger dan in het duodenum, terwijl ook de pH in het beneden-ileum hoger was dan in het duodenum (bij één proefpersoon in duodenum pH 4,7-6,5, in beneden-ileum 7,16-7,31). Het Cl-gehalte was in het begin en het eind van de dunne darm echter praktisch gelijk; van een daling beneden de waarde voor het bloedplasma werd niets bespeurd.

Het Cl-gehalte van de ileum-inhoud kan bij de mens dus beneden dat van het bloedplasma dalen; maar dit gebeurt zeker niet altijd. Tevens is het HCO₃-gehalte in het eind van de dunne darm hoger dan dat in het begin en dientengevolge is de pH hier eveneens hoger. MØLLGAARD (1947) toonde aan, dat ook bij varkens in het eind van de dunne darm een stijging van de pH optreedt (pH begin dunne darm 3 à 5; pH midden jejunum tot midden ileum 5 à 6; pH eind-ileum 6,5 à 7,5).

Berekeningen van GOTCH c.s. (1957) naar aanleiding van proeven van SWEET c.s. (1957) met vastende konijnen, wezen uit, dat ook bij deze diersoort het Cl-gehalte van de darminhoud in dunne en dikke darm beneden dat van het bloedserum kan dalen. Het gehalte aan Cl in het water van de darminhoud bedroeg in de dunne darm 5,8 maeq per 100 ml water en in het caecum en het colon transversum 1,3 maeq per 100 ml.

Over de waarden van de gehalten aan opgelost Cl en HCO₃ in de darmvloeistof van de dikke darm is zeer weinig bekend. De uitkomsten van de resorptieproeven met honden en ratten wijzen er op, dat ook hier een resorptie van Cl tegen een concentratieverval in plaats kan vinden. Volgens de bovenvermelde opgaven van GOTCH c.s. is het Cl-gehalte van de darmvloeistof in de dikke darm bij konijnen inderdaad lager dan dat van het bloedserum. De analyse van enige monsters faeces van mensen (LAVIETES, 1935) wees uit, dat het Cl-gehalte van het faeceswater uiteenliep van 1,7 tot 16,4 maeq per 100 ml water. Hoewel deze waarden geen juiste maat vormen voor het gehalte aan opgelost Cl (zowel het opgeloste als het onopgeloste Cl werden meegerekend), kan wel worden gecon-

cludeerd, dat het gehalte aan opgelost Cl van de faeces van de mens veelal aanzienlijk lager is dan dat van het bloedserum.

Een onderzoek van WELCH c.s. (1936) bij een patiënt wees uit, dat de Cl-afscheiding in het eind van het ileum zeer veel groter was dan de Cl-uitscheiding met de faeces. In de dikke darm van de mens heeft dus een aanzienlijke resorptie van Cl plaats. In overeenstemming hiermee is het feit, dat bij diarrhee de uitscheiding van Cl sterk is verhoogd (PETERS, 1935). De uitkomsten van onderzoeken van STEGGERDA (1944) wijzen er op, dat ook in het rectum van de mens nog Cl wordt geresorbeerd. Ook bij proeven van SWEET c.s. (1957) met konijnen, die 21 à 65 uur hadden gevast, bleek, dat het Cl, dat in het eerste deel van het darmkanaal wordt afgescheiden, in aanzienlijke mate uit de rest van het darmkanaal wordt teruggeresorbeerd.

HOOFDSTUK II

METHODIEK VAN HET ONDERZOEK

1. INLEIDING

Zoals reeds in de Inleiding van dit proefschrift is vermeld, was het de opzet van dit onderzoek gegevens te verkrijgen omtrent de grootte van de osmotische druk in de verschillende gedeelten van het darmkanaal van het rund. Daarnaast is onderzocht, welke bestanddelen voor de osmotische waarde van de darminhoud verantwoordelijk zijn.

Als maat voor de osmotische waarde kan de vriespuntsverlaging worden beschouwd. VAN 'T HOFF heeft nl. aangetoond, dat in verdunde oplossingen van niet-electrolyten de osmotische druk recht evenredig is met de moleculaire concentratie. Daarnaast is uit de onderzoeken van RAOULT gebleken, dat in verdunde oplossingen van niet-electrolyten ook de vriespuntsverlaging (in het vervolg geschreven als v.p.v.) recht evenredig is met de moleculaire concentratie. Osmotische druk en v.p.v. zijn niet afhankelijk van het soort van kinetisch actieve deeltjes in de oplossing, maar van het aantal.

Wat betreft de oplossingen van electrolyten ging de klassieke theorie van de gedachtengang uit, dat de ionen, die zich in deze oplossingen bevinden, zich geheel als de afzonderlijke moleculen gedragen. Deze opvatting bleek later niet juist te zijn. Slechts in zeer grote verdunning zijn de ionen geheel vrij beweeglijk ten opzichte van elkaar. In iets hogere concentraties treden electrostatistische aantrekkende en afstotende krachten op, tengevolge waarvan de ionen niet meer als geheel vrij beweeglijk kunnen worden beschouwd en een beperking van hun activiteit in fysisch-chemisch opzicht ondergaan. In de moderne theorieën wordt dan ook met activiteiten i.p.v. met concentraties gerekend.

Bij de bepaling van de v.p.v. van een biologische vloeistof meet men dus de activiteit van alle opgeloste bestanddelen in die vloeistof. Wil men nagaan welk deel van deze totale activiteit door elk der afzonderlijke bestanddelen wordt veroorzaakt, dan komt men voor schier onoplosbare moeilijkheden te staan. Bij de analyse van de vloeistof kan men de concentratie van elk der bestanddelen bepalen. Het verband tussen concentratie en activiteit wordt aangegeven door de volgende betrekking:

$$a = f \cdot c \quad (a = \text{activiteit}; c = \text{concentratie en } f = \text{activiteitscoëfficiënt})$$

Men gebruikt nu verschillende activiteitscoëfficiënten, zoals o.a. een osmo-

tische en een elektrische activiteitscoëfficiënt. Deze activiteitscoëfficiënten zijn geen constante grootheden, maar zijn o.a. afhankelijk van aantal en soort der aanwezige ionen. Voor de berekening van deze activiteitscoëfficiënten hebben DEBIJE & HÜCKEL bepaalde formules opgesteld. Een toepassing van deze formules bij een biologische vloeistof, zoals in ons geval het perssap van mest en darminhoud, is echter niet mogelijk. Zo moet de concentratie van ieder aanwezig ion bekend zijn. Bij de bepaling van b.v. Ca, Mg en P stuit men meteen op de moeilijkheid, dat men niet weet, hoeveel van ieder van deze elementen nu werkelijk in ion-vorm aanwezig is. Verder is b.v. de diëlectrische constante van de uitpersbare fractie in mest en darminhoud niet bekend. Deze constante zal nl. in mest resp. darminhoud en perssap verschillend zijn tengevolge van een verschillend eiwitgehalte. Wij hebben bij dit onderzoek dan ook geen gebruik gemaakt van de activiteiten, maar uitsluitend gerekend met de concentraties.

Voor de bepaling van de v.p.v. is het noodzakelijk, dat men over een vloeistof beschikt, die voldoende vloeibaar is. Terwijl het bij de inhoud van de dunne darm veelal mogelijk bleek de v.p.v. rechtstreeks in de darminhoud te bepalen, is dit bij de inhoud van de blinde darm, de dikke darm en bij de mest uiteraard niet mogelijk. Het was dus nodig een methode te ontwikkelen, waarmee zowel uit de nog tamelijk vloeibare darminhoud als uit de meestal vrij stijve mest een vloeistof zou worden verkregen, die voldoende vloeibaar moest zijn om er het vriespunt van te kunnen bepalen.

Aangezien de v.p.v. uitsluitend wordt veroorzaakt door opgeloste stoffen, komt de bepaling van de bestanddelen, die voor de v.p.v. verantwoordelijk zijn, neer op een bepaling van de gehalten aan opgeloste bestanddelen.

Een methode, waarmee het mogelijk is een bepaling van de v.p.v. en van de gehalten aan opgeloste bestanddelen in een substantie als darminhoud of mest te verrichten, moet dus aan twee voorwaarden voldoen:

1. er moet een volledige scheiding tussen opgeloste en onopgeloste bestanddelen worden bewerkt;
2. bij deze scheiding mag niets aan de opgeloste bestanddelen worden gewijzigd.

In de literatuur zijn voor de scheiding van opgeloste en onopgeloste bestanddelen van darminhoud enige methoden beschreven. Zo werden b.v. bij het onderzoek van OYAERT (1955) de inhouden van pens en boekmaag van runderen in hun geheel afgecentrifugeerd, waarna in het bovenstaande vocht een aantal mineralen zijn bepaald.

Een tweede methode voor de bepaling van de gehalten aan opgeloste bestanddelen werd o.a. gevolgd door MOORE & TYLER (1955). Zij vermengden een bepaalde gewichtshoeveelheid darminhoud van varkens met een bepaalde hoeveelheid water. Het ontstane mengsel werd vervolgens afgecentrifugeerd. De bovenstaande vloeistof werd afgeschonken en vervolgens gefiltreerd. In het filtraat werden de nodige bepalingen uitgevoerd.

GARTON (1951) ging bij zijn onderzoek naar de gehalten aan opgelost Ca, Mg en PO_4 in pens, boekmaag, lebmaag en duodenum van schapen als volgt te werk. De monsters werden door een aantal lagen verbandgaas gefiltreerd. Bij de droge boekmaaginhoud werd met deze methode geen filtraat verkregen; daarom zijn de monsters hiervan in een handpers door verbandgaas geperst. De filtraten en perssappen werden vervolgens verdund met water en hierna gecentrifugeerd.

De bovenstaande vloeistof werd daarna nogmaals gecentrifugeerd. De nu verkregen vloeistof was helder en hierin zijn de analyses verricht.

Van de boven beschreven methoden is die van OYAERT voor ons doel niet bruikbaar. Bij het centrifugeren van mest en inhoud van de dikke darm ontstaat nl. geen voldoende scheiding tussen opgeloste en onopgeloste bestanddelen. Bij de methode van MOORE & TYLER kan geen bepaling van de osmotische waarde worden verricht, terwijl deze methode ook voor de bepaling van de gehalten aan opgeloste bestanddelen verre van ideaal is. Men weet nl. niet precies wat er gebeurt, wanneer darminhoud en water worden vermengd; het in oplossing gaan van oorspronkelijk niet opgeloste bestanddelen lijkt zeer waarschijnlijk.

Wat betere perspectieven biedt echter de methode van GARTON, omdat hier op simpele wijze reeds in de eerste fase van bewerking een redelijke scheiding tussen opgeloste en onopgeloste bestanddelen wordt verkregen. Een bezwaar is echter ook hier, dat het oorspronkelijk troebele filtraat met water wordt verdund om na het centrifugeren een heldere oplossing te verkrijgen.

Daar het niet mogelijk bleek de methode van GARTON zodanig te wijzigen, dat zij voor ons doel geschikt was, hebben wij een andere methode uitgewerkt. Hierbij worden mest en darminhoud onder stikstof-druk door een cellofaan-membraan uitgeperst. Het ontstane perssap of ultrafiltraat is volkomen helder, zodat hierin zonder verdere voorbehandelingen de nodige bepalingen kunnen worden verricht. Uiteraard heeft ultrafiltratie door cellofaan voor het doel, dat wij ons gesteld hadden, ook bezwaren. Deze zullen aan het eind van de volgende paragraaf nader worden besproken.

2. HET UITPERSEN VAN MEST EN DARMINHOUD

Voor het uitpersen van mest en darminhoud werd gebruik gemaakt van een membraanpers, vervaardigd door de Stichting Centrale Werkplaats te Wageningen. Deze membraanpers, waarvan een korte beschrijving is gegeven door JANSE (1954), lijkt veel op de membraanpers volgens AMBARD (v. OSS, 1955). De pers bestaat uit een soort stalen doos en is bevestigd in een frame. Het geheel is op een werkbank vastgeschroefd (zie foto pag. 34).

De onderplaat van de pers bestaat uit een dikke, ronde, stalen plaat, waarvan de bovenzijde is verchroomd. Boven op de plaat is vlak langs de omtrek een afdichtring aangebracht van rubber of leer. In het centrum van deze plaat bevindt zich een iets verzonken, ronde uitsparing, waarin zich de afvoeropening van de pers bevindt. Buiten de pers zet de afvoeropening zich voort in een kort pijpje.

Het deksel van de pers, eveneens van staal, rust met een brede, vlakke rand op de afdichtring van de onderplaat en sluit verder precies om de onderplaat. Het deksel kan stevig op de onderplaat worden aangedrukt door middel van een draadspil met draaiarm, die aan het frame is bevestigd. In het deksel is een opening aangebracht, waardoor de stikstof, die wordt gebruikt om de benodigde druk voor het uitpersen te verkrijgen, wordt aangevoerd.

Bij het gebruik wordt op de onderplaat eerst een schijf dun, fijnmazig zijdegaas gelegd. Vervolgens wordt op dit zijdegaas cellofaanpapier gelegd en hierop wordt de te onderzoeken substantie gebracht. Het zijdegaas dient voor de afvoer van het vocht, dat door het cellofaan is geperst, en behoedt tevens het cellofaan enigszins voor beschadiging op de vrij harde afdichtring van de onderplaat.

Als membraan hebben wij het gewone huishoud-cellofaan van het merk penjel (Nederlandse Pectine Industrie, Oosterbeek) gebruikt. De druk, waarbij de monsters werden uitgeperst, bedroeg 10 atmosfeer.

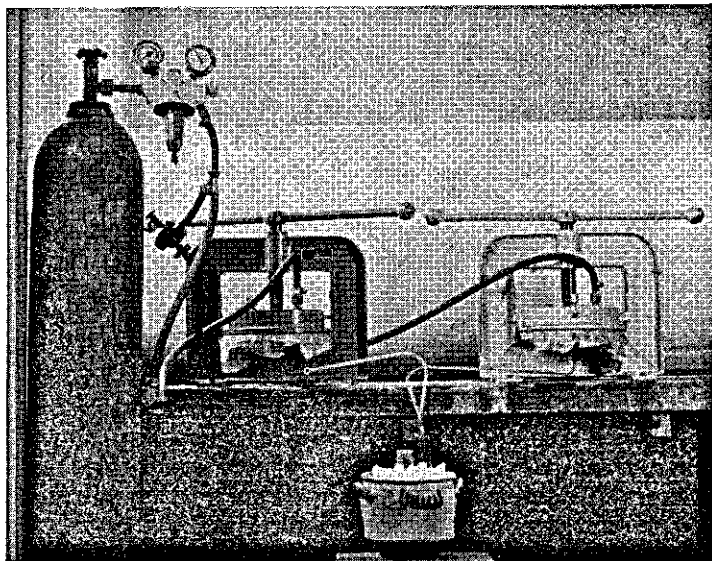


Foto 1. De apparatuur voor het uitpersen van mest en darminhoud.

Bij enige proeven met mest bleek, dat het niet gewenst was de te onderzoeken substantie direct door droog cellofaanpapier uit te persen. Te oordelen naar de osmotische waarde werd dan n.l. aanvankelijk perssap van een afwijkende samenstelling doorgelaten. De oorzaak van deze moeilijkheid was, dat de droge cellofaanmembraan water opneemt en waarschijnlijk glycerine afstaat, terwijl tevens misschien bepaalde mestbestanddelen aan het cellofaan worden geadsorbeerd. Uit een aantal proeven met mest en darminhoud bleek, dat deze zgn. „membraanfouten” geëlimineerd konden worden door het cellofaan vóór het gebruik geheel met het vocht van de uit te persen substantie te doordrenken. Dit laatste kon op de volgende wijze worden verwezenlijkt.

Op het droge cellofaan in de pers wordt eerst een schijf filtreerpapier gelegd en hierop wordt een deel van het te onderzoeken monster mest of darminhoud gebracht. Vervolgens wordt gedurende ongeveer 2,5 à 3 uur geperst. Het verkregen perssap wordt weggeworpen. Hierna worden de uitgeperste substantie en het filtreerpapier uit de pers verwijderd. De rest van het monster wordt nu op het met het mest- of darmvocht geheel doortrokken cellofaan gebracht en uitgeperst. Van het aldus verkregen perssap wordt de eerste 10 à 15 ml weggeworpen daar dit een afwijkende samenstelling heeft. Het hierna komende perssap heeft een constante osmotische waarde.

Bij deze methode moet de pers dus één keer worden geopend. Dit openen moet met zeer veel zorg geschieden, omdat het dan geheel vochtige cellofaan op de afdichtring zeer gemakkelijk scheurt.

Aanvankelijk werd het perssap in een erlenmeyer bij kamertemperatuur opgevangen. Later, toen de noodzaak daarvan bleek, werd de erlenmeyer in ijs geplaatst.

Bij het beschouwen van de waarden voor de v.p.v., die met de bovenbeschreven techniek zijn verkregen, moet wel worden bedacht, dat deze methode vrij ruw is. Zo werd bij een monster blinde-darm-inhoud, dat gelijkelijk over twee

persen was verdeeld, gevonden, dat uit de ene membraanpers een perssap met een v.p.v. van 0,591 °C werd afgescheiden, terwijl het perssap uit de andere pers een v.p.v. had van 0,602 °C, een verschil dus van 0,011 °C. Verder bleek bij enige monsters dunne-darm-inhoud, waarvan het perssap na ongeveer één week bewaren bij 0 °C nog practisch dezelfde v.p.v. had, dat de v.p.v. van het perssap op twee opeenvolgende dagen 0,010 à 0,015 °C uiteen kon lopen.

Hierna is bij een viertal mestmonsters nagegaan of er verschil in osmotische waarde bestaat tussen perssap, dat door uitpersen door cellofaan is gewonnen, en perssap, dat werd verkregen door de mest alleen maar door een fijnmazig zijdegaas uit te persen. Verder is bij zes monsters dunne-darm-inhoud en één monster lebmaaginhoud onderzocht of de v.p.v., rechtstreeks bepaald in de darminhoud, gelijk is aan die van het perssap. Bij de mest is het perssap, na het wegwerpen van de eerste 10 à 15 ml, opgevangen in twee fracties, elk ongeveer 30 ml groot. Bij de darminhouden is het perssap niet in fracties opgevangen. In de tabellen 1 en 2 zijn de uitkomsten opgegeven.

TABEL 1. *Vriespuntsverlaging (in °C) van perssappen van mest, verkregen door uitpersen door cellofaan, vergeleken met die van perssappen, verkregen door uitpersen door zijdegaas*

	Proef 35	Proef 36	Proef 37	Proef 38
door gaas geperst	0,374	0,357	0,327	0,376
door cellofaan geperst, fractie 2	0,381	0,361	0,332	0,375
door cellofaan geperst, fractie 3	0,374	0,362	0,335	0,380

TABEL 2. *Vriespuntsverlaging (in °C) van perssappen van darminhoud, verkregen door uitpersen door cellofaan, vergeleken met die van de oorspronkelijke substantie*

	Proef 39 (midden dunne darm)	Proef 40 (midden dunne darm)	Proef 41 (midden dunne darm)	Proef 42 (eind dunne darm)	Proef 43 (begin dunne darm)	Proef 44 (lebmaag)	Proef 45 (midden dunne darm)
darminhoud	0,725	0,908	0,819	0,613	0,778	0,505	0,789
perssap	0,720	0,904	0,798	0,608	0,760	0,496	0,778

Uit de tabellen blijkt, dat de verschillen in v.p.v. bij de mestmonsters niet groter zijn dan die, welke door de gebruikte methode van uitpersen kunnen ontstaan. Ook bij de darminhouden worden vrij goed overeenstemmende waarden gevonden. Een verschil van 0,021 °C, zoals in proef 41 optreedt, kan nog niet van betekenis worden geacht.

Van de twee voorwaarden, waaraan een methode voor het uitpersen van mest en darminhoud moet voldoen, is de eerste wel vervuld. De onopgeloste bestanddelen zijn nl. volledig verwijderd. Voorts werd aangetoond, dat de v.p.v. van het perssap ongeveer gelijk is aan die van de mest of darminhoud, waarvan is uitgegaan. Dit bewijst echter nog niet, dat ook aan de tweede voorwaarde, dat niets aan de opgeloste bestanddelen mag worden gewijzigd, is voldaan. Zo kan de activiteit van de ionen in het perssap en die in de oorspronkelijke substantie ongelijk zijn. Doordat perssap en oorspronkelijke substantie een verschillend gehalte bezitten aan stoffen als b.v. eiwit, zal de diëlectrische constante nl. verschillend zijn. Gelijkeid in v.p.v. van perssap en mest of darminhoud behoeft dus geen bewijs te zijn voor een ongewijzigd zijn van de opgeloste bestanddelen.

In het volgende is aangenomen, dat bij de eerder beschreven methode van uitpersen de zgn. „membraanfouten” (opname van water, afgift van glycerine en adsorptie aan het membraan) zijn geëlimineerd.

Een gedeelte van de colloidaal opgeloste stoffen uit mest en darminhoud zal bij ultrafiltratie niet door het membraan kunnen treden. Naast de onopgeloste bestanddelen wordt dus ook een deel van de colloïden verwijderd. De bijdrage, die deze colloïden leveren aan de v.p.v., is echter slechts zeer gering. De aan de colloïden geadsorbeerde ionen zullen dus gedeeltelijk wel en gedeeltelijk niet in het ultrafiltraat terecht komen. De ionen, die aan de onopgeloste bestanddelen zijn geadsorbeerd, verschijnen eveneens niet in het ultrafiltraat; zij worden bij deze methode dus als onopgelost beschouwd. De bij dit onderzoek toegepaste scheiding tussen opgeloste en onopgeloste bestanddelen is dus wel enigszins willekeurig.

Zijn de niet door het membraan permeërende colloïden aanwezig als electrisch geladen deeltjes, in welke vorm b.v. de eiwitten kunnen voorkomen, dan moet rekening worden gehouden met de mogelijkheid, dat een Donnan-membraan-effect zal kunnen optreden. Zo toonden INGRAHAM c.s. (1933) aan, dat bij ultrafiltratie van bloedplasma door een voor eiwit geheel ondoorlaatbaar membraan, verschillen in concentratie van Na, K en Cl optraden tussen het plasma en zijn ultrafiltraat, welke verschillen tot op zekere hoogte aan een Donnan-effect moesten worden toegeschreven.

In ons geval is moeilijk met zekerheid uit te maken, of dit Donnan-effect van belang is. Allereerst moet worden opgemerkt, dat de door ons gebruikte membranen niet geheel ondoorlaatbaar voor eiwit waren. Zo werd met trichlooraazijnzuur vrijwel steeds een licht neerslag in de perssappen verkregen.

Een theoretische beschouwing leert, dat het wel aannemelijk is, dat bij het uitpersen van de inhoud van de dunne darm een dergelijk effect zal optreden. In dit gedeelte van het darmkanaal komt nl. relatief veel opgelost eiwit voor. In de volgende gedeelten van het darmkanaal is de hoeveelheid opgelost eiwit geringer en in de mest is het eiwit, zoals bij het onderzoek van HUISMAN (1946) werd aangetoond, hoogstwaarschijnlijk overwegend als onopgelost bacterie-eiwit aanwezig. Hier zal het gevaar voor het optreden van een Donnan-effect dus vrij gering zijn.

Bij het optreden van een Donnan-membraan-effect is de v.p.v. van het ultrafiltraat kleiner dan die van de oorspronkelijke substantie. Een nadere beschouwing van de tabellen 1 en 2 leert, dat, terwijl bij de mestmonsters de v.p.v. steeds gelijk of iets groter is dan die van de oorspronkelijke mest, bij de monsters dunne-darm-inhoud de v.p.v. van het perssap steeds een weinig kleiner is dan de v.p.v. van de darminhoud zelf. De verschillen zijn gering en zouden ook verklaard kunnen worden uit de invloed van het eiwit alleen, maar er kan ook een aanwijzing in worden gezien, dat bij het uitpersen van de dunne-darm-inhoud een Donnan-effect van belang is.

De aanwezigheid van een Donnan-effect kan eerst met zekerheid worden vastgesteld, indien de karakteristieke verhoudingen van de ionen-concentraties in ultrafiltraat en oorspronkelijke substantie kunnen worden bepaald. Hiertoe zou op een andere wijze dan door ultrafiltratie, b.v. door centrifugeren, een scheiding tussen opgeloste en onopgeloste bestanddelen bewerkt moeten worden. De inhoud uit het eind van de dunne darm, de blinde darm, de dikke darm en de mest is echter over het algemeen niet vloeibaar genoeg om een dergelijke scheiding door centrifugeren mogelijk te maken. Bij enkele monsters inhoud uit

het begin en het midden van de dunne darm gelukte het echter wel om op deze wijze een redelijke scheiding te bewerken. De bovenstaande vloeistof was echter niet steeds geheel helder. In deze vloeistof zijn de gehalten aan Na, K en Cl bepaald.

De Cl-bepaling verliep niet geheel naar wens, omdat in de titratievloeistof een neerslag van eiwit ontstond. Het onteiwitten van de bovenstaande vloeistof slaagde maar ten dele. In de gedeeltelijk onteiwitte bovenstaande vloeistof zijn de Na-, K- en Cl-bepaling uitgevoerd. In tabel 3 zijn de uitkomsten van de bepalingen bij een viertal monsters darminhoud vermeld. De gehalten zijn uitgedrukt in maeq per 100 g water.

TABEL 3. *Gehalten aan Na, K en Cl in perssap en in de bovenstaande vloeistof na centrifugeren van de darminhoud*

	Na		K		Cl	
	bovenstaande vloeistof	perssap	bovenstaande vloeistof	perssap	bovenstaande vloeistof	perssap
1. 1e ged. van begin dunne darm	10,50	9,60	3,51	3,00	9,24	10,56
2. 2e ged. van begin dunne darm	13,25	12,10	3,00	2,66	7,12	8,39
3. midden dunne darm	10,40	10,20	3,38	3,20	10,80	11,45
4. midden dunne darm	12,70	12,00	2,50	2,30	9,36	10,49
5. als 4, gedeeltelijk onteiwit . .	12,70		2,50		9,80	

Het gedeeltelijk verwijderen van de eiwitten had dus geen enkele invloed op het Na- en het K-gehalte; de Cl-bepaling werd echter door de aanwezigheid van het eiwit kennelijk gestoord. De verschillen in Cl-gehalte tussen perssap en niet-onteiwitten bovenstaande vloeistof zijn daarom in werkelijkheid minder groot dan in de tabel is opgegeven.

Het feit, dat de Na- en K-gehalten van de bovenstaande vloeistof steeds hoger zijn dan die van het perssap, terwijl de Cl-gehalten van het perssap hoger zijn dan die van de bovenstaande vloeistof, wijst er op, dat bij het uitpersen van deze monsters een Donnan-effect is opgetreden. Zoals ook reeds op grond van theoretische overwegingen werd verwacht, is de invloed van dit Donnan-effect bij de inhoud uit het begin van de dunne darm groter dan bij die uit het midden daarvan. Bij de inhoud uit de rest van het darmkanaal zal de invloed van het Donnan-effect vermoedelijk vrij gering zijn.

Een ultrafiltratie-methode is voor ons doel dus niet geheel bevredigend. Bij een eerste oriëntering over het in dit proefschrift aan de orde zijnde onderwerp kan deze methode echter goede diensten bewijzen. Bovendien zal het niet gemakkelijk zijn om een betere te ontwerpen.

3. DE ANALYSE VAN HET PERSSAP

Het perssap, dat uit mest wordt verkregen, heeft over het algemeen een donkere bruin-groene kleur, evenals dat uit de dikke- en de blinde-darm-inhoud. Verdergaand naar het begin van het darmkanaal wordt de kleur van het perssap geleidelijk lichter, waarbij de groene tinten meer gaan overheersen. Van de inhoud uit het begin van de dunne darm is het perssap veelal bleek-groen, terwijl dat uit de lebmaaginhoud over het algemeen vrijwel kleurloos is.

In het onderstaande zullen de verschillende bepalingsmethoden worden besproken. In de perssappen werden de volgende bepalingen verricht: vriespuntsverlaging, electrisch geleidingsvermogen, droge-stof-gehalte, organische-stof-ge-

halte, asgehalte, pH, gehalten aan calcium, magnesium, ammoniak, natrium, kalium, chloor, anorganisch fosfaat, sulfaat, vluchtige zuren en koolzuur. Tevens werd van de oorspronkelijke mest en darminhoud het droge-stof-gehalte bepaald.

a. Vriespuntsverlaging

De v.p.v. is bepaald in een toestel volgens BECKMANN. Een uitvoerige beschrijving van dit toestel wordt in de literatuur gevonden (BECKMANN, 1888; FINDLAY, 1941).

Zoals reeds is gezegd, werd het perssap, waarin het vriespunt zou worden bepaald, in een erlenmeyer opgevangen. Weliswaar gaat op deze wijze, zoals bij de bepaling van de pH en van totaal- CO_2 zal worden besproken, wat CO_2 verloren; maar dit verlies aan CO_2 had geen merkbare invloed op de v.p.v. van het perssap. Dit is in overeenstemming met gegevens van PARTHASARATHY & PHILLIPSON (1953), volgens wie pensvocht vóór en na intensief contact met een luchtmengsel van 60 % N_2 en 40 % CO_2 vrijwel geen verschil in v.p.v. vertoonde.

b. Electrisc h geleidingsvermogen

Terwijl door de bepaling van de v.p.v. een indruk wordt verkregen van de totale hoeveelheid opgeloste bestanddelen, electrolyten zowel als niet-electrolyten, geeft de bepaling van het elektrische geleidingsvermogen een maat voor de totale hoeveelheid electrolyten. In een vloeistof geschiedt het transport van de elektrische stroom immers uitsluitend door de ionen.

De opstelling voor deze bepaling was ongeveer dezelfde als in de oudere leerboeken der fysische chemie wordt beschreven (b.v. OSTWALD-LUTHER, 1925).

De absolute waarde van het geleidingsvermogen der perssappen is voor ons niet van overwegend belang. Wij hebben dan ook slechts een relatieve waarde bepaald door vergelijking met het geleidingsvermogen van KCl-oplossingen van bekende concentratie. Wordt b.v. opgegeven, dat het geleidingsvermogen van een bepaald perssap 8 mmol KCl per 100 ml bedraagt, dan wil dat zeggen, dat het geleidingsvermogen van dat perssap overeenkomt met het geleidingsvermogen van een oplossing, die 8 mmol KCl per 100 ml bevat.

c. Droge stof van mest en darminhoud

In weegdoosjes werd 5 à 10 gram van de te onderzoeken substantie afgewogen. Gedurende 20 à 22 uur werd gedroogd bij een temperatuur van 100 °C. Het bleek ons, dat het gewicht na deze tijd practisch constant was geworden. Het droge-stof-gehalte is uitgedrukt in grammen per 100 g vers materiaal.

d. Droge stof, organische stof en as van perssap

25 ml perssap werd in een gedroogde en gewogen platinaschaal gepipetteerd. De schalen werden op een waterbad drooggedampt en daarna nog gedurende 16 à 18 uur nagedroogd in een droogstoof bij 100 °C voor het bepalen van het gehalte aan droge stof. Het verassen geschiedde in een elektrische oven bij een temperatuur van 450 à 480 °C totdat een vrijwel witte as was verkregen. Het gewicht was dan practisch constant. De laatste resten kool werden weggenomen door de as met 30 % H_2O_2 te bevochtigen en daarna nogmaals te verhitten. Na weging werd de as twee maal afgerookt met 25 % gedestilleerd HCl. Na toevoeging van ongeveer 5 ml gedestilleerd water werd de asoplossing enige tijd

zacht verwarmd, waarna zij quantitatief werd overgebracht in een maatkolf van 25 ml. Na aanvullen met gedestilleerd water tot 25 ml werd de asoplossing gefiltreerd. De gehalten aan droge stof, organische stof en as zijn uitgedrukt in milligrammen per 100 ml perssap.

e. Waterstofionen-concentratie

Voor de meting van de pH der perssappen is aanvankelijk gebruik gemaakt van lyphaan-papier. Met deze methode werden echter geen nauwkeurige uitkomsten verkregen; afwijkingen van enkele tiende pH-eenheden kwamen dikwijls voor. Later kregen wij de beschikking over een potentiometer, waarmee het mogelijk was aanmerkelijk nauwkeuriger metingen te verrichten. De potentiometer was van het fabriekaat Leeds & Northrup, No. 7661-A-1 en was uitgerust met een glaselectrode.

Bij elke bepaling of serie van bepalingen werd de potentiometer steeds vooraf ingesteld op pH 4,00 met 0,05 M kaliumbiphtalaat. Ter controle werd telkens de pH gemeten van twee buffer-oplossingen van bekende pH. Als buffers gebruikten wij primair-secundair-fosfaatbuffers volgens Sørensen (Chemisch Jaarboekje, 1952) met pH van 5,906 en 6,813. Hierna werd de pH van het perssap bepaald.

Zoals reeds eerder in dit hoofdstuk werd gezegd, werd de pH aanvankelijk bepaald in perssap, dat in een erlenmeyer was opgevangen. Bij deze wijze van opvangen komt de vloeistof echter in aanraking met de lucht, waarin een veel lagere CO₂-spanning heerst dan in het perssap. Een gevolg daarvan is, dat CO₂ uit het perssap ontwijkt, waardoor het CO₂-gehalte daalt en de pH stijgt. Ditzelfde werd ook bij pensvocht opgemerkt (TURNER & HODGETTS, 1955; LAMPILA, 1955). Voor een juiste bepaling van het CO₂-gehalte en de pH is het dus noodzakelijk, dat het perssap onder afsluiting van de lucht wordt opgevangen. Bij deze werkwijze bleken perssap en darminhoud inderdaad dezelfde pH te bezitten. Zo werden bij enige monsters dunne-darm-inhoud de volgende pH-waarden van darminhoud en perssap gemeten:

pH darminhoud: 7,38	pH darminhoud: 7,40	pH darminhoud: 7,36
pH perssap: 7,36	pH perssap: 7,37	pH perssap: 7,40

De pH van de biphtalaatoplossing, de fosfaatbuffers en de perssappen is steeds gemeten bij een temperatuur van 18 à 20 °C. Men mag verwachten, dat de pH bij lichaamstemperatuur niet dezelfde zal zijn als bij kamertemperatuur. Zo is voor bloedserum aangetoond, dat de pH 0,0118 eenheid stijgt voor elke graad temperatuursverlaging (ROSENTHAL, 1948). Volgens BLAKE c.s. (1957) is de pH van pensvocht echter vrijwel onafhankelijk van de temperatuur.

De invloed van de temperatuur op de pH van het perssap is op de volgende wijze onderzocht. Eerst werd de pH van het perssap op de normale, bovenbeschreven wijze gemeten bij kamertemperatuur. Daarna werden de biphtalaatoplossing, de fosfaatbuffers en het perssap verwarmd tot ongeveer 38 °C. Bij deze temperatuur werd, na opnieuw instellen van de potentiometer met de biphtalaatoplossing (pH 0,05 M-kaliumbiphtalaat bij 38 °C = 4,02 (BATES, 1954)), de pH van buffers en perssap gemeten. Bij de perssappen van twee mestmonsters, twee monsters blinde-darm-inhoud, één monster dunne-darm-inhoud en één monster dikke-darm-inhoud bleek de pH bij 38 °C steeds 0,06 eenheid lager te zijn dan bij kamertemperatuur. Als correctie-factor voor het verschil tussen kamer- en lichaamstemperatuur hebben wij dan ook 0,06 pH-eenheid aangenomen.

f. Calcium en magnesium

De bepaling van de gehalten aan Ca en Mg geschiedde in twee etappes. Eerst werd door titratie met complexon 3 de som van Ca en Mg bepaald, in hoofdzaak volgens de methode van HOLTZ (1951), en daarna werd in een tweede portie het Ca volgens de klassieke methode van neerslaan met NH_4 -oxalaat en titratie met KMnO_4 vastgesteld (CLARK & COLLIP, 1925; KOLTHOFF & SANDELL, 1938). Het verschil in uitkomst leverde het gehalte aan Mg. Deze methode ter bepaling van het Mg-gehalte is niet ideaal, omdat zowel de fout, die bij de bepaling van Ca + Mg wordt gemaakt, als de fout, die bij de Ca-bepaling wordt gemaakt, tot uiting komt in het Mg-gehalte. Het bleek ons echter, dat de uitkomsten bij toepassing van de titaangeel-methode zeker niet nauwkeuriger waren. Ook de door VAN DER HAVE (1954) beschreven methode, waarbij het Mg complexometrisch in het filtraat van de Ca-bepaling wordt bepaald, leverde bij de perssappen geen bevredigende uitkomsten op. Bij deze titratie was de kleuromslag meestal niet scherp, zodat het eindpunt niet nauwkeurig was vast te stellen.

g. Ammoniak

Voor de bepaling van het gehalte aan ammoniak is gebruik gemaakt van schalen volgens Conway-Lips (CONWAY, 1947; GAILLARD, 1950). In het buitenste compartiment van deze schalen werd de NH_3 uit het perssap vrijgemaakt door toevoeging van K_2CO_3 . Dit NH_3 diffundeerde door de gasfase over naar een boorzuoeroplossing, die in het binnenschaaltje aanwezig was.

h. Natrium en kalium

De bepaling van Na en K geschiedde met de vlamfotometer. Wij beschikten over een Beckman-vlamfotometer, bestaande uit een Beckman-spectrofotometer model DU en een vlamfotometer-set model 9200. De verstuiver brandde op een knalgasmengsel. Zowel de bepaling van Na als die van K geschiedde in de oplossing der perssappen.

i. Chloor

De bepaling van Cl geschiedde volgens de methode-Volhard (KOLTHOFF & SANDELL, 1938).

j. Anorganisch fosfaat

Voor de bepaling van anorganisch fosfaat werd de colorimetrische methode volgens Scheel (SCHEEL, 1936) gebruikt. Deze berust op de bekende methode van FISKE & SUBBAROW (1925).

De uitkomsten van deze bepaling zijn opgegeven in maeq PO_4 per 100 ml. Bij de zuurgraad der perssappen zal echter niet alle fosfaat als PO_4 -ion aanwezig zijn, maar er zullen ook HPO_4^- en H_2PO_4^- -ionen en H_3PO_4 -moleculen voorkomen. Met behulp van de zgn. Henderson-Hasselbalch-vergelijking voor bufferoplossingen kan worden berekend hoeveel PO_4''' , HPO_4'' , $\text{H}_2\text{PO}_4'$ en H_3PO_4 in een bepaalde oplossing aanwezig zijn als de pH en de totale hoeveelheid anorganisch fosfaat bekend zijn. Deze vergelijking luidt: $\text{pH} = \text{pK} + \log [\text{zout}]/[\text{zuur}]$. Bij de toepassing van deze vergelijking doet zich de moeilijkheid voor, dat de juiste waarde voor pK_1 , pK_2 en pK_3 in de perssappen niet bekend is. Wij hebben ons dan ook moeten behelpen met de pK-waarden zoals die in de literatuur voor bloedserum worden opgegeven (PETERS & VAN SLYKE, 1935;

WEST & TODD, 1952). Het bleek, dat in het traject, waarin de pH's van de perssappen vallen, nl. 3,72 tot 7,60, de hoeveelheid fosfaat, die als PO_4''' en H_2PO_4 aanwezig is, verwaarloosd kan worden. Praktisch al het fosfaat is dus aanwezig in de vorm van HPO_4'' en $\text{H}_2\text{PO}_4'$. Hiervoor kan de Henderson-Hasselbalch-vergelijking als volgt worden geschreven: $\text{pH} = 6,8 + \log [\text{HPO}_4''] / [\text{H}_2\text{PO}_4']$. Daar nu dus de hoeveelheid HPO_4 en H_2PO_4 en de verhouding $\text{HPO}_4 / \text{H}_2\text{PO}_4$ bekend zijn, kan worden berekend hoeveel van elk aanwezig is.

k. Sulfaat

De bepaling van sulfaat werd uitgevoerd in de asoplossing. De toegepaste methode berustte in beginsel op die van TETTWEILER & PILZ (1954).

l. Vluchtige zuren

De methode ter bepaling van de vluchtige zuren in de perssappen was ongeveer dezelfde als die, welke door MCANALLY (1944) is beschreven voor bloed.

Bij deze bepaling wordt dus alleen de som van de vluchtige zuren bekend; de gehalten aan afzonderlijke zuren zijn niet bepaald, omdat dit te tijdrovend zou zijn. Volgens ELSDEN c.s. (1946) bestaan de vluchtige zuren uit lebmaag, blinde darm en dikke darm voor 80 à 90 % uit vetzuren met meer dan één C-atoom; maar bij die uit de dunne darm is het slechts 66 à 71 %. Bij een aantal perssappen van de inhoud van verschillende gedeelten van het darmkanaal is het destillaat voor de bepaling van de som der vluchtige zuren aan een tweede destillatie onderworpen. Bij deze tweede destillatie werd behalve H_2SO_4 en MgSO_4 ook HgO toegevoegd (FRIEDEMANN, 1938). Door deze werkwijze worden behalve mierenzuur ook melkzuur en andere niet-vetzuren ontleed. In overeenstemming met de gegevens van ELSDEN c.s. werd gevonden, dat in de perssappen van de inhoud uit lebmaag, blinde en dikke darm 85 à 95 % van de vluchtige zuren uit vetzuren met meer dan één C-atoom bestond; in de perssappen van inhoud van de dunne darm werd evenwel een hoger percentage door andere zuren ingenomen (vermoedelijk voor een deel mierenzuur (ANNISON, 1954)). Daar de gehalten aan vluchtige zuren van de inhoud van de dunne darm zeer laag waren, zullen de uitkomsten van de tweede destillatie hier echter niet nauwkeurig zijn.

m. Koolzuur

Ook de bepaling van koolzuur geschiedde in schalen volgens Conway-Lips. In het buitenste compartiment van een Conway-schaal werd het perssap in aanraking gebracht met H_2SO_4 . Het vrijkomende CO_2 diffundeerde door de gasfase naar het binnenschaltje, dat een bekende overmaat Ba(OH)_2 -oplossing bevatte. Het CO_2 werd hier als BaCO_3 neergeslagen; de overmaat Ba(OH)_2 werd teruggetitreerd met zoutzuur.

Bij deze bepaling wordt het gehalte aan in zuur milieu vluchtig koolzuur, het zgn. „acid labile CO_2 ” bepaald. In het vervolg wordt dit genoemd totaal- CO_2 . Dit koolzuur kan worden verdeeld in gebonden en vrij koolzuur. Het gebonden koolzuur is aanwezig in de vorm van CO_3'' - en HCO_3' -ion; het vrije koolzuur in de vorm van fysisch opgelost CO_2 en H_2CO_3 . De hoeveelheden van deze verschillende vormen van koolzuur kunnen weer worden berekend met behulp van de Henderson-Hasselbalch-vergelijking, wanneer de pH van het perssap en de pK-waarden bekend zijn. Hier rijst, evenals bij het fosfaat, weer de moeilijkheid, dat de waarden voor pK₁ en pK₂ in perssap niet bekend zijn. Wij hebben ons dan ook weer moeten behelpen met de pK-waarden voor bloedserum (PETERS &

VAN SLYKE, 1935; WEST & TODD, 1952). Bij de pH van de perssappen bleek de hoeveelheid koolzuur, die in de vorm van CO_3'' aanwezig is, te verwaarlozen. Wij hebben dus alleen te maken met HCO_3' , H_2CO_3 en opgelost CO_2 . Voor de berekening wordt veelal aangenomen, dat alle opgeloste koolzuur aanwezig is in de vorm van H_2CO_3 . De Henderson-Hasselbalch-vergelijking luidt nu: $\text{pH} = 6,1 + \log [\text{HCO}_3'] / [\text{H}_2\text{CO}_3]$. Daar nu de som en de verhouding van HCO_3 en H_2CO_3 bekend zijn, kan worden uitgerekend, hoeveel van ieder aanwezig is.

n. Berekeningen

Door de bepaling van de v.p.v. krijgen wij een indruk van het totaal aantal opgeloste deeltjes (ionen + niet-electrolyten) in het perssap. De verhouding v.p.v./0,0186 kan de waargenomen osmotische concentratie worden genoemd, uitgedrukt in milliosmolen¹⁾ opgelost in 100 g water (de moleculaire v.p.v. van water is immers 18,6 °C).

Bij de analyse der perssappen worden de gehalten aan de verschillende bestanddelen uitgedrukt in maeq per 100 ml perssap. Om het aandeel te berekenen, dat elk van deze bestanddelen levert aan de osmotische druk, zijn al de gehalten omgerekend op milliosmolen per 100 ml perssap. Voor deze omrekening is het noodzakelijk enkele veronderstellingen te maken. Zo is aangenomen, dat alle bepaalde bestanddelen uitsluitend in geïoniseerde vorm in het perssap aanwezig zijn. Voor Na, K, NH_4 , vluchtige zuren, Cl en HCO_3 zal dit wel ongeveer juist zijn, maar wat betreft Ca, Mg en PO_4 kan wel met zekerheid worden aangenomen, dat deze niet uitsluitend als Ca-, Mg-, HPO_4^- en H_2PO_4^- -ion aanwezig zullen zijn. Verbinding van Ca en Mg met b.v. PO_4 ligt zeer voor de hand. Bovenstaande veronderstelling houdt tevens in, dat er van de bepaalde bestanddelen niets ongeïoniseerd aan een organische stof gebonden zou zijn. De perssappen bevatten echter over het algemeen wel enig eiwit, waaraan b.v. een deel van het Ca en Mg gebonden kan zijn.

Bij opstelling van de gehalten der afzonderlijke bestanddelen vindt men de totale concentratie, uitgedrukt als osmolen of milliosmolen per 100 ml perssap, de zgn. berekende osmotische concentratie. Bij een vergelijking van de berekende en de waargenomen osmotische concentratie doen zich wederom enige moeilijkheden voor. Zo is de activiteit van de opgeloste bestanddelen in het perssap niet bekend. De totale berekende osmotische concentratie kan slechts in een eenheid van concentratie worden uitgedrukt, terwijl eigenlijk een maat voor de totale osmotische activiteit moest worden opgegeven. Verder is het volume, dat door de opgeloste stoffen wordt ingenomen, verwaarloosd. De fout, die hiermee wordt gemaakt, is slechts gering. Uit de bepaling van het soortelijk gewicht en het droge-stof-gehalte van de perssappen van enkele monsters darminhoud kon worden berekend, dat 1 g droge stof een volume inneemt van ongeveer 0,3 à 0,6 ml. In perssap van inhoud van de blinde darm, de dikke darm en van de mest, waar het droge-stof-gehalte over het algemeen 1 à 1,5 g per 100 ml bedraagt, neemt de droge stof dus een volume in van 0,3 à 0,9 ml. In perssap van inhoud van de dunne darm, waar het droge-stof-gehalte tot 5 g per 100 ml kan bedragen, neemt de droge stof een volume in van hoogstens 3 ml per 100 ml.

¹⁾ Bij de term osmol wordt uitsluitend rekening gehouden met het aantal deeltjes, niet met de waardigheid. Osmotische druk en v.p.v. zijn immers slechts afhankelijk van het aantal deeltjes in oplossing. In het geval van een niet-electrolyt, zoals glucose, is 1 mol = 1 osmol. Bij een electrolyt zoals b.v. NaCl bevat 1 mol echter 2 × zo veel deeltjes als 1 mol glucose; 1 mol NaCl is dan ook = 2 osmol. Volgens eenzelfde redenering is 1 mol CaCl_2 = 3 osmol.

In een biologische vloeistof als het perssap van mest en darminhoud kan de berekening van de osmotische waarde uit de bijdragen van de afzonderlijke bestanddelen dan ook niet nauwkeurig zijn. Door het aannemen van volledige ionisatie en het gelijkstellen van de activiteitscoëfficiënten aan 1 zal de berekende osmotische concentratie te hoog uitvallen. De grootte van deze fout is niet bekend. Het verwaarlozen van het volume der opgeloste stoffen zal een tegengesteld effect hebben. Het is dan ook niet te verwonderen, dat in mest en blinde- en dikke-darm-inhoud, waar, zoals in hoofdstuk IV zal worden besproken, de osmotische waarde over het algemeen haast geheel uit de door ons bepaalde bestanddelen kan worden verklaard, de berekende osmotische concentratie veelal hoger is dan de waargenomen osmotische concentratie.

4. HET BEWAREN VAN MEST EN DARMINHOUD

Voor een goed inzicht in de waarden van de osmotische druk en de gehalten aan de verschillende opgeloste bestanddelen in de opeenvolgende afdelingen aan het darmkanaal is het gewenst over de gegevens van minstens 6 à 8 monsters te beschikken. Met de beschikbare apparatuur en het ons ten dienste staande personeel waren wij echter niet in staat meer dan één monster per dag te behandelen. Dit onderzoek zou dus alleen kunnen worden uitgevoerd wanneer de monsters gedurende ongeveer 10 à 12 dagen konden worden bewaard. Als criteria voor het al of niet bewaard kunnen worden dienden het gelijk blijven van de osmotische waarde en van de gehalten aan de opgeloste bestanddelen.

Bij enige oriënterende proeven met mest bleek, dat de osmotische waarde tijdens bewaren bij kamertemperatuur na enige dagen aanmerkelijk groter was geworden. Tevens was enige gasontwikkeling in de mest opgetreden. Kennelijk zijn de microorganismen hier verantwoordelijk voor. Kan deze microbiële activiteit voldoende worden onderdrukt, dan bestaat een gereede kans, dat mest en darminhoud zonder bezwaar gedurende enige tijd kunnen worden bewaard. Practisch de enige in aanmerking komende wijze van bewaring is die bij lage temperatuur.

Het was een gelukkige omstandigheid, dat wij voor het bewaren van onze monsters mest en darminhoud gebruik mochten maken van een koelkast van het Laboratorium voor Landbouwplantenteelt van de Landbouwhogeschool. In deze koelkast konden temperaturen tot beneden 0 °C worden bereikt, terwijl de temperatuur binnen zeer nauwe grenzen kon worden ingesteld.

Allereerst zijn bewaarproeven uitgevoerd met enige monsters darminhoud bij een temperatuur van 2 à 4 °C. Deze temperatuur bleek echter nog te hoog te zijn. Er trad nl. een vrij sterke stijging van de osmotische waarde op, terwijl tevens het NH₄-gehalte was verhoogd. Dit wijst er op, dat de activiteit der microorganismen niet voldoende was onderdrukt. Bij een volgende bewaarproef met een monster dunne-darm-inhoud en een monster blinde-darm-inhoud hebben wij de temperatuur in de koelkast dan ook verlaagd tot 0 à 2 °C, terwijl zij bij de laatste proef met twee monsters dunne-darm-inhoud en twee monsters blinde-darm-inhoud werd ingesteld op -1 à +1 °C. In de tabellen 4 en 5 zijn de uitkomsten opgegeven. De vriespuntsverlagingen zijn weer opgegeven in °C, de gehalten aan de verschillende bestanddelen in maeq per 100 ml, de droge-stofgehalten van de darminhouden in procenten en de gehalten aan droge stof, organische stof en as van het perssap in mg per 100 ml.

Uit de tabellen 4 en 5 blijkt, dat zowel tijdens de bewaring bij 0 à 2 °C als tijdens de bewaring bij -1 à +1 °C geen noemenswaardige verandering van de

TABEL 4. *Analyse van de perssappen van monsters darminhoud vóór en na bewaren bij 0 à 2 °C*

	Eind dunne darm				Blinde darm		
	7 febr.	na 5 dagen	na 9 dagen	na 14 dagen	18 febr.	na 7 dagen	na 14 dagen
vriespuntsverlaging	0,694	0,708	0,699	0,718	0,568	0,585	0,577
droge stof darminhoud	7,79	7,50	7,83	7,84	11,52	—	11,52
droge stof perssap	2072	2182	2166	2258	1399	1460	1419
organische stof perssap	—	1320	1322	1394	601	582	537
as perssap	—	862	844	864	798	878	882
pH (20 °C)	7,36	7,37	7,39	7,43	7,31	7,30	7,26
Ca + Mg	1,52	1,30	1,28	1,11	3,33	3,45	3,27
Ca	0,71	0,66	0,70	0,67	1,72	1,77	1,66
Mg	0,81	0,64	0,58	0,44	1,61	1,68	1,61
Na	12,20	12,10	11,90	11,60	8,60	8,70	8,70
K	2,40	2,40	2,35	2,33	3,75	4,05	3,95
NH ₄	2,01	1,97	1,93	1,92	1,64	1,69	1,74
Cl	4,57	4,83	4,71	4,89	3,47	3,41	3,54
totaal-CO ₂ (mmol per 100 ml)	9,35	9,09	9,02	8,98	8,33	8,30	8,27
anorganisch PO ₄	1,38	1,25	1,30	1,08	0,76	0,93	0,95
SO ₄	0,86	0,86	0,87	0,90	0,46	0,49	0,46

TABEL 5. *Analyse van de perssappen van monsters darminhoud vóór en na bewaren bij -1 à +1 °C*

	Blinde darm		Midden dunne darm		Midden dunne darm			Blinde darm	
	6 aug.	na 10 dagen	20 aug.	na 9 dagen	3 dec.	na 6 dagen	na 10 dagen	5 dec.	na 11 dagen
vriespuntsverlaging	0,644	0,636	0,878	0,885	0,745	0,755	0,753	0,571	0,577
geleidingsvermogen (mmol KCl per 100 ml)	11,5	11,4	10,9	11,0	11,0	11,2	11,1	12,4	12,5
droge stof darminhoud	8,06	8,10	7,43	7,42	6,53	6,75	6,92	11,32	11,19
droge stof perssap	1485	1447	3853	4099	2301	2460	2314	1357	1319
organische stof perssap	601	570	2979	3209	1406	1558	1477	392	372
as perssap	884	877	874	890	894	902	837	965	947
pH (38 °C)	7,05	7,04	7,17	7,14	7,14	7,16	7,17	6,98	6,99
Ca + Mg	5,47	5,26	1,00	0,86	1,27	1,33	1,15	3,26	2,97
Ca	2,96	2,76	0,34	0,30	0,56	0,59	0,54	1,64	1,73
Mg	2,51	2,50	0,66	0,56	0,71	0,74	0,61	1,62	1,24
Na	8,20	8,30	11,70	11,70	11,50	—	11,40	7,60	7,70
K	3,55	3,60	2,80	2,80	2,40	—	2,50	3,95	3,90
NH ₄	2,76	2,73	1,76	1,87	1,90	2,02	1,99	2,23	2,24
Cl	3,93	3,79	6,96	6,74	5,76	5,91	5,90	6,01	6,00
totaal-CO ₂ (mmol per 100 ml)	8,90	8,51	4,46	4,34	6,55	6,53	6,44	6,05	5,78
anorganisch PO ₄	0,73	0,78	6,10	6,90	2,65	3,10	2,93	1,22	1,16
SO ₄	0,26	0,31	0,33	0,33	0,51	—	0,47	0,31	0,34
vluchtige zuren	7,18	7,10	0,33	0,33	1,50	1,45	1,52	5,69	5,69

osmotische waarde van het perssap optreedt; alleen tijdens de bewaring van de inhoud van de dunne darm bij 0 à 2 °C is na 14 dagen een geringe stijging van de osmotische waarde aantoonbaar. De gehalten aan NH₄ blijven eveneens praktisch onveranderd; dit wijst op een volledige onderdrukking van de microbiële activiteit. Ook de waarden voor het geleidingsvermogen, de pH en de gehalten aan Na, K, Cl, CO₂ en vluchtige zuren ondergaan geen noemenswaardige veranderingen; de afwijkingen na bewaring bedragen nergens meer dan 10% en zijn bij bewaring bij -1 à +1 °C over het algemeen niet groter dan 5%. De

gehalten aan droge stof, organische stof en as zijn redelijk constant, maar hier moet toch wel met een fout van ongeveer 10% rekening worden gehouden. De gehalten aan Ca, Mg en PO_4 daarentegen vertonen tijdens de bewaring aanzienlijke afwijkingen. Zo treedt zelfs tijdens bewaring bij -1 à $+1$ °C gedurende 6 dagen al een afwijking op van ongeveer 15% bij het PO_4 -gehalte, terwijl het Mg-gehalte in één geval na 11 dagen bewaren reeds ongeveer 25% was veranderd. Bij deze bestanddelen zullen wij bij een bewaring gedurende een aantal dagen bij -1 à $+1$ °C rekening moeten houden met een fout van 15 à 25%.

Het is dus mogelijk om monsters darminhoud gedurende tenminste 10 dagen bij een temperatuur van ± 0 °C te bewaren zonder dat er enige verandering in osmotische waarde optreedt. Ook de gehalten aan de meeste bestanddelen blijven redelijk constant; maar bij de gehalten aan opgelost Ca, Mg en PO_4 kunnen veranderingen – nu eens stijgingen, dan weer dalingen – tot 15 à 25% optreden.

HOOFDSTUK III

UITKOMSTEN VAN HET ONDERZOEK

I. ONDERZOEK VAN MEST

Uit het reeds in de Inleiding van dit proefschrift genoemde onderzoek van BOUMA naar de osmotische waarde van rundermest kwam het volgende aan het licht. Bij 26 koeien van de Afdeling Veeteelt van de Landbouwhogeschool werden van iedere koe twee monsters mest opgevangen: één monster tijdens de stalperiode en één monster tijdens de weideperiode. Als gemiddelde waarde voor de v.p.v. van het mestvocht werd tijdens de stalperiode gevonden $0,341$ °C $\pm 0,007$ (standaardafwijking $\sigma_x = 0,038$). De uiterste waarden waren $0,275$ °C en $0,430$ °C. Tijdens de weideperiode was de gemiddelde waarde $0,353$ °C $\pm 0,0077$ (standaardafwijking $\sigma_x = 0,040$). Uiterste waarden $0,29$ °C en $0,50$ °C. Er was dus geen wezenlijk verschil in v.p.v. tussen stal- en weideperiode.

Bij dit onderzoek werden ook nog drie koeien van het Laboratorium voor Dierfysiologie betrokken. Van iedere koe zijn 21 monsters mest onderzocht. De v.p.v. van het mestvocht lag hier tussen $0,27$ °C en $0,36$ °C. Als gemiddelde van al zijn bepalingen vond BOUMA een v.p.v. van $0,34$ °C.

Bij het eigen onderzoek werd in de loop van ongeveer $2\frac{1}{2}$ jaar de v.p.v. bepaald van in totaal 60 mestmonsters. Deze mestmonsters waren op één uitzondering na alle afkomstig van koeien van het Laboratorium voor Dierfysiologie, dat inmiddels de beschikking over een eigen proefbedrijf met 25 koeien had gekregen. Dit materiaal werd niet verzameld in het kader van een systematisch onderzoek naar de v.p.v. van mest, maar werd alleen gebruikt bij het uitwerken van de verschillende methodes, die in het vorige hoofdstuk zijn beschreven. Daarom kan de door ons gevonden gemiddelde waarde voor de v.p.v. zeker niet als het gemiddelde voor een bepaalde veestapel gedurende een bepaalde tijd worden beschouwd. Zo werden in één maand b.v. 15 monsters genomen en in een volgende maand niet één. Verder zijn van de ene koe meer monsters onderzocht dan van de andere.

Als gemiddelde waarde voor de v.p.v. van de 60 monsters mest werd gevonden $0,350$ °C $\pm 0,0061$ (standaardafwijking $\sigma_x = 0,047$); uiterste waarden waren $0,241$ °C en $0,427$ °C. Dit gemiddelde komt goed overeen met het door BOUMA gevonden gemiddelde van $0,34$ °C. Tevens bleek, dat van alle onderzochte mest-

monsters de v.p.v. nimmer groter was dan 0,427 °C; waarden groter dan 0,400 °C kwamen slechts vrij zelden voor. Uit het materiaal viel niets met zekerheid te zeggen over de grootte van de v.p.v. van het mestvocht in de verschillende maanden; maar wij hebben niet de indruk, dat het jaargetijde oorzaak is van aanzienlijke verschillen. Ook van een verschil tussen stal- en weideperiode viel weinig te bespeuren, evenmin als bij het materiaal van BOUMA.

Runderbloed heeft volgens de literatuur over het algemeen een v.p.v. van 0,585 à 0,595 °C (ELLENBERGER & SCHEUNERT, 1910: 0,585 °C; DUKES, 1947: 0,595 °C; SCHEUNERT & TRAUTMANN, 1951: 0,585 °C). Eigen onderzoek bij twee bloedmonsters gaf waarden van 0,569 °C en 0,583 °C. De v.p.v. van het mestvocht was bij het onderzochte materiaal dus steeds aanzienlijk kleiner dan die van het bloed.

Nadat was gebleken, dat rundermest hypotonisch is t.o.v. het bloed, hebben wij ons afgevraagd of dit inderdaad een normaal fysiologisch verschijnsel is dan wel of dit door onze methode van onderzoek werd veroorzaakt. De temperatuur van de mest daalt namelijk bij het verlaten van het lichaam van ± 38 °C tot de temperatuur van de buitenlucht. Bovendien zijn de mestmonsters vóór het uitpersen veelal enige tijd bij een temperatuur van ± 0 °C bewaard. Men zou zich nu kunnen indenken, dat tengevolge van deze sterke temperatuurdaling bepaalde verbindingen in de mest neerslaan, die in het lichaam nog in opgeloste toestand aanwezig waren. In de dikke darm zou dan isotonie t.o.v. het bloed kunnen bestaan en de door ons gevonden hypotonie van de mest zou geheel kunstmatig zijn.

Voor het beantwoorden van deze vraag zijn wij op de volgende wijze te werk gegaan. Een hoeveelheid mest werd op de gewone wijze bij het lozen in een plastic zak opgevangen. Om afkoeling van de mest te verhinderen was de zak in een pan met water van ongeveer 50 °C geplaatst. Vervolgens werd de zak met mest onmiddellijk in één van de respiratiekamers van het laboratorium gebracht, welke respiratiekamer, evenals de andere, tevens als klimaatkamer is ingericht en voor deze proef op een constante temperatuur van 38 °C was gebracht. Een deel van het mestmonster is nu in de respiratiekamer uitgeperst. De rest van het monster is enkele uren bij 0 °C bewaard en hierna op de gewone wijze bij kamertemperatuur uitgeperst. Het perssap van de mest, die in de warmte werd uitgeperst, werd via een slang buiten de respiratiekamer in ijs opgevangen. Het perssap van de in de koude geperste mest had een v.p.v. van 0,367 °C; voor dat van het in de warmte geperste mest bedroeg deze waarde 0,373 °C. Door het afkoelen van mest van lichaamstemperatuur tot ongeveer 0 °C wordt de osmotische waarde van het perssap dus niet noemenswaardig beïnvloed.

Bij een ander mestmonster is ongeveer dezelfde werkwijze gevolgd, alleen is hier niet de v.p.v., maar het elektrische geleidingsvermogen bepaald. Doordat ook de apparatuur voor de bepaling van het geleidingsvermogen in de verwarmde klimaatkamer was opgesteld kon zowel het uitpersen van de mest als het opvangen van het perssap en het bepalen van het geleidingsvermogen geschieden bij een temperatuur van 38 °C. Bij het in de koude geperste deel van het mestmonster werd het perssap, zoals gewoonlijk, in ijs opgevangen en geschiedde de bepaling van het geleidingsvermogen bij kamertemperatuur. Het geleidingsvermogen van het steeds bij 38 °C verblijvende perssap kwam overeen met het geleidingsvermogen van een oplossing, die 6,2 mmol KCl per 100 ml bevatte. Het geleidingsvermogen van het in ijs opgevangen perssap kwam overeen met

dat van een oplossing, die 6,1 mmol KCl per 100 ml bevatte. Het electrolyt-gehalte van het perssap verandert dus niet door afkoelen van de mest van lichaamstemperatuur tot 0 °C. De afkoeling van de mest veroorzaakt dus geen verandering in het gehalte aan osmotisch actieve bestanddelen, terwijl ook het electrolyt-gehalte van het perssap niet noemenswaardig verschilt; het gehalte aan osmotisch actieve niet-electrolyten blijft dus eveneens praktisch ongewijzigd. De hypotonie van rundermest is dus een verschijnsel, dat in het lichaam van het rund optreedt; het wordt niet veroorzaakt door de gevolgde methode van onderzoek.

Vervolgens is de vraag onder ogen gezien of het mogelijk is, dat de osmotische waarde van de darminhoud in de dikke darm weliswaar gelijk is aan die van het bloed, maar dat gedurende de tijd, dat de darminhoud in de endeldarm verblijft, de osmotische waarde niet door resorptie, maar door de activiteit van micro-organismen terugloopt. Door mest gedurende een zekere tijd in een dichtgebonden plastic zak bij 38 °C te bewaren, kan een langduriger verblijf in de endeldarm tot op zekere hoogte worden nagebootst. De activiteit der microorganismen zal normaal voortgang vinden; alleen de werking van de darmwand is niet meer aanwezig. Zou de hypotonie van de mest dus door microorganismen worden veroorzaakt, dan zou men na bewaring bij lichaamstemperatuur een nog sterkere hypotonie verwachten. Bij een tweetal mestmonsters, die gedurende ongeveer 20 uur bij 38 °C waren bewaard, bleek de osmotische waarde van het perssap echter juist aanmerkelijk groter te zijn geworden. De hypotonie van rundermest komt dus niet dank zij, maar ondanks de werking der microorganismen tot stand.

2. ONDERZOEK VAN DARMINHOUD

Voor het onderzoek van de inhoud der verschillende gedeelten van het darmkanaal is gebruik gemaakt van darminhoud van koeien, die aan het Gemeentelijk Slachthuis te Wageningen werden aangevoerd. Zo spoedig mogelijk na de dood zijn de porties darminhoud uit het darmkanaal genomen. Zij werden in glazen stopflessen opgevangen. Vervolgens zijn de flessen in een koelkast bij een temperatuur van ongeveer 0 °C gezet.

Hoewel steeds zo snel mogelijk is gewerkt, duurde het over het algemeen toch wel tot 1½ à 2 uur na de dood van de koe eer de monsters darminhoud in de koelkast konden worden opgeborgen. In deze tijd kunnen verschillende veranderingen in de samenstelling van de darminhoud optreden. Zo zal de activiteit der microorganismen nog enige tijd voortgang vinden. Tevens zal de werking van allerlei enzymen in de darminhoud nog doorgaan.

Een derde oorzaak van post-mortale veranderingen in de samenstelling van de darminhoud kan zijn het afsterven en afstoten van het darmepithelium. Zo toonden BADAWY c.s. (1957) en CAMPBELL c.s. (1958) aan, dat het darmepithelium volkomen intact was bij schapen, bij wie de darmmucosa tijdens verdoving (pentobarbiton) werd verwijderd; bij schapen echter, welke op de gewone, in het slachthuis gebruikelijke methode waren gedood, was het darmepithelium sterk veranderd en delen ervan waren in het darmlumen afgestoten. Tevens werd opgemerkt, dat onder laatstgenoemde omstandigheden inhoud uit de Brunnerse klieren was uitgestoten. De afschilfering van het darmepithelium was het sterkst in het eerste gedeelte van de dunne darm. Deze afstoting van het darmepithelium zal weinig invloed hebben op de grootte van de osmotische waarde van de darminhoud; misschien kan wel enige vermindering hiervan optreden, wanneer deze groter is dan die van het bloed.

Verder moet ook nog rekening worden gehouden met de mogelijkheid, dat bij het slachten en het verwijderen van de darminhoud uit de darm enig verlies aan CO₂ zal optreden.

Om een indruk te krijgen over de grootte van de invloed van al deze post-mortale veranderingen op de samenstelling van de darminhoud zou men de beschikking moeten hebben over runderen, bij welke darmfistels zijn aangelegd.

Tijdens het slachten kan de zich nog in de darm bevindende darminhoud verschuiven en zich vermengen met inhoud van naburige gedeelten van het darmkanaal. Bij de reeds vrij stijve inhoud van de blinde en de dikke darm zal dit niet veel te betekenen hebben; maar vooral bij de dun-vloeibare inhoud uit de eerste helft van de dunne darm moet hiermee rekening worden gehouden. Om deze reden heeft het geen zin om de plaats, waar de bemonstering werd verricht, nauwkeurig vast te stellen.

Bij dit onderzoek zijn monsters genomen van inhoud van de lebmaag, de dunne darm, de blinde darm, de dikke darm en van de mest. De blinde darm is hier als een afzonderlijk gedeelte van het darmkanaal beschouwd. Bij de dunne darm is de volgende globale indeling in acht genomen. Het eerste $\frac{1}{3}$ gedeelte is „begin dunne darm” genoemd, het volgende $\frac{1}{3}$ gedeelte „midden dunne darm” en het laatste $\frac{1}{3}$ gedeelte „eind dunne darm”. Bij de bemonstering is er zo veel mogelijk zorg voor gedragen de monsters uit het midden van de boven genoemde drie delen van de darm te nemen. De totale lengte van de dunne darm kan bij het volwassen rund op ongeveer 30 à 40 m worden gesteld (MARTIN & SCHAUDER, 1938). Het gedeelte „begin dunne darm” is dus ongeveer 10 m lang. Een monster inhoud uit het begin van de dunne darm is dus, indien mogelijk, steeds genomen uit een 4 à 6 m van de pylorus verwijderd darmgedeelte. Doordat veelal lange stukken van de darm leeg waren, was dit niet steeds uitvoerbaar. Wel is steeds tussen twee opeenvolgende plaatsen van bemonstering een afstand van tenminste 3 m bewaard.

Het is duidelijk, dat door de grove indeling van de dunne darm in drie, ongeveer even grote gedeelten, het wel verschil kan maken of een monster uit het begin of uit het eind van zo'n gedeelte wordt genomen. In het volgende hoofdstuk wordt hier nader op ingegaan.

Ook bij de dikke darm is een indeling in drie gedeelten gemaakt: begin dikke darm, midden dikke darm en eind dikke darm. De gehele dikke darm is ongeveer 6 à 10 m lang (MARTIN & SCHAUDER, 1938); elk gedeelte heeft dus een lengte van 2 à 3 m. In verband met het veel minder grote gevaar voor verschuiving en vermenging van de darminhoud is hier slechts een afstand van minimaal 1 m tussen twee opeenvolgende plaatsen van bemonstering aangehouden.

In tabel 6 zijn de uitkomsten opgegeven van het onderzoek bij zes koeien. Achter het proefnummer van elke koe is de slachtdatum vermeld, terwijl de data achter de verschillende gedeelten van het darmkanaal betrekking hebben op de dag, waarop het betreffende monster is uitgerst en geanalyseerd.

Bij deze eerste zes koeien is geen analyse gemaakt van het perssap van de mest. Daar het echter vooral van belang was het verschijnsel van de steeds sterker wordende hypotonie van de darminhoud gedurende de passage door de dikke darm en de hiermee waarschijnlijk samengaande verandering in de gehalten aan opgeloste bestanddelen tot het laatst toe te volgen, is bij de volgende koeien getracht vóór het slachten nog een monster mest op te vangen.

TABEL 6. Analyse van de persappen van darminhoud van zes koeien, geslacht op het abattoir

	Datum van onderzoek	Vriespuntverlaging (°C)	Droge stof darminhoud (g per 100 g)	Droge stof persapp (mg per 100 ml)	Org. stof persapp (mg per 100 ml)	As persapp (mg per 100 ml)	pH (hyphaan)	Ca + Mg (maeq per 100 ml)	Anorg. PO ₄ (maeq per 100 ml)	Cl (maeq per 100 ml)
<i>Koe 1 (13-9-1955)</i>										
a. pens	20-9	0,628	-	1359	428	931	6,9	0,72		
b. lebmaag	19-9	0,542	9,86	1602	747	855	4,8	4,42		
c. eind dunne darm	16-9	0,581	8,72	1432	643	789	8,1	2,42		
d. blinde darm	13-9	0,601	9,84	1365	624	741	7,5	4,60		
e. midden dikke darm	14-9	0,560	-	1282	605	677	7,5	4,91		
f. eind dikke darm	15-9	0,369	-	986	550	436	7,8	6,42		
<i>Koe 2 (22-9-1955)</i>										
a. begin dunne darm	28-9	0,677	7,39	2833	2022	811	6,0	1,48		
b. eind dunne darm	27-9	0,616	6,74	1562	725	837	8,1	1,55		
c. blinde darm	26-9	0,585	8,49	-	-	892	6,6	3,65		
d. begin dikke darm	24-9	0,582	8,80	1303	480	823	6,6	3,36		
e. midden dikke darm	23-9	0,547	9,71	1365	454	911	6,9	3,58		
f. eind dikke darm	22-9	0,517	9,49	1197	429	768	7,2	2,19		
<i>Koe 3 (3-10-1955)</i>										
a. begin dunne darm	10-10	0,745	9,38	3526	2691	835	6,0	1,72	5,78	
b. midden dunne darm	7-10	0,694	6,27	2849	1980	869	6,6	1,88	2,38	
c. midden dikke darm 1	6-10	0,483	9,46	1193	431	762	6,6	5,43	0,63	
d. midden dikke darm 2	4-10	0,455	9,77	1134	419	715	6,6	5,46	0,52	
f. midden dikke darm 3	5-10	0,460	10,10	1166	451	715	6,6	5,47	0,37	
g. eind dikke darm	3-10	0,455	-	1190	496	694	6,6	3,95	0,27	
<i>Koe 4 (13-10-1955)</i>										
a. begin dunne darm	21-10	0,675	5,95	2956	2144	812		1,34	3,01	
b. midden dunne darm	20-10	0,672	5,34	2071	1176	895		0,34	1,43	
c. blinde darm	19-10	0,611	10,21	1122	396	726		1,59	1,27	
d. midden dikke darm 1	18-10	0,460	8,65	1449	549	899		2,46	1,92	
g. midden dikke darm 2	17-10	0,457	8,27	-	-	-		1,67	-	
f. eind dikke darm 1	14-10	0,421	8,92	1079	408	671		2,93	1,02	
h. eind dikke darm 2	13-10	0,427	9,31	1102	400	702		-	1,78	
<i>Koe 5 (25-10-1955)</i>										
a. lebmaag	29-10	0,549	10,49	1721	946	775	5,0		1,99	12,09
b. begin dunne darm	2-11	0,684	6,50	2999	2198	801	6,6		2,90	11,81
c. midden dunne darm	25-10	0,714	4,86	2674	1831	843	7,5		2,59	10,48
d. blinde darm	26-10	0,620	12,62	1144	631	513	7,5		1,59	3,90
e. begin dikke darm	1-11	0,530	14,00	1484	744	740	7,5		0,40	4,07
f. midden dikke darm 1	31-10	0,489	13,88	1277	617	660	6,9		1,29	3,76
h. midden dikke darm 2	1-11	0,449	14,51	-	-	-	-		-	-
j. eind dikke darm	27-10	0,398	14,63	1466	920	546	6,9		0,84	3,67
<i>Koe 6 (3-11-1955)</i>										
a. lebmaag	9-11	0,490					4,2			11,50
b. begin dunne darm	14-11	0,588					6,0			11,86
c. midden dunne darm 1	15-11	0,951					6,3			11,41
d. midden dunne darm 2	16-11	0,822					6,9			6,22
e. eind dunne darm	17-11	0,628					8,1			4,27
f. blinde darm	3-11	0,606					6,6			3,79
h. begin dikke darm	11-11	0,549					8,1			3,53
j. midden dikke darm 1	10-11	0,388					6,6			2,79
k. midden dikke darm 2	8-11	0,364					6,6			2,77
l. midden dikke darm 3	7-11	0,339					6,6			2,49
m. eind dikke darm	4-11	0,375					6,6			2,77

TABEL 7. Analyse van de perssappen van darminhoud en mest van drie koeien, geslacht op het abattoir, van acht

	Datum van onderzoek	Vriespuntverlaging (°C)	Geleidvermogen (mmol KCl per 100 ml)	Droge stof darminhoud (g per 100 g)	Droge stof perssap (mg per 100 ml)	Org. stof perssap (mg per 100 ml)	As perssap (mg per 100 ml)	pH () = met lysoseen () = met pH-meter
midden dunne darm	16-1	0,798	-	6,88	3212	2312	900	6,98
blinde darm	17-1	0,632	-	11,45	1566	687	879	7,33
midden dunne darm	24-1	0,720	-	5,16	2579	1712	868	7,15
eind dunne darm	7-2	0,694	-	7,79	2072	-	-	7,36
blinde darm	18-2	0,568	-	11,52	1399	601	798	7,31
blinde darm	6-8	0,598	-	-	1403	513	890	(6,6)
mest 41 (weide)	8-8	0,390	-	8,50	1151	526	625	(6,3)
mest 42 (weide)	14-8	0,323	5,7	9,46	1068	502	566	(6,3)
begin dunne darm	16-8	0,879	12,0	7,52	4449	3543	906	(6,3)
midden dikke darm	21-2	0,408	-	12,00	1311	698	613	6,42
<i>Koe 7 (30-8-1956)</i>								
(volwassen koe, gras)								
a. begin dunne darm	30-8	0,684	11,8	7,29	2755	1864	891	(6,3)
b. midden dunne darm	3-9	0,742	11,0	6,30	2697	1815	882	(7,8)
c. blinde darm	5-9	0,635	12,3	7,96	1444	523	921	(6,6)
d. midden dikke darm	6-9	0,526	10,2	8,28	1278	510	768	(6,6)
<i>Koe 8 (24-10-1956)</i>								
(pink, gras)								
a. lebmaag	7-11	0,522	9,4	10,10	1422	637	785	4,54
b. begin dunne darm	5-11	0,754	11,5	6,48	-	-	826	6,18
c. midden dunne darm 1	2-11	0,867	12,0	6,53	3312	2415	897	7,30
d. midden dunne darm 2	1-11	0,857	12,7	6,87	2916	2005	911	7,18
e. blinde darm	25-10	0,627	11,7	7,80	1278	378	900	7,40
f. midden dikke darm 1	30-10	0,577	10,8	8,30	1269	439	830	7,38
g. midden dikke darm 2	27-10	0,559	11,0	8,96	1233	442	791	7,40
m. mest	24-10	0,280	5,0	13,85	1028	499	529	7,07
<i>Koe 9 (28-11-1956)</i>								
(vaars, stoppelknollen)								
a. lebmaag	6-12	0,514	11,2	24,67	1515	690	825	3,72
b. begin dunne darm	30-11	0,879	10,3	8,99	4297	3420	877	6,51
c. midden dunne darm	3-12	0,647	9,7	6,25	1867	1019	848	7,55
d. eind dunne darm	4-12	0,655	10,8	7,48	1776	954	822	7,70
e. blinde darm	29-11	0,628	10,6	12,26	1595	760	835	7,30
f. begin dikke darm	7-12	0,596	9,2	13,57	1598	815	783	7,23
g. midden dikke darm	10-12	0,523	8,7	16,54	1392	757	635	7,31
h. eind dikke darm	11-12	0,476	8,2	16,33	1419	768	651	7,20
m. mest	28-11	0,454	7,3	17,91	1280	679	601	7,02

In tabel 7 zijn in de eerste tien regels de uitkomsten van de analyse der perssappen van enige monsters darminhoud en mest vermeld. De monsters darminhoud waren van verschillende slachtkoeien afkomstig, terwijl de mest werd opgevangen bij koeien van het Laboratorium voor Dierfysiologie in het gewone bedrijf. Verder zijn nog de analyse-cijfers der perssappen van verschillende monsters darminhoud van drie koeien gegeven (koe 7, 8 en 9). Hierbij moet worden opgemerkt, dat bij de bepaling van het CO₂-gehalte een fout is gemaakt,

monsters darminhoud van verschillende koeien, eveneens geslacht op het abattoir, en van twee monsters normale mest

	Ca + Mg (maeq per 100 ml)	Ca (maeq per 100 ml)	Mg (maeq per 100 ml)	Na (maeq per 100 ml)	K (maeq per 100 ml)	NH ₄ (maeq per 100 ml)	Cl (maeq per 100 ml)	Totaal-CO ₂ (mmol per 100 ml)	Anorg. PO ₄ (maeq per 100 ml)	SO ₄ (maeq per 100 ml)	Totaal-N (als maeq NH ₄ per 100 ml)	Σkationen (maeq per 100 ml)
	1,53	0,67	0,86	11,20	2,70	1,91	8,93	2,66	4,57	-	-	17,34
	3,78	1,96	1,82	8,90	4,10	2,37	3,20	5,82	0,98	-	-	19,15
	0,72	0,38	0,34	12,10	2,40	0,97	10,60	2,03	2,74	-	-	16,19
	1,52	0,71	0,81	12,20	2,40	2,01	4,57	9,35	1,38	0,86	-	18,13
	3,33	1,72	1,61	8,60	3,75	1,64	3,47	8,33	0,76	0,46	-	17,32
	2,91	1,51	1,40	10,00	3,70	2,24	3,73	7,25	0,62	-	2,86	18,85
	4,71	1,87	2,84	2,85	4,05	1,18	4,76	1,74	1,85	-	1,79	12,79
	4,06	1,47	2,59	0,72	4,15	1,04	2,75	1,25	2,49	-	1,69	9,97
	1,21	0,43	0,78	10,10	3,00	2,34	9,85	1,12	5,88	-	29,68	16,65
	4,96	2,12	2,84	3,70	3,50	1,31	2,46	2,45	2,37	-	-	13,47
a.	1,13	0,54	0,59	10,30	3,20	1,46	11,73	0,34	4,46	-	17,62	16,09
b.	1,16	0,53	0,63	12,20	2,45	1,89	7,15	4,74	2,17	-	16,72	17,70
c.	3,79	2,14	1,65	8,40	5,50	2,08	5,28	5,96	0,74	0,29	3,73	19,77
d.	4,42	2,13	2,29	5,10	4,50	2,41	5,48	3,77	1,17	0,37	3,35	16,43
a.	2,42	2,00	0,42	8,00	2,20	1,01	12,22	0	4,43	0	-	13,63
b.	1,17	0,73	0,44	9,80	2,55	1,81	11,30	0	4,58	0	-	15,33
c.	1,07	0,72	0,35	11,10	2,90	3,13	7,00	4,65	4,60	0,73	-	18,20
d.	1,50	0,93	0,57	11,30	2,85	4,14	7,70	4,86	3,66	0,80	-	19,79
e.	3,17	1,95	1,22	9,60	4,25	2,78	6,34	6,30	0,84	0,31	-	19,80
f.	3,04	1,87	1,17	7,70	4,20	2,69	5,47	4,52	1,16	0,33	-	17,63
g.	2,80	1,69	1,11	7,20	4,00	2,90	6,14	3,58	1,20	0,33	-	16,90
m.	1,87	0,71	1,16	0,45	5,40	1,52	1,10	2,58	3,82	0,45	-	9,24
a.	2,56	2,13	0,43	7,90	2,45	1,06	19,28	0	7,30	0	-	13,97
b.	0,93	0,43	0,50	9,80	2,85	1,55	8,93	0,94	6,40	0	-	15,13
c.	1,20	0,68	0,52	10,80	2,50	1,83	5,79	6,45	1,85	0,45	-	16,33
d.	1,04	0,68	0,36	10,60	2,95	1,91	7,05	5,50	1,61	0,40	-	16,50
e.	1,96	1,06	0,90	9,10	3,90	2,88	2,52	4,76	2,40	0,25	-	17,84
f.	2,65	1,31	1,34	7,40	3,90	3,30	3,19	3,37	1,98	-	-	17,25
g.	2,19	1,00	1,19	5,00	3,90	2,82	1,40	2,42	1,46	0,33	-	13,91
h.	2,66	1,29	1,37	4,90	3,75	2,49	1,68	2,20	2,21	0,36	-	13,80
m.	3,24	1,68	1,56	4,90	3,05	1,95	1,12	1,65	2,15	0,48	-	13,14

daar er geen voorzorgen waren getroffen om het contact tussen perssap en buitenlucht te verhinderen. Het CO₂-gehalte zal dus iets te laag en de pH te hoog zijn opgegeven. Wegens de onbetrouwbare pH-waarden zijn de gehalten aan CO₂ en PO₄ alleen opgegeven als totaal-CO₂ en totaal-anorganisch-PO₄. Ook is bij deze monsters geen bepaling van het gehalte aan vluchtige zuren uitgevoerd, daar de methode voor deze bepaling toendertijd nog niet voldoende was ingeoeffend.

TABEL 8. Analyse van de perssappen van darminhoud en mest van zeven koeien, geslacht op het abattoir, van twee

	Datum van onderzoek	Vriespuntverlaging (°C)	Geleid. vermogen (mmol KCl per 100 ml)	Droge stof darminhoud (g per 100 g)	Droge stof perssapp (mg per 100 ml)	Org. stof perssapp (mg per 100 ml)	As perssapp (mg per 100 ml)	pH (33°C)	Ca + Mg (maeq per 100 ml)	Ca (maeq per 100 ml)	Mg (maeq per 100 ml)	Na (maeq per 100 ml)	K (maeq per 100 ml)	NH ₃ (maeq per 100 ml)
mest 43 (stal)	2-4	0,292	5,3	14,12	1030	582	448	6,74	5,21	2,02	3,19	1,55	2,55	0,92
mest 44 (stal)	4-4	0,367	7,2	16,08	1214	668	546	6,52	5,03	1,58	3,45	1,45	3,95	2,07
mest 45 (stal)	9-4	0,344	6,8	14,62	1195	680	515	6,72	5,10	2,06	3,04	1,85	2,95	1,37
midden dunne darm	3-12	0,745	11,0	6,53	2301	1406	894	7,14	1,27	0,56	0,71	11,50	2,40	1,90
blinde darm	5-12	0,571	12,4	11,32	1357	392	965	6,98	3,26	1,64	1,62	7,60	3,95	2,23
<i>Koe 10 (10-4-1957)</i>														
(vaars, stal)														
a. midden dunne darm	17-4	0,675	10,9	6,76	2036	1237	799	7,46	1,42	0,70	0,72	10,90	2,05	2,36
b. eind dunne darm	16-4	0,627	11,3	8,34	1157	323	834	7,57	1,96	0,89	1,07	10,60	2,90	1,99
c. blinde darm	12-4	0,598	11,9	11,21	1652	732	920	6,93	4,32	2,12	2,20	8,60	4,40	2,13
d. begin dikke darm	15-4	0,528	9,1	11,02	1494	703	791	6,92	4,04	2,06	1,98	7,60	3,60	1,89
e. eind dikke darm	11-4	0,438	8,3	11,68	1335	759	676	6,89	4,54	2,22	2,32	5,05	3,50	1,51
<i>Koe 11 (2-5-1957)</i>														
(pink, stal)														
a. lebmaag	13-5	0,493	10,2	17,38	1382	592	790	4,43	1,67	1,15	0,52	8,20	2,35	0,59
b. begin dunne darm	9-5	0,916	11,4	8,20	4654	3742	912	6,14	1,19	0,48	0,71	10,20	3,30	1,59
c. midden dunne darm	7-5	0,744	11,2	6,52	2477	1579	898	7,02	1,38	0,72	0,66	11,50	2,35	2,26
d. eind dunne darm	10-5	0,596	10,1	8,20	1625	797	828	7,16	3,24	1,73	1,51	8,50	3,80	1,22
e. blinde darm	8-5	0,600	10,6	8,68	1618	796	822	6,64	5,00	3,05	1,95	8,10	3,20	1,64
f. begin dikke darm	3-5	0,561	9,7	9,08	1513	666	847	6,72	4,73	2,91	1,82	7,90	3,20	1,44
g. eind dikke darm	6-5	0,391	7,7	9,30	1278	618	660	6,60	4,02	2,37	1,65	4,40	3,20	1,36
<i>Koe 12 (5-8-1957)</i>														
(vaars, gras)														
a. lebmaag	9-8	0,520	11,2	12,90	1421	637	784	4,95	2,14	2,14	0	7,50	2,70	1,21
b. begin dunne darm	7-8	0,871	11,2	8,14	4351	3494	857	6,08	1,15	0,54	0,61	9,00	3,55	1,85
c. midden dunne darm	8-8	0,892	11,8	6,07	3956	3076	880	6,44	1,21	0,63	0,58	10,60	2,75	2,04
d. blinde darm	6-8	0,644	11,5	8,06	1485	601	884	6,99	5,47	2,96	2,51	8,20	3,55	2,76
m. mest	5-8	0,379	7,7	8,90	1127	540	587	6,95	6,81	3,67	3,14	2,70	2,80	1,05
<i>Koe 13 (19-8-1957)</i>														
(vaars, gras)														
a. lebmaag	23-8	0,553	10,6	10,05	1639	875	764	5,42	2,05	1,71	0,34	7,70	2,75	1,17
b. begin dunne darm	27-8	0,994	10,9	9,43	5326	4454	872	6,27	0,90	0,38	0,62	8,90	3,70	2,15
c. midden dunne darm	20-8	0,878	10,9	7,43	3853	2979	874	7,11	1,00	0,34	0,66	11,70	2,65	1,76
d. eind dunne darm	26-8	0,679	10,7	6,61	1919	1088	831	7,34	1,07	0,50	0,57	11,30	2,45	2,25
e. blinde darm	21-8	0,638	11,2	9,29	1528	638	890	7,12	4,79	2,16	2,63	10,30	2,90	2,55
f. midden dikke darm	22-8	0,576	9,8	11,41	1482	-	-	7,01	5,97	2,24	3,73	-	-	2,42
m. mest	19-8	0,428	8,3	10,12	1321	696	625	6,88	7,39	2,51	4,88	4,20	2,15	1,00
<i>Koe 14 (10-9-1957)</i>														
(vaars, gras)														
a. lebmaag	16-9	0,507	11,1	11,70	1366	675	691	4,40	1,98	1,56	0,42	8,60	1,90	1,22
b. begin dunne darm	19-9	1,045	11,8	8,86	5645	4737	808	6,32	0,82	0,27	0,55	9,80	3,45	2,33
c. midden dunne darm	12-9	0,858	11,3	7,17	3402	2472	930	7,12	0,89	0,41	0,48	11,60	3,25	2,42
d. eind dunne darm	17-9	0,692	10,6	5,50	2054	1298	756	7,54	1,05	0,61	0,44	10,60	3,00	2,00
e. blinde darm	11-9	0,638	12,5	6,44	1396	392	1004	6,85	2,81	-	-	9,40	4,05	2,95
f. begin dikke darm	18-9	0,514	9,8	8,14	1322	565	757	6,75	3,49	1,69	1,80	5,70	4,80	2,36
g. midden dikke darm	13-9	0,448	8,9	8,28	1141	431	710	6,67	3,50	1,71	1,79	4,50	4,20	1,76
m. mest	10-9	0,389	7,9	12,40	1167	490	677	6,76	3,45	1,29	2,16	2,85	4,80	1,44

Tabel 8 geeft de uitkomsten van het onderzoek bij zeven koeien (koe 10 t/m 16). Tevens zijn in de eerste vijf regels van deze tabel de uitkomsten bij een drietal mestmonsters opgenomen, afkomstig van koeien van het Laboratorium voor Dierfysiologie, alsmede die van twee afzonderlijke monsters darminhoud.

De koeien no. 10 t/m 14 waren, evenals de no's 1 t/m 10, willekeurige, bij het abattoir aangevoerde beesten. Een bezwaar bij het onderzoek van dergelijk materiaal is, dat over het algemeen gedurende enige tijd vóór het slachten geen voer en geen water meer wordt verstrekt. Soms hadden de dieren wel 24 uur

monsters darminhoud van verschillende koeien, eveneens geslacht op het abattoir, en van drie monsters normale mest

	Ykuchtige zuren (moeq per 100 ml)	Cl (moeq per 100 ml)	Totaal-CO ₂ (mmol per 100 ml)	H ₂ CO ₃ (mmol per 100 ml)	HCO ₃ (moeq per 100 ml)	Anorg. PO ₄ (moeq per 100 ml)	HPO ₄ (moeq per 100 ml)	H ₂ PO ₄ (moeq per 100 ml)	SO ₄ (moeq per 100 ml)	Σ kationen (moeq per 100 ml)	Σ anionen (moeq per 100 ml)	Σ kationen (m.osmol per 100 ml)	Σ anionen (m.osmol per 100 ml)	Σ kationen + Σ anionen (m.osmol per 100 ml)	Vriespunt- verlaging / 0,0186	Waargenomen osm. conc. - berekende osm. conc.
	4,53 6,03 4,89 1,50 5,69	1,86 2,08 2,41 5,76 6,01	2,30 1,96 2,65 6,55 6,05	0,41 0,53 0,50 0,49 0,70	1,89 1,43 2,15 6,06 5,35	1,16 2,34 1,54 2,65 1,22	0,36 0,54 0,46 1,22 0,50	0,21 0,51 0,28 0,27 0,16	0,55 0,45 0,50 0,51 0,31	10,23 12,50 11,27 17,07 17,04	9,40 11,04 10,69 15,32 18,02	7,63 9,99 8,72 16,44 15,41	9,36 11,07 10,71 14,95 18,32	16,99 21,06 19,43 31,39 33,73	15,70 19,73 18,49 40,05 30,70	— 1,29 — 1,33 + 0,94 + 8,66 — 3,03
a.	1,89	4,53	8,18	0,33	7,85	1,18	0,64	0,07	0,78	16,73	15,76	16,02	15,38	31,40	36,29	+ 4,89
b.	1,82	4,90	8,31	0,25	8,06	0,83	0,48	0,04	0,49	17,45	15,79	16,47	15,55	32,02	33,71	+ 1,69
c.	7,59	2,86	7,50	0,98	6,32	1,30	0,50	0,18	0,40	19,45	18,05	17,29	18,58	35,87	32,15	+ 3,72
d.	6,54	2,84	4,79	0,62	4,17	1,44	0,54	0,21	0,36	17,13	14,66	15,11	14,83	29,94	28,39	+ 1,55
e.	5,75	3,07	3,56	0,50	3,06	1,42	0,52	0,21	0,43	14,60	13,04	12,33	13,07	25,40	23,55	+ 1,85
a.	1,24	11,34	0,89	0,89	0	2,73	0	0,91	0	12,81	13,49	11,97	14,38	26,35	26,51	+ 0,16
b.	0,37	11,15	0,76	0,36	0,40	5,12	0,62	1,40	0	16,28	13,94	15,68	13,99	29,67	49,25	+ 19,58
c.	2,24	5,79	6,79	0,74	6,05	2,12	0,88	0,27	0,92	17,49	16,15	16,80	15,99	32,79	40,00	+ 7,21
d.	2,41	4,09	8,22	0,66	7,56	0,78	0,36	0,08	0,53	16,76	15,03	15,14	15,25	30,39	32,04	+ 1,65
e.	9,13	3,65	5,60	1,23	4,37	1,23	0,34	0,24	0,45	17,94	18,18	15,44	19,01	34,45	32,26	+ 2,19
f.	8,85	3,88	4,52	0,86	3,66	0,99	0,30	0,18	0,41	17,27	17,28	14,91	17,79	32,70	30,16	+ 2,54
g.	6,26	2,75	2,54	0,61	1,93	1,24	0,32	0,25	0,27	12,98	11,78	10,97	12,10	23,07	21,02	+ 2,05
a.	1,20	11,20	0,70	0,65	0,05	5,14	0,06	1,68	0	13,55	14,19	12,48	14,81	27,29	27,96	+ 0,67
b.	0,20	10,39	0,75	0,39	0,36	6,70	0,72	1,87	0,08	15,55	13,62	14,98	13,61	28,59	46,83	+ 18,24
c.	0,34	10,68	1,30	0,42	0,88	5,75	1,16	1,34	0,04	16,60	14,44	16,00	14,26	30,26	47,96	+ 17,70
d.	7,18	3,93	8,90	1,07	7,83	0,73	0,28	0,10	0,26	19,98	19,58	17,25	20,38	37,63	34,62	+ 3,01
m.	4,55	3,83	4,32	0,54	3,78	0,52	0,20	0,07	0,33	13,36	12,76	9,96	13,03	22,99	20,38	+ 2,61
a.	0,82	11,16	0,88	0,73	0,15	3,70	0,10	1,18	0	13,67	13,41	12,65	14,09	26,74	29,73	+ 2,99
b.	0,36	9,24	0,86	0,35	0,51	8,30	1,28	2,13	0	15,65	13,52	15,20	13,23	28,43	53,44	+ 25,01
c.	0,33	6,96	4,46	0,40	4,06	6,10	2,72	0,67	0,55	17,11	15,29	16,61	14,06	30,67	47,20	+ 16,53
d.	1,10	4,51	8,29	0,46	7,83	2,20	1,14	0,16	0,47	17,07	15,21	16,54	14,87	31,41	36,51	+ 5,10
e.	7,36	3,66	8,41	0,71	7,70	1,14	0,52	0,12	0,23	20,54	19,59	18,15	19,93	38,08	34,30	+ 3,78
f.	7,02	3,54	5,59	0,61	4,98	1,36	0,56	0,17	—	—	—	—	—	—	30,97	—
m.	5,30	3,48	4,37	0,61	3,76	0,66	0,24	0,10	0,30	14,74	13,18	11,05	13,52	24,57	23,01	+ 1,56
a.	0,50	12,00	0,20	0,20	0	5,60	0	1,87	0	13,70	14,37	12,71	14,57	27,38	27,26	+ 0,12
b.	0,20	11,00	0,64	0,24	0,40	8,10	1,36	2,02	0	16,40	14,98	15,99	14,54	30,53	56,18	+ 25,65
c.	0,67	6,96	5,22	0,47	4,75	4,90	2,22	0,52	1,00	18,16	16,12	17,72	14,98	32,70	46,13	+ 13,43
d.	0,50	7,32	5,94	0,18	5,76	1,70	0,96	0,09	0,48	16,65	15,11	16,13	14,57	30,70	37,20	+ 6,50
e.	6,30	6,24	6,38	0,96	5,42	2,00	0,72	0,31	0,20	19,21	19,19	17,81	19,69	37,50	34,30	+ 3,20
f.	5,70	5,16	2,52	0,45	2,07	2,20	0,68	0,39	0,22	16,35	14,22	14,61	14,22	28,83	27,63	+ 1,20
g.	4,85	5,51	2,59	0,54	2,05	2,65	0,74	0,51	0,14	13,96	13,80	12,21	13,90	26,11	24,09	+ 2,02
m.	4,60	3,35	2,15	0,39	1,76	2,80	0,90	0,48	0,40	12,44	11,49	10,72	11,23	21,95	20,91	+ 1,04

gevast. Men zou nu kunnen aanvoeren, dat onder dergelijke omstandigheden de samenstelling van de darminhoud niet meer normaal genoemd mag worden. Een ander bezwaar is, dat de koeien tijdens en na het vervoer naar het slachthuis meestal veelvuldig mest loosden. Deze mest kan, zoals o.a. blijkt uit de lage droge-stof-gehalten en de hoge waarden voor de v.p.v., eigenlijk in fysiologisch opzicht nog geen mest worden genoemd. De versnelde passage door de dikke darm heeft tot gevolg, dat de normale werking van de dikke darm niet voldoende tot haar recht kan komen. Wat dus als mest staat aangegeven is eigenlijk

TABEL 8 (vervolg)

	Datum van onderzoek	Vriespuntverlaging (°C)	Geheld. vermogen (mmol KCl per 100 ml)	Droge stof darminhoud (g per 100 g)	Droge stof perssapp (mg per 100 ml)	Org. stof perssapp (mg per 100 ml)	As perssapp (mg per 100 ml)	pH (38°C)	Ca + Mg (maeq per 100 ml)	Ca (maeq per 100 ml)	Mg (maeq per 100 ml)	Na (maeq per 100 ml)	K (maeq per 100 ml)	NH ₄ (maeq per 100 ml)
Koe 15 (10-10-1957)¹ (vaars, lab.)														
a. lebmaag	17-10	0,500	10,4	2,68	1298	514	784	5,94	1,39	1,03	0,36	8,50	2,85	0,60
b. begin dunne darm	21-10	0,930	11,6	6,78	4214	3248	966	6,72	1,00	0,28	0,72	11,00	3,60	1,44
c. midden dunne darm	14-10	0,727	11,3	6,43	3363	2467	896	7,22	1,20	0,48	0,72	12,10	2,65	1,57
d. eind dunne darm	16-10	0,645	10,7	6,52	1994	1155	839	7,18	1,60	0,65	0,95	9,50	4,10	1,53
e. blinde darm	11-10	0,572	11,1	7,32	1428	564	864	6,86	2,88	1,42	1,46	8,10	4,40	1,84
f. midden dikke darm	18-10	0,451	9,2	8,69	1253	434	819	6,72	3,77	1,91	1,86	4,40	4,60	1,56
g. eind dikke darm	15-10	0,398	8,1	10,16	1309	691	618	6,74	4,35	1,59	2,76	3,35	4,20	1,60
m. mest 1	10-10	0,253	4,8	15,17	1225	758	467	6,90	3,87	1,06	2,81	0,55	3,80	0,62
m. mest 2	7-10	0,255	4,9	12,84	957	511	446	6,79	2,93	0,71	2,22	1,50	2,40	0,76
m. mest 3	2-10	0,318	6,0	14,25	1198	698	500	6,75	3,30	1,20	2,10	1,88	3,70	1,60
m. mest 4	28-9	0,315	5,9	12,00	1135	608	527	6,73	3,28	0,85	2,43	3,20	3,20	0,94
Koe 16 (6-2-1958)² (koe, lab.)														
a. lebmaag	17-2	0,496	10,7	8,55	1272	548	724	5,42	2,18	1,54	0,64	7,10	2,55	0,79
b. begin dunne darm	14-2	0,760	11,7	8,50	3249	2412	837	6,28	1,00	0,51	0,49	9,40	2,85	1,25
c. midden dunne darm	7-2	0,779	11,4	7,79	2880	2000	880	6,94	1,16	0,55	0,61	10,80	3,00	1,22
d. eind dunne darm	11-2	0,676	11,4	7,91	1820	924	896	7,45	1,14	0,61	0,53	12,50	2,60	1,48
e. blinde darm	10-2	0,627	11,4	11,68	1462	536	926	7,00	3,24	1,77	1,47	9,90	3,90	2,05
f. begin dikke darm	18-2	0,502	9,2	12,76	1157	508	649	6,91	2,41	1,11	1,30	6,40	3,60	1,45
g. midden dikke darm	13-2	0,481	9,0	12,44	1231	534	697	6,84	3,09	1,38	1,71	6,10	3,40	1,76
h. eind dikke darm	12-2	0,429	8,2	12,64	1118	520	598	6,92	3,33	1,43	1,90	4,40	3,20	1,37
m. mest 1	6-2	0,295	5,9	15,58	1050	564	486	6,72	4,03	1,57	2,46	1,75	3,30	0,93
m. mest 2	3-2	0,302	6,2	16,66	1121	608	513	7,00	6,09	2,79	3,30	1,55	3,30	0,87
m. mest 3	30-1	0,306	6,1	14,50	907	443	464	6,98	3,85	1,84	2,01	1,90	3,40	0,89
m. mest 4	7-1	0,345	7,0	17,30	1163	480	683	6,91	3,38	1,26	2,12	2,25	4,20	1,07

¹) Koe 15 heeft van 28-9 tot 10-10 op stal gestaan en kreeg toen een rantsoen toegediend van 12 à 13 kg vers gras en 5 à 8 kg hooi per dag. De minerale samenstelling van het gras, het hooi en van het gehele rantsoen (alles uitgedrukt in % in de droge stof) was:

	gras	hooi	gehele rantsoen
Na ₂ O	0,17	0,28	0,25
K ₂ O	3,60	3,70	3,68
CaO	0,66	0,63	0,64
MgO	0,25	0,26	0,26
Cl	1,23	1,49	1,43
P ₂ O ₅	0,95	0,70	0,76

Vergeleken met de minerale samenstelling van het gras van „normale, gezonde” melkveebedrijven (BRANDSMA, 1954) zijn de gehalten aan K₂O, Cl en P₂O₅ wel ongeveer normaal; de gehalten aan CaO en MgO zijn wat aan de lage kant en het gehalte aan Na₂O is veel lager (0,17 resp. 0,28 tegenover 0,40).

De volgende hoeveelheden van de verschillende mineralen werden per dag opgenomen (alles in grammen):

Na ₂ O	20	Na	15
K ₂ O	287	K	238
CaO	50	Ca	36
MgO	20	Mg	12
Cl	112		
P ₂ O ₅	59	P	26

	Vluchtige zuren (maet per 100 ml)	Cl (maet per 100 ml)	Totaal-CO ₂ (mmol per 100 ml)	H ₂ CO ₃ (mmol per 100 ml)	HCO ₃ ⁻ (maet per 100 ml)	Anorg. PO ₄ (maet per 100 ml)	HPO ₄ ⁻ (maet per 100 ml)	H ₂ PO ₄ ⁻ (maet per 100 ml)	SO ₄ ⁻ (maet per 100 ml)	Σ kationen (maet per 100 ml)	Σ anionen (maet per 100 ml)	Σ kationen (m.osmol per 100 ml)	Σ anionen (m.osmol per 100 ml)	Σ kationen + Σ anionen (m.osmol per 100 ml)	Vriespunt- verlaging/0,0186	Waargenomen osm. conc. - berekende osm. conc.
a.	0,60	10,33	0,25	0,15	0,10	2,60	0,20	0,77	0	13,34	12,00	12,65	12,05	24,70	26,88	+ 2,18
b.	0,40	9,06	1,98	0,38	1,60	6,90	2,06	1,27	0,41	17,04	14,80	16,54	13,95	30,49	50,00	+19,51
c.	0,95	6,67	5,70	0,40	5,30	3,00	1,44	0,28	0,90	17,52	15,54	16,92	14,77	31,69	39,09	+ 7,40
d.	0,88	5,79	5,00	0,40	4,60	2,66	1,26	0,26	0,29	16,73	13,08	15,93	12,71	28,64	34,68	+ 6,04
e.	5,20	5,60	4,20	0,63	3,57	1,96	0,68	0,31	0,32	17,22	15,68	15,78	15,81	31,59	30,75	- 0,84
f.	4,00	5,23	2,36	0,45	1,91	2,65	0,80	0,48	0,36	14,33	12,78	12,45	12,65	25,10	24,25	- 0,85
g.	3,70	4,22	2,08	0,38	1,70	2,66	0,82	0,48	0,55	13,50	11,47	11,33	11,17	22,50	21,40	- 1,10
m ₁ .	2,00	1,40	1,44	0,19	1,25	1,39	0,52	0,20	0,63	8,84	6,00	6,90	5,62	12,52	13,60	+ 1,08
m ₂ .	2,00	1,50	1,20	0,22	0,98	3,60	1,20	0,60	0,47	7,59	6,75	6,13	6,11	12,24	13,71	+ 1,47
m ₃ .	3,00	2,33	1,27	0,23	1,04	3,08	0,96	0,55	0,45	10,48	8,33	8,83	7,86	16,69	17,10	+ 0,41
m ₄ .	3,62	1,26	1,34	0,25	1,09	4,53	1,48	0,82	0,48	10,62	8,75	8,98	8,02	17,00	16,94	- 0,06
a.	0,68	11,34	0,71	0,59	0,12	3,19	0,04	1,02	0	12,62	13,20	11,53	13,77	25,30	26,67	+ 1,37
b.	0,23	11,41	1,21	0,28	0,93	3,34	0,52	0,85	0,12	14,50	14,06	14,00	14,02	28,02	40,86	+12,84
c.	0,60	8,42	4,14	0,54	3,60	3,34	1,29	0,47	0,36	16,18	14,74	15,60	14,45	30,05	41,88	+11,83
d.	1,11	5,88	7,20	0,29	6,91	1,44	0,78	0,09	0,46	17,72	15,23	17,15	14,90	32,05	36,34	+ 4,29
e.	6,16	4,07	7,21	0,79	6,42	1,53	0,62	0,20	0,18	19,09	17,65	17,47	18,04	35,51	33,71	- 1,80
f.	5,11	3,90	4,49	0,58	3,91	0,83	0,32	0,12	0,27	13,86	13,63	12,65	13,91	26,56	26,99	+ 0,43
g.	5,26	3,87	3,81	0,57	3,24	1,39	0,47	0,22	0,18	14,35	13,24	12,80	13,48	26,28	25,86	- 0,42
h.	4,39	3,49	2,69	0,35	2,34	1,57	0,59	0,22	0,24	12,30	11,27	10,63	11,20	21,83	23,06	+ 1,23
m ₁ .	3,35	1,95	1,93	0,37	1,56	1,18	0,35	0,21	0,46	10,01	7,88	7,99	7,84	15,83	15,86	+ 0,03
m ₂ .	4,11	2,67	2,82	0,31	2,51	0,60	0,24	0,08	0,45	11,81	10,06	8,76	10,02	18,78	16,24	- 2,54
m ₃ .	2,80	2,38	2,10	0,25	1,85	0,78	0,32	0,10	0,32	10,04	7,77	8,11	7,70	15,81	16,45	+ 0,64
m ₄ .	3,59	3,12	1,72	0,22	1,50	1,79	0,67	0,26	0,44	10,90	9,58	9,21	9,24	18,45	18,55	+ 0,10

²⁾ Koe 16 heeft van 1 januari tot 6 februari op stal gestaan en kreeg toen een rantsoen toegevend van 20 kg kuilgras (voordroogkuil), 20 kg voerbieten (ras Groeningia), 3 kg gedroogd gras en 4 à 5 kg hooi per dag. De minerale samenstelling van deze voedermiddelen en van het gehele rantsoen (alles uitgedrukt in % in de droge stof) was:

	kuilgras	voerbieten	gedr. gras	hooi	geh. rants.
Na ₂ O	0,26	1,15	0,27	0,21	0,40
K ₂ O	3,46	2,48	3,82	2,63	3,15
CaO	0,75	0,35	0,79	0,74	0,69
MgO	0,39	0,45	0,33	0,38	0,39
Cl	1,31	0,85	1,48	0,96	1,18
P ₂ O ₅	0,91	0,53	0,91	0,59	0,77
SO ₄	1,07	0,41	1,30	0,83	0,94

Vergeleken met het „normale, gezonde” gras van BRANDSMA (1954) zijn de gehalten van kuilgras, gedroogd gras en hooi aan K₂O, CaO, MgO, Cl, P₂O₅ en SO₄ ongeveer normaal; het gehalte aan Na₂O is aan de lage kant. Het Na₂O-gehalte van de bieten is echter veel hoger (zie ook BROUWER & BRANDSMA, 1953). De gehalten aan de verschillende mineralen in het gehele rantsoen komen vrij ver overeen met die van het gras van BRANDSMA.

De volgende hoeveelheden van de verschillende mineralen werden per dag opgenomen (alles in grammen):

Na ₂ O	72	Na	53
K ₂ O	567	K	470
CaO	124	Ca	89
MgO	70	Mg	42
Cl	212		
P ₂ O ₅	139	P	61
SO ₄	169	S	56

ontijdig naar buiten gedreven inhoud van de dikke darm. Wordt bij de bespreking van de uitkomsten in het volgende hoofdstuk over mest gesproken, dan wordt alleen de gewone mest bedoeld, die door de dieren onder normale omstandigheden werd geloosd.

Bovengenoemde bedenkingen tegen het gebruik van slachthuis-materiaal hebben ons er toe gebracht bij de laatste twee proeven (koe no. 15 en 16) darminhoud en mest te nemen van koeien, die tot aan het slachten onder volkomen normale omstandigheden verkeerden. Voor dit doel dienden twee koeien van het Laboratorium voor Dierfysiologie. Deze dieren zijn gedurende de laatste twee à drie weken vóór het slachten gevoerd met een constant rantsoen van bekende minerale samenstelling. De samenstelling van dit rantsoen is in de tabel opgegeven. In deze periode werden ook enkele mestmonsters opgevangen. Tot ongeveer één uur vóór het slachten werd op de normale wijze voer verstrekt, terwijl ook nog een laatste mestmonster werd opgevangen. Deze mest is, zoals o.a. blijkt uit het droge-stof-gehalte, nog als volkomen normaal te beschouwen. Tijdens het vervoer naar het abattoir werd door geen van beide koeien nog mest geloosd.

Tenslotte is nog bij tien monsters inhoud uit verschillende gedeelten van het darmkanaal het soortelijk gewicht van de perssappen bepaald. De uitkomsten hiervan zijn vermeld in tabel 9.

TABEL 9. *Soortelijk gewicht van de perssappen van verschillende monsters darminhoud*

	Temperatuur (°C)	Soortelijk gewicht	Droge stof perssap (mg per 100 ml)	Organische stof perssap (mg per 100 ml)	As perssap (mg per 100 ml)
lebmaag	23,7	1,00711	1272	548	724
begin dunne darm	23	1,01423	3249	2412	837
midden dunne darm	23	1,01316	2301	1407	894
midden dunne darm	23,6	1,01449	3363	2467	896
eind dunne darm	23,2	1,01145	1820	924	896
blinde darm	23	1,00919	1357	392	965
blinde darm	20,6	1,01083	1462	536	926
midden dikke darm	21	1,00751	1231	534	697
eind dikke darm	21,6	1,00725	1118	520	598
eind dikke darm	21,5	1,00606	1013	492	521

(in de kolom onder „temperatuur” zijn de temperaturen opgegeven, waarbij de bepalingen zijn uitgevoerd.)

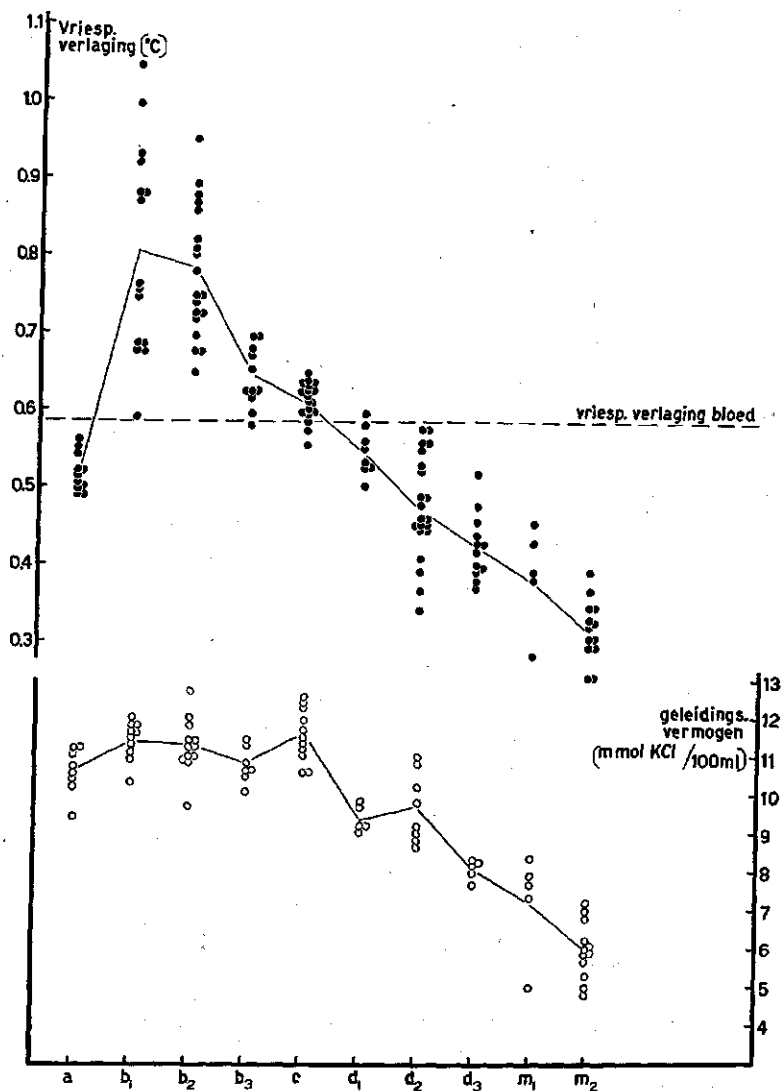
HOOFDSTUK IV

BESPREKING VAN DE UITKOMSTEN

In dit hoofdstuk zullen de uitkomsten, die in de tabellen 6, 7 en 8 zijn vermeld, nader worden besproken en worden vergeleken met gegevens uit de literatuur.

1. VRIESPUNTSVERLAGING EN GELEIDINGSVERMOGEN

In grafiek 1 is een overzicht gegeven van de waarden voor de v.p.v. en het geleidingsvermogen in de verschillende gedeelten van het darmkanaal. Zowel bij de v.p.v. als bij het geleidingsvermogen zijn de gemiddelden door een lijn verbonden.



GRAFIEK 1. Vriespuntsverlaging en geleidingsvermogen van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Freezing point depression and electric conductivity of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

Betekenis van de tekens bij de abscis:

Meaning of the symbols at the abscissa:

a = lebmaag (abomasum)

b₁ = begin dunne darm (beginning of small intestine)

b₂ = midden dunne darm (middle of small intestine)

b₃ = eind dunne darm (end of small intestine)

c = blinde darm (caecum)

d₁ = begin dikke darm (beginning of large intestine)

d₂ = midden dikke darm (middle of large intestine)

d₃ = eind dikke darm (end of large intestine)

m₁ = mest van de slachthuiskoeien (faeces of the cows from the slaughter-house)

m₂ = „normale” mest („normal” faeces)

In de lebmaag is de v.p.v. steeds iets kleiner dan die van het bloed. In het begin van de dunne darm treedt een sterke stijging op, terwijl in het midden van de dunne darm de darminhoud steeds hypertonisch is t.o.v. het bloed. In het eind van de dunne darm wordt de v.p.v. weer kleiner, terwijl de inhoud van de blinde darm over het algemeen slechts licht hypertonisch is t.o.v. het bloed. In de dikke darm wordt de v.p.v. geleidelijk geringer, totdat in de mest de kleinste waarden worden bereikt.

In tegenstelling met de v.p.v. blijven de waarden voor het geleidingsvermogen in lebmaag, dunne darm en blinde darm ongeveer op hetzelfde niveau. In de dikke darm treedt, evenals bij de v.p.v., een geleidelijke daling op, welke zich voortzet tot de mest.

De waarden voor de v.p.v. vertonen in lebmaag en blinde darm slechts een zeer geringe spreiding; maar vooral in het begin en het midden van de dunne darm en in het midden en het eind van de dikke darm is deze zeer groot. Dit kan op de volgende wijze worden verklaard. Een monster lebmaag- of blinde-darm-inhoud is afkomstig van één, duidelijk begrensde en scherp omschreven plaats van het darmkanaal. Bij de monsters uit de dunne darm echter is de plaats van bemonstering niet steeds dezelfde. Zoals reeds in hoofdstuk III is besproken, is het bij de dunne darm nl. niet mogelijk om de plaats van bemonstering nauwkeurig vast te stellen, omdat de dun-vloeibare darminhoud zo gemakkelijk verschuift. Hierdoor zal zich een sterke variatie in de uitkomsten voordoen, omdat er naast de variatie door verschil in passagesnelheid van de chymus door het darmkanaal, verschillende voeding en andere verschillen tussen de individuen, nog een variatie zal optreden tengevolge van bemonstering op onvergelykbare plaatsen. Dit laatste is uiteraard alleen van belang bij waarden, die in een bepaald darmgedeelte sterke veranderingen ondergaan, zoals b.v. de v.p.v., het organische-stof-gehalte (zie grafiek 3) en het Cl-gehalte (zie grafiek 15). Zoals ook reeds in hoofdstuk III is beschreven, zal bij de dikke-darm-inhoud en bij de mest vooral het verschil in passagesnelheid van de chymus aanleiding geven tot sterk wisselende uitkomsten.

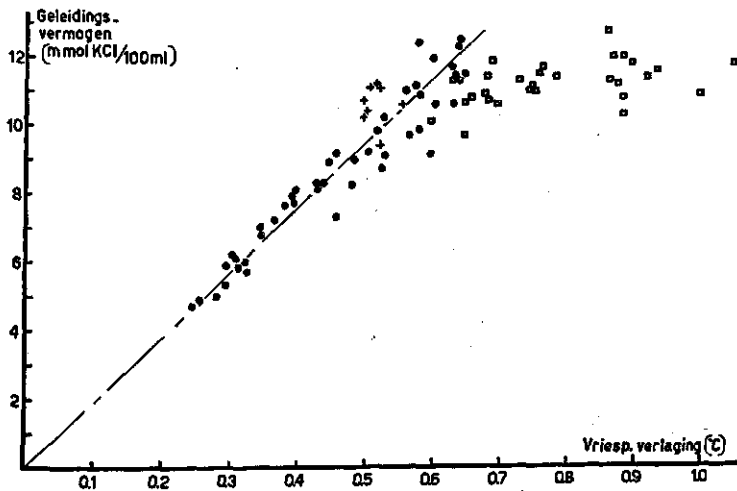
De sterke stijging van de v.p.v. in het eerste gedeelte van de dunne darm gaat niet samen met een noemenswaardige stijging van het geleidingsvermogen. Dit wijst er op, dat deze vergroting van de osmotische waarde niet wordt veroorzaakt door een verhoogd gehalte aan electrolyten. Zoals in het onderstaande zal worden besproken, gaat de stijging van de osmotische waarde echter wel samen met een verhoogd gehalte aan organische stof van het perssap. Dit zou kunnen worden verklaard uit het feit, dat stoffen, welke in de lebmaag nog in onopgeloste of colloïdaal-opgeloste toestand voorkomen, in de dunne darm door hydrolyse in kleinere moleculen worden gesplitst. Dientengevolge zou een vergroting van de osmotische waarde van de darminhoud kunnen optreden.

Men kan zich afvragen, of ook de spijsverteringssappen, die in de dunne darm worden uitgestort (pancreassap, gal en darmsap), rechtstreeks een vergroting van de osmotische waarde van de darminhoud kunnen bewerken. De osmotische waarde van rundergal is ongeveer gelijk aan die van het bloed (v.p.v. 0,56 à 0,60, SOBOTKA, 1937). Over de osmotische waarde van pancreassap en darmsap bij runderen zijn in de literatuur geen betrouwbare gegevens gevonden. Op grond van onderzoeken bij mens en hond is het echter wel waarschijnlijk, dat ze ongeveer isotonisch t.o.v. het bloed zijn (ROSEMANN, 1927; GILMAN & COWGILL, 1933; HAWK, 1947; BABKIN, 1950; GAMBLE, 1950). De spijsverteringssappen hebben naar alle waarschijnlijkheid dus rechtstreeks weinig invloed op de ver-

hoging van de osmotische waarde van de darminhoud. Men mag integendeel verwachten, dat deze secreten de osmotische waarde zullen verlagen, wanneer deze boven die van het bloed is gestegen.

In de dikke darm treedt zowel een vermindering van de v.p.v. als van het geleidingsvermogen op. De vermindering van de osmotische waarde van de darminhoud gaat hier dus samen met een verminderd gehalte aan opgeloste electrolyten. Terwijl bij de inhoud van de blinde darm de v.p.v. gemiddeld ongeveer 0,600 à 0,625 °C bedraagt en het geleidingsvermogen van het perssap overeenkomt met gemiddeld ongeveer 11 à 12 mmol KCl per 100 ml, zijn deze waarden bij de mest gedaald tot resp. 0,300 à 0,375 °C en 5 à 7 mmol KCl per 100 ml. De daling bedraagt voor beide waarden dus gemiddeld 35 à 50 %.

In grafiek 2 is het geleidingsvermogen uitgezet tegen de v.p.v. Bij de inhoud uit de dunne darm blijkt er geen enkel verband te bestaan tussen v.p.v. en geleidingsvermogen; maar bij de blinde-darm-inhoud, de dikke-darm-inhoud en de mest bestaat een vrij nauwe, positieve correlatie tussen beide grootheden.



GRAFIEK 2. Verband tussen de vriespuntsverlaginq en het geleidingsvermogen van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

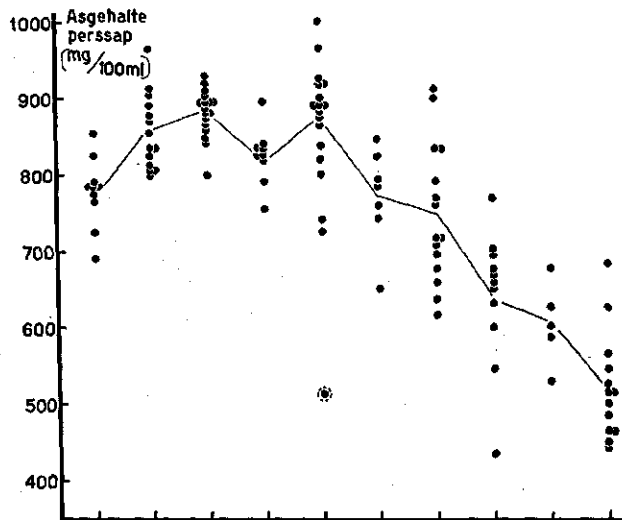
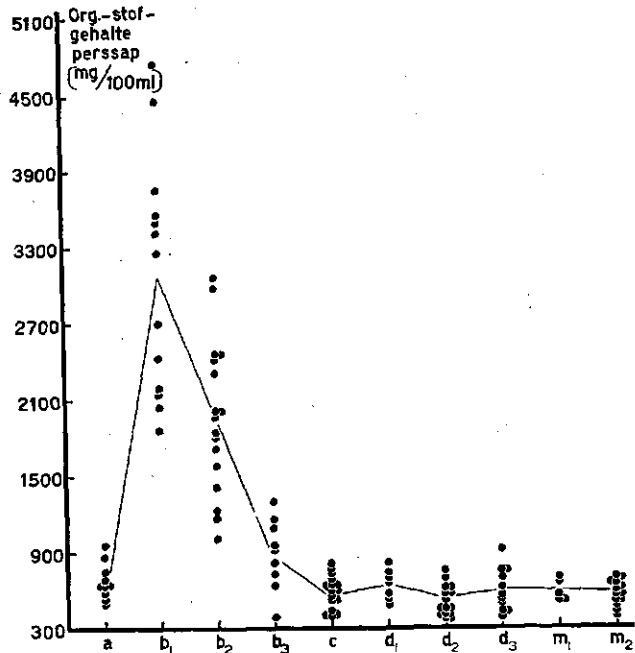
Relation between freezing point depression and electric conductivity of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

- : dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)
- : blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)
- + : lebmaaginhoud (contents of abomasum)

Een vergelijking van het bovenbeschreven verloop van de v.p.v. met de literatuurgegevens zal eerst volgen na de bespreking van de gehalten aan droge stof, organische stof en as.

2. DROGE-STOF-GEHALTE VAN DE DARMINHOUD

Het droge-stof-gehalte van de lebmaaginhoud bedraagt gemiddeld 11,84 %. De spreiding der waarden is hier zeer groot: uitersten 2,68 % en 24,67 %. Op één uitzondering na is het droge-stof-gehalte van de inhoud uit het begin van de dunne darm steeds lager dan dat van de lebmaaginhoud; de gemiddelde



GRAFIEK 3. Organische-stof-gehalte en asgehalte van de perssappen van mest en van darm-inhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Content of organic matter and ash of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

waarde bedraagt hier 7,82 (uitersten 5,95 % en 9,43 %). Deze daling van het droge-stof-gehalte zet zich voort in het verdere verloop van de dunne darm tot in het midden of het eind hiervan de laagste waarden worden bereikt (gehalte in midden dunne darm gemiddeld 6,47 %, in eind dunne darm 7,34 %). Evenals in het begin van de dunne darm is de spreiding der waarnemingen ook in laatstgenoemde gedeelten van het darmkanaal niet groot (uitersten in midden dunne darm 4,86 % en 7,79 %, in eind dunne darm 5,50 % en 8,72 %). De inhoud van de blinde darm heeft weer een hoger droge-stof-gehalte (gemiddeld 9,42 %, uitersten 6,44 % en 12,62 %). In het verloop van de dikke darm treedt een geleidelijke stijging van het droge-stof-gehalte in; van inhoud uit het eind van de dikke darm bedraagt het gemiddeld 11,38 % (uitersten 8,92 % en 16,33 %). Zoals reeds is gezegd, zal de snelheid, waarmee de chymus door de darm wordt gevoerd, grote invloed hebben op de mate van deze stijging.

3. GEHALTE AAN DROGE STOF, ORGANISCHE STOF EN AS VAN HET PERSSAP

In grafiek 3 is een overzicht gegeven van de waarden voor het organische-stof-gehalte en het asgehalte van het perssap in de verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Perssap van lebmaaginhoud heeft over het algemeen een organische-stof-gehalte van 500 à 900 mg per 100 ml en een asgehalte van 700 à 850 mg per 100 ml. In het begin van de dunne darm vertoont het asgehalte een lichte stijging, maar blijft dan verder tot en met de blinde darm op hetzelfde niveau. Het organische-stof-gehalte daarentegen vertoont in het begin van de dunne darm een zeer sterke stijging t.o.v. dat in de lebmaag tot gemiddeld 3000 mg per 100 ml (uitersten 1800 en 4800 mg per 100 ml). In het midden van de dunne darm is meestal reeds enige daling ingetreden, welke zich voortzet totdat in de blinde darm waarden worden bereikt van ongeveer 400 à 800 mg per 100 ml. Welke bestanddelen de sterke verhoging van het organische-stof-gehalte in het eerste gedeelte van de dunne darm veroorzaken, is niet onderzocht.

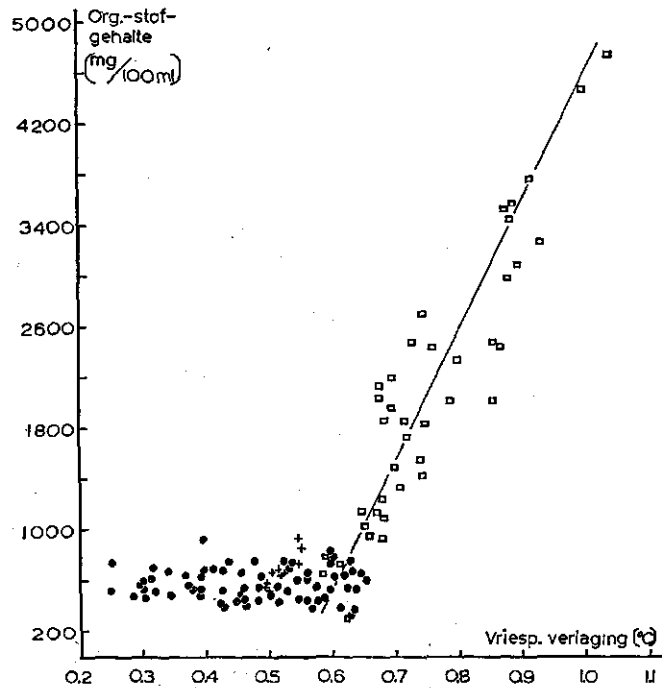
In de gehele dikke darm blijft het organische-stof-gehalte op hetzelfde niveau; maar het asgehalte vertoont een geleidelijke daling, welke zich voortzet tot in de perssappen van mest de laagste waarden worden bereikt.

In de grafieken 4 en 5 zijn het organische-stof-gehalte en het asgehalte uitgezet tegen de v.p.v. Terwijl er bij mest, dikke-darm-inhoud en blinde-darm-inhoud geen enkel verband bestaat tussen v.p.v. en organische-stof-gehalte zijn deze grootheden bij de dunne-darm-inhoud positief gecorreleerd. De waarden voor het asgehalte daarentegen vertonen bij de dunne-darm-inhoud vrijwel geen verband met de v.p.v.; maar bij blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest bestaat een rechtlijnige, positieve correlatie tussen beide grootheden.

Vergelijking van grafiek 1 en grafiek 3 en van grafiek 2 en de grafieken 4 en 5 geeft een goed inzicht in een overeenstemmend beeld van de samenhang van de v.p.v., het geleidingsvermogen en de gehalten aan organische stof en as.

In de dunne darm: sterke vergroting van de v.p.v., sterke stijging van het gehalte aan organische stof, vrijwel constant geleidingsvermogen en vrijwel constant asgehalte. Hieruit volgt, dat de hypertonie in de dunne darm hoofdzakelijk wordt veroorzaakt door organische niet-electrolyten.

In de dikke darm: vermindering van de v.p.v., daling van het geleidingsvermogen, daling van het asgehalte, constant organische-stof-gehalte. De hypotonie



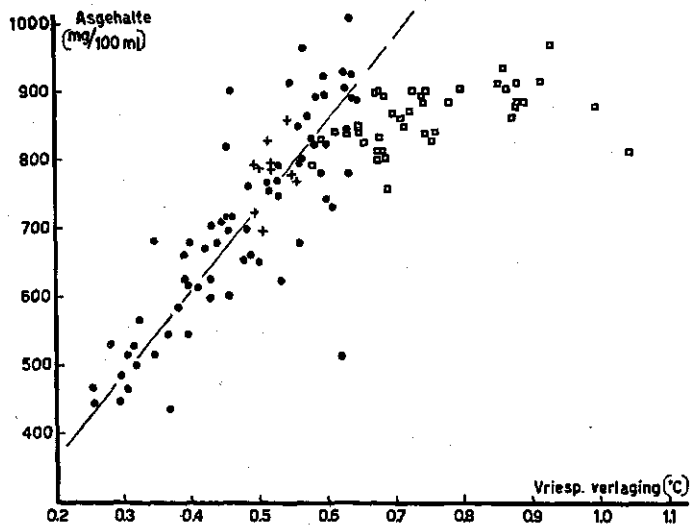
GRAFIEK 4. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het organische-stof-gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Relation between freezing point depression and organic matter content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

□: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)

●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)

+: lebmaaginhoud (contents of abomasum)



GRAFIEK 5. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het asgehalte der perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Relation between freezing point depression and ash content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

□: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)

●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)

+: lebmaaginhoud (contents of abomasum)

wordt hier dus hoofdzakelijk veroorzaakt door een afnemend gehalte aan anorganische electrolyten.

De regressielijn in grafiek 2, die op het oog is getrokken, snijdt de X-as zeer dicht bij de oorsprong. Tevens is reeds aangetoond (grafiek 3), dat het organische-stof-gehalte van het perssap in de gehele dikke darm practisch constant blijft. Deze beide feiten wijzen er op, dat de osmotische waarde van de darminhoud in de blinde darm en de dikke darm en die van de mest voor een zeer groot deel door electrolyten, en dan vooral anorganische electrolyten, wordt veroorzaakt.

Bij vergelijking van het hierboven beschreven verloop van de osmotische druk in het darmkanaal met het beeld, zoals dat door VERZAR & MCDUGALL (1936) op grond van zeer vele gegevens uit de literatuur wordt geschetst, komen zeer grote verschillen naar voren. Zoals ook reeds in hoofdstuk I werd opgemerkt, berusten de gegevens uit de literatuur op onderzoekingen bij andere diersoorten dan het rund.

Bezien wij de osmotische verhoudingen in de darm, dan zou men op het eerste gezicht geneigd zijn tot de conclusie, dat deze bij het rund zowel in de dunne darm als in de dikke darm geheel verschillend zijn van die bij andere diersoorten. Toch geloven wij, dat er wat de dunne darm betreft, geen diepgaande verschillen bestaan. Het beeld, zoals dat door VERZAR & MCDUGALL wordt gegeven van de osmotische verhoudingen in de dunne darm, berust nl. niet op gegevens, die uit onderzoek van normale darminhoud zijn verkregen. De onderzoekingen over de darmresorptie zijn steeds uitgevoerd aan lege, vaak van te voren uitgewassen darmgedeelten, waarin meestal oplossingen van slechts één bestanddeel werden gebracht. Onder dergelijke omstandigheden kon vrijwel steeds een streven naar isotonie met het bloed worden vastgesteld. Wij mogen aannemen, dat ook in de darm, die met normale chymus is gevuld, dit streven naar isotonie zal bestaan. Dit wil echter nog niet zeggen, dat dit streven op ieder punt van de dunne darm ook werkelijk tot isotonie zal voeren.

Beschouwt men nu het verloop van de v.p.v. en het gehalte aan organische stof van het perssap bij de dunne darm van het rund, dan kan de volgende theorie worden opgesteld. Komt de enigszins hypotonische lebmaaginhoud in de dunne darm, dan wordt een deel van de organische bestanddelen uit het voedsel zó snel in eenvoudige, oplosbare stoffen ontleed, dat de isotonie met het bloed tijdelijk niet gehandhaafd kan worden; de osmotische waarde van de darminhoud stijgt tot boven die van het bloed. Tijdens de verdere passage door het darmkanaal zullen deze stoffen worden geresorbeerd, terwijl de vorming van nieuwe, in oplossing gaande bestanddelen geleidelijk zal verminderen. Tevens kan er water uit het bloed naar het darmlumen toestromen, zodat tenslotte weer isotonie met het bloed zal worden bereikt.

Uit de uitkomsten van ons onderzoek is niet met zekerheid op te maken of er inderdaad diffusie van water vanuit het bloed naar de hypertoonische darminhoud optreedt.

Onze theorie zou enerzijds een verklaring geven voor de tijdelijke hypertonie van de dunne-darminhoud van het rund, terwijl anderzijds geen tegenspraak behoeft te bestaan met de uitkomsten van de onderzoekingen, die in de literatuur zijn beschreven.

VERZAR & MCDUGALL waren van mening, dat bij dieren met een enkelvoudige maag de organische bestanddelen van het voedsel in de dunne darm slechts

geleidelijk zouden worden afgebroken; dientengevolge zou de osmotische waarde van de chymus aanvankelijk laag blijven. Onze theorie stelt dus, dat bij runderen deze afbraak zó snel verloopt, dat de osmotische waarde van de chymus tot boven die van het bloed stijgt. Daar VERZAR & MCDUGALL, voorzover uit hun artikel valt op te maken, hun theorie niet met experimentele gegevens hebben gestaafd, is niet uit te maken, hoe dit verschil moet worden verklaard. Aan de ene kant zou men kunnen denken, dat de omstandigheden bij de herkauwers met hun voormagen afwijken van die bij dieren met enkelvoudige maag. Aan de andere kant bestaat ook de mogelijkheid, dat in de intacte, met normale chymus gevulde dunne darm van dieren met enkelvoudige maag eveneens hypertonie t.o.v. het bloed optreedt.

De gegevens, die in de literatuur zijn gevonden over de osmotische verhoudingen in de dikke darm berusten op een veel minder groot aantal onderzoeken dan die over de osmotische verhoudingen in de dunne darm. Doch ook hier werden de proefoplossingen na enige tijd steeds isotonisch of praktisch isotonisch t.o.v. het bloed. In lijnrechte tegenstelling hiermee is bij ons onderzoek gevonden, dat bij het rund in de dikke darm van enig streven naar isotonie met het bloed niets valt te bespeuren. De hypotonie wordt in het verloop van de dikke darm steeds sterker.

In de dikke darm van het rund heeft resorptie van water plaats (stijging van het droge-stof-gehalte van de darminhoud); maar deze verloopt kennelijk niet zo snel als de resorptie van de opgeloste bestanddelen. Zelfs als de osmotische waarde van de darminhoud veel kleiner is geworden dan die van het bloed, geschiedt de resorptie van electrolyten nog sneller dan die van water.

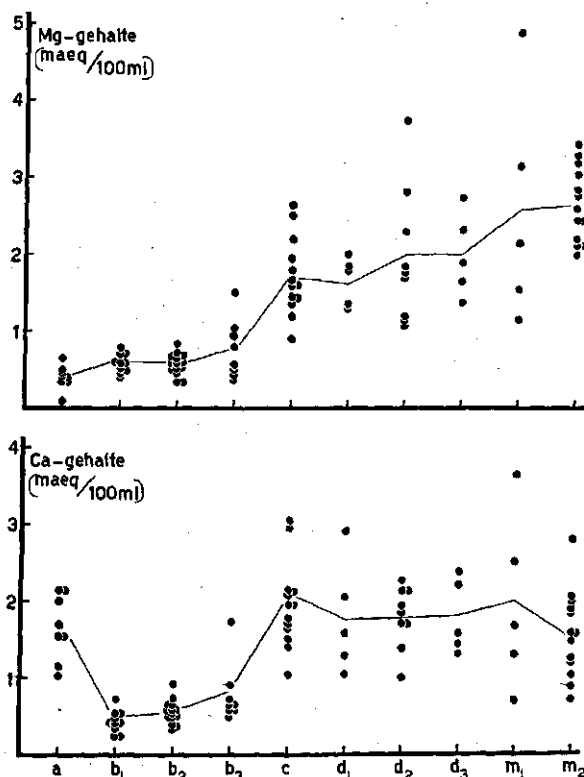
Bij een beschouwing van de sterk uiteenlopende osmotische verhoudingen in de dikke darm van de diersoorten, die door andere onderzoekers bij resorptieproeven werden gebruikt, en die bij het rund, rijst, evenals bij de dunne darm, de vraag, of bij de proeven, die in de literatuur zijn beschreven, wel de toestand wordt gevonden, zoals die in de met normale chymus gevulde dikke darm van de onderzochte diersoorten heerst. Bij de bepaling van de v.p.v. van het perssap van één monster faeces van de mens vonden wij een waarde van 0,750 °C. Nader onderzoek zal moeten uitmaken of het rund, wat de osmotische verhoudingen in de dikke darm betreft, inderdaad een uitzonderingspositie inneemt.

Naar aanleiding van een korte, voorlopige publicatie over ons onderzoek (BROUWER & VAN WEERDEN, 1956) verscheen onlangs een artikel van QUARTERMAN c.s. (1957), handelend over een vergelijking van de osmotische waarden van mest en darminhoud van runderen van Europees ras (*Bos taurus*) en van inheems ras (*Bos indicus*, zebu) in Kenya. Het verloop van de v.p.v. in het darmkanaal van de Europese koeien kwam geheel overeen met dat, zoals door ons was beschreven. Ook bij de zebu's was dit verloop in grote lijnen hetzelfde; alleen was de hypotonie van de dikke-darm-inhoud minder sterk dan bij de koeien van Europees ras. Dit verschil tussen de rassen kwam ook aan het licht bij het onderzoek van mest. De gemiddelde waarde voor de v.p.v. van mestmonsters van 6 stieren van elk type was voor het Europese ras 0,287 °C en voor het inheems type 0,434 °C. Bij 10 mestmonsters van andere stieren van elk type waren deze waarden resp. 0,231 °C en 0,369 °C.

4. GEHALTEN AAN KATIONEN

a. Calcium en magnesium

Een overzicht van de gehalten aan Ca en Mg in het perssap van de inhoud van verschillende gedeelten van het darmkanaal geeft grafiek 6.



GRAFIEK 6. Ca- en Mg-gehalten van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Ca and Mg content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.

For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

In de lebmaag is het Mg-gehalte steeds lager dan 1 maeq per 100 ml; het Ca-gehalte is hoger, nl. 1 à 2,5 maeq per 100 ml. In het begin en het midden van de dunne darm blijft het Mg-gehalte ongeveer op hetzelfde niveau. Het Ca-gehalte is hier lager dan in de lebmaag en heeft ongeveer dezelfde waarde als het Mg-gehalte. In het eind van de dunne darm vertonen beide gehalten een tendenz tot stijgen en in de blinde darm bereiken zowel het Ca- als het Mg-gehalte waarden van ongeveer 1 à 3 maeq per 100 ml. In de dikke darm blijft het Ca-gehalte ongeveer op hetzelfde niveau; het Mg-gehalte vertoont ongeveer hetzelfde beeld, maar in de mest zijn de gehalten over het algemeen wat hoger.

Het Ca-gehalte van het bloedserum bedraagt bij het rund gemiddeld ongeveer 0,5 à 0,6 maeq per 100 ml (DUKES, 1947; BOOGAERDT, 1954) en het Mg-gehalte 0,16 maeq per 100 ml (BOOGAERDT, 1954; SJOLLEMA c.s., 1955). In de lebmaag is

het gehalte aan opgelost Ca dus hoger dan dat van het bloed; in de dunne darm zijn de gehalten in darminhoud en bloed practisch gelijk, maar in de blinde darm, de dikke darm en bij de mest is het gehalte over het algemeen aanzienlijk hoger. De Mg-gehalten liggen in lebmaag en dunne darm over het algemeen iets boven die van het bloed, maar in de blinde darm, de dikke darm en bij de mest is het gehalte steeds aanzienlijk hoger dan dat van het bloed.

Uit de grafieken 1 en 6 valt af te lezen, dat de vermindering van de v.p.v. in de dikke darm niet wordt veroorzaakt door een daling van het gehalte aan opgelost Ca en Mg.

Over het algemeen lopen de gehalten aan opgelost Ca en Mg in het darmkanaal niet veel uiteen; alleen in de lebmaag treedt steeds een verschil op.

Zoals reeds in hoofdstuk I, § 3 werd vastgesteld, zijn er vrijwel geen gegevens in de literatuur vermeld over de gehalten aan opgelost Ca en Mg in de darminhoud bij de herkauwers. Wat betreft de lebmaag is het onderzoek van GARTON (1951) met lebmaaginhoud van schapen van belang. De bij dit onderzoek gevonden Ca- en Mg-gehalten van het lebmaagvocht zijn wel ongeveer met onze uitkomsten in overeenstemming. Bij deze vergelijking is de aard van het voedsel uiteraard ook van belang.

Zoals ook reeds in hoofdstuk I, § 3 werd beschreven, zijn uit de waarden voor de gehalten aan opgelost Ca en Mg in de darminhoud geen betrouwbare gevolgtrekkingen te maken betreffende resorptie en secretie van deze mineralen. Naast de resorptie en de secretie zijn immers ook de factoren, die de oplosbaarheid van de Ca- en Mg-verbindingen beïnvloeden, bepalend voor de hoogte van de gehalten aan opgelost Ca en Mg. Dit gehele vraagstuk is dermate samengesteld, dat slechts een gedetailleerd en diepgaand onderzoek hier enig licht kan verschaffen.

b. Ammoniak

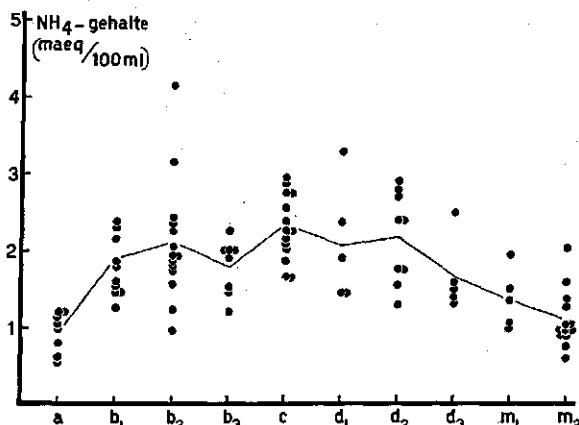
Grafiek 7 geeft een beeld van het niveau van de gehalten aan NH_4 in de verschillende gedeelten van het darmkanaal, terwijl in grafiek 8 het gehalte aan NH_4 is uitgezet tegen de v.p.v. In de lebmaag bedraagt het gehalte omstreeks 1 maeq per 100 ml. Van het begin van de dunne darm tot aan het eind van de dikke darm blijven de waarden gemiddeld op het niveau van ongeveer 2 maeq per 100 ml. In het eind van de dikke darm en bij de mest zijn de NH_4 -gehalten weer wat lager.

Het NH_4 -gehalte van het bloedserum is practisch = 0 (MCDONALD, 1948; LEWIS c.s., 1957). In het gehele darmkanaal is het NH_4 -gehalte dus hoger dan dat van het bloed. Van enig verband tussen NH_4 -gehalte en microbiële activiteit valt niets te bespeuren. De waarden in de blinde darm en in de dikke darm zijn immers niet duidelijk hoger dan die in de dunne darm.

Zoals bij een beschouwing van grafiek 8 blijkt, bestaat er bij de dikke-darminhoud en de mest enigermate een correlatie tussen NH_4 -gehalte en v.p.v. Ook uit de grafieken 1 en 7 valt af te lezen, dat de vermindering van de osmotische waarde in de dikke darm gepaard gaat met een daling van het NH_4 -gehalte. De bijdrage, die deze daling (gemiddeld slechts ongeveer 1 maeq per 100 ml) levert aan de toenemende hypotonie in de dikke darm, is echter slechts onaanzienlijk.

In tabel 7 zijn bij de uitkomsten van het onderzoek van enige monsters mest en darminhoud ook de waarden van de gehalten aan totaal-N van het perssap opgenomen. In perssap van mest en inhoud van de blinde darm werd bij een

gehalte aan totaal-N (uitgedrukt als maeq NH_4 per 100 ml) van ongeveer 1,7 à 3,7 een NH_4 -gehalte gevonden van 1,0 à 2,4 maeq per 100 ml; 55 à 80 % van de totaal-N werd dus ingenomen door NH_4 -N. In de dunne darm werd bij een ongeveer even hoog NH_4 -gehalte echter een gehalte aan totaal-N gevonden van 17 à 30 maeq per 100 ml. Hier was dus slechts 8 à 12 % van de totaal -N aanwezig als NH_4 -N. Welke andere opgeloste N-houdende bestanddelen in de perssappen aanwezig zijn, is niet nader onderzocht.

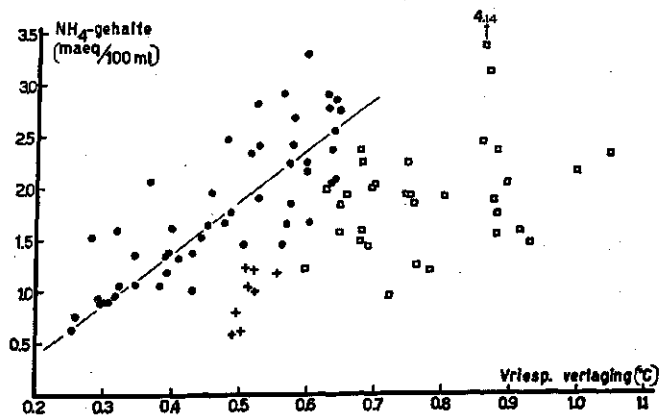


GRAFIEK 7. NH_4 -gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

NH_4 content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.

For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.



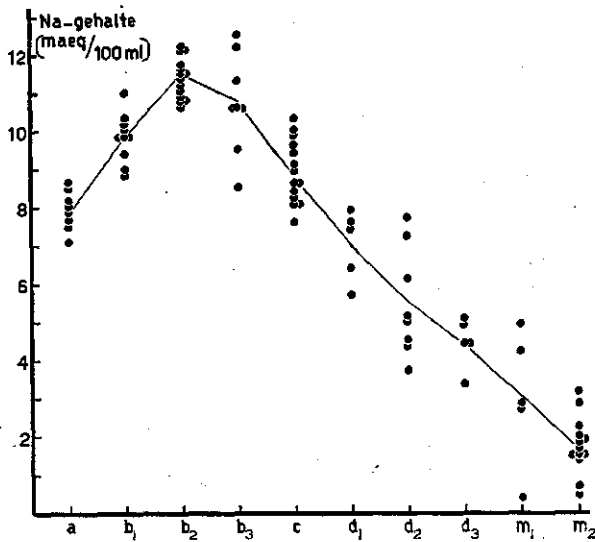
GRAFIEK 8. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het NH_4 -gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Relation between freezing point depression and NH_4 content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

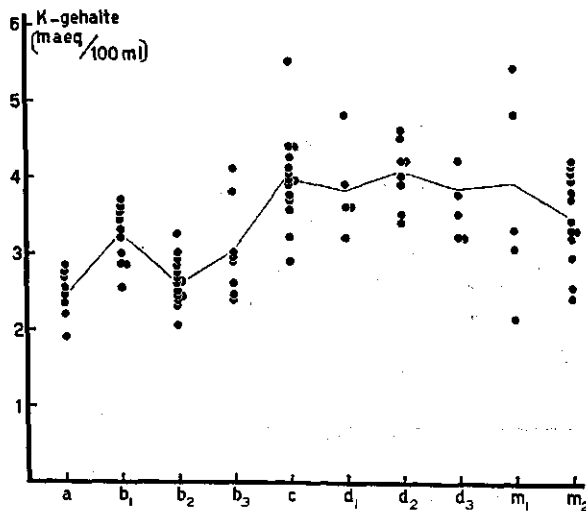
□: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)

●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)

+ : lebmaaginhoud (contents of abomasum)



GRAFIEK 9. Na-gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Na content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

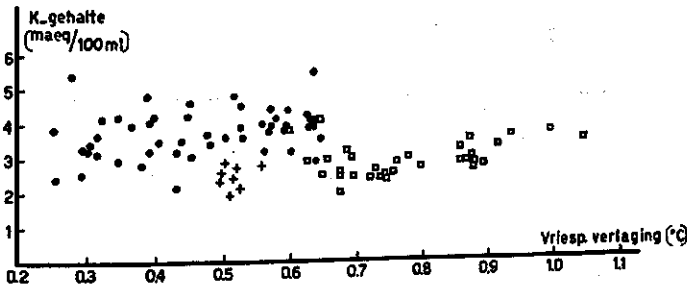


GRAFIEK 10. K-gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
K content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

c. Natrium en kalium

In de grafieken 9 en 10 zijn weergegeven de gehalten aan opgelost Na en K in de verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Het eerste, wat bij een beschouwing van deze grafieken opvalt, is het geheel verschillende verloop dezer gehalten. Het K-gehalte blijft in het gehele darmkanaal op een niet sterk verschillend niveau. In de lebmaag bedragen de waarden voor het K-gehalte ongeveer 2 à 3 maeq per 100 ml. Na een geringe stijging in het begin van de dunne darm tot 2,5 à 3,7 maeq per 100 ml dalen de gehalten in het midden van de dunne darm weer een weinig tot ongeveer het niveau van dat in de lebmaag. In het verdere verloop van het darmkanaal en bij de mest zijn de K-gehalten over het algemeen weer iets hoger (ongeveer 2,5 à 5 maeq per 100 ml).



GRAFIEK 11. Verband tussen de vriespuntsverlagang en het K-gehalte van de perssappen van de mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

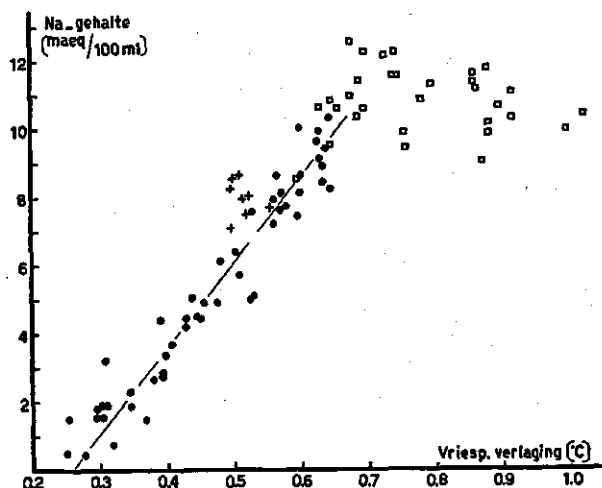
Relation between freezing point depression and K content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

- : dunne-darm-inhoud (*contents of small intestine*)
- : blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (*contents of caecum and large intestine and faeces*)
- + : lebmaaginhoud (*contents of abomasum*)

Zoals ook blijkt uit grafiek 11, waar het K-gehalte en de v.p.v. tegen elkaar zijn uitgezet, valt er bij de dikke-darm-inhoud en de mest van enig verband tussen K-gehalte en v.p.v. niets te bespeuren. Uit een beschouwing van de grafieken 1, 10 en 11 wordt duidelijk, dat het K niet van belang is voor de toenemende hypotonie in de dikke darm.

Bij het Na daarentegen treden zeer uitgesproken verschillen op tussen de verschillende gedeelten van het darmkanaal. Het Na-gehalte van het perssap van lebmaaginhoud bedraagt 7 à 9 maeq per 100 ml. In de dunne darm treedt een geleidelijke stijging van het gehalte op tot in het midden of het eind hiervan maxima worden bereikt van 10,5 à 12,5 maeq per 100 ml. In de blinde darm is het gehalte weer wat lager (7,5 à 10,5 maeq per 100 ml). Deze daling zet zich in het gehele verloop van de dikke darm voort tot in de mest waarden worden bereikt van ongeveer 0,5 à 3 maeq per 100 ml.

In grafiek 12 is het Na-gehalte uitgezet tegen de v.p.v. Terwijl in de dunne darm geen duidelijk verband valt aan te geven tussen Na-gehalte en v.p.v., bestaat er tussen beide grootheden bij de dikke-darm-inhoud en de mest een vrij nauwe, positieve, rechtlijnige correlatie. Zoals ook uit de grafieken 1 en 9 blijkt, gaat de daling van de v.p.v. in de dikke darm dus samen met een daling van het gehalte aan opgelost Na.



GRAFIEK 12. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het Na-gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Relation between freezing point depression and Na content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

□: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)

●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)

+ : lebmaaginhoud (contents of abomasum)

Zoals reeds eerder werd gezegd, wordt het kleiner worden van de osmotische waarde van de darminhoud in de dikke darm voor een zeer groot deel veroorzaakt door een afnemend gehalte aan electrolyten. Van de door ons bepaalde kationen hebben Ca, Mg en K hieraan geen deel, terwijl de daling van het gehalte aan NH_4 slechts een geringe invloed kan hebben. De daling van het Na-gehalte kan de vermindering van de v.p.v. echter voor een zeer aanzienlijk deel verklaren. De gemiddelde waarde voor de v.p.v. in de blinde-darm-inhoud is $0,610^\circ\text{C}$; het Na-gehalte bedraagt hier gemiddeld $8,91$ maeq per 100 ml. In de mest is de v.p.v. gemiddeld $0,316^\circ\text{C}$ en het Na-gehalte $1,77$ maeq per 100 ml. Het Na-gehalte is dus gedaald met gemiddeld $7,14$ maeq per 100 ml. Deze afnemng van het Na-gehalte zal gepaard gaan met een aequivalente daling van het gehalte aan anionen. Zoals later zal blijken betreft dit vrijwel uitsluitend de eenwaardige anionen. De daling van het Na-gehalte zal dus een vermindering van de v.p.v. veroorzaken van $2 \times 7,14 \times 0,0186 = 0,266^\circ\text{C}$ (1 mmol in 100 g water geeft een v.p.v. van $0,0186^\circ\text{C}$); d.w.z. dat gemiddeld ongeveer 90% van de vermindering van de v.p.v. wordt veroorzaakt door het afnemend Na-gehalte. Wordt hier bijgeteld de invloed van de daling van het NH_4 -gehalte (gemiddeld ± 1 maeq per 100 ml), dan blijkt de vermindering van de v.p.v. in de dikke darm geheel verklaard te kunnen worden uit de daling van de gehalten aan Na en NH_4 plus de bijbehorende anionen. Ook bij een beschouwing van de individuele dieren blijkt, dat de vermindering van de v.p.v. in de dikke darm vrijwel steeds voor 70 tot meer dan 90% verklaard kan worden uit de daling van het Na-gehalte.

In lebmaag, dunne darm en blinde darm levert het Na een zeer belangrijk aandeel tot de osmotische waarde van de darminhoud. Zo draagt het Na plus het

bijbehorende anion in lebmaag en blinde darm over het algemeen voor meer dan 50% bij tot de v.p.v.

Wij willen thans de gehalten aan opgelost Na en K in maag- en darminhoud vergelijken met die van het bloedserum. Het K-gehalte van het serum van runderbloed bedraagt 0,4 à 0,6 maeq per 100 ml; het Na-gehalte bedraagt 13 à 15 maeq per 100 ml (ABDERHALDEN, 1906; ADLER, 1928; BROUWER, 1934; OYAERT, 1955; ANDERSSON, 1955). Het gehalte aan opgelost K in de darminhoud ligt dus in het gehele darmkanaal aanzienlijk boven het niveau van dat in het bloedserum. Daarentegen is het Na-gehalte in de darminhoud bijna steeds lager dan dat van het bloed. In de dunne darm wordt dit niveau vrijwel benaderd, maar in de dikke darm daalt het tot ver beneden dat van het bloed.

Van de kationen zijn de gehalten aan Ca, Mg, NH_4 en K in het gehele darmkanaal praktisch steeds aanzienlijk hoger dan die van het bloedserum. De resorptie van deze kationen zal dus steeds door diffusie plaats kunnen vinden. Bij het Na liggen de zaken geheel anders. In de dikke darm treedt kennelijk een resorptie op tegen een concentratieverval in. De verhouding der concentraties kan zeer aanzienlijk zijn, b.v. 0,5 tegen 14, d.i. 1:28.

Zoals bij de bespreking van de literatuur in hoofdstuk I, § 5 reeds werd opgemerkt, zijn over de gehalten aan opgelost Na en K van de darminhoud van de herkauwers geen gegevens bekend. Wat de Na- en K-gehalten van het lebmaagvocht betreft, hier blijkt de voorspelling, die in hoofdstuk I werd gedaan, goed met de werkelijkheid te kloppen. Het Na-gehalte is lager en het K-gehalte hoger dan de overeenkomstige gehalten in het bloedserum.

Het K-gehalte in de dunne darm is wat hoger dan op grond van gegevens, verkregen bij mensen, honden, etc. werd verwacht. De hoogte van de waarden voor het Na-gehalte in het begin en het midden van de dunne darm komt goed met de verwachtingen overeen. In dit gedeelte van het darmkanaal vindt immers een instroming plaats van secreten met een Na-gehalte, dat ongeveer gelijk is aan dat van het bloedserum, terwijl ook diffusie van Na uit het bloed naar het darm-lumen toe kan optreden. Tevens werd bij onderzoeken met andere diersoorten gevonden, dat dit gedeelte van het darmkanaal minder goed in staat is tot Na-resorptie tegen een concentratieverval in (VISSCHER c.s., 1944a). Men mocht dan ook verwachten, dat het Na-gehalte van de darmvloeistof in dit gedeelte van het darmkanaal niet sterk van dat van het bloedserum zou verschillen. In het eind van de dunne darm begint het Na-gehalte wat te dalen. De resorptie van Na zal hier reeds tegen een concentratieverval in moeten geschieden. Ook bij onderzoeken met ratten en honden werd gevonden, dat in het laatste gedeelte van de dunne darm, in tegenstelling met het eerste gedeelte, wel resorptie van Na tegen een concentratieverval in kan optreden (INGRAHAM & VISSCHER, 1938; VISSCHER c.s., 1944 a en b; BUDOLFSSEN, 1954, 1956; MCHARDY & PARSONS, 1957).

Het gehalte aan opgelost Na van de chymus, die uit de dunne darm in de blinde darm vloeit, bedraagt volgens onze onderzoeken bij het rund gemiddeld ongeveer 9 à 10 maeq per 100 ml, het gehalte aan opgelost K 3 à 4 maeq per 100 ml. Uit de literatuurgegevens blijkt, dat deze gehalten bij mensen en honden, die een ruime hoeveelheid Na opnamen, gemiddeld waarden aannemen van ongeveer 12 à 13 maeq per 100 ml en 0,5 à 1,5 maeq per 100 ml (WELCH c.s., 1936; LOCKWOOD & RANDALL, 1949; SPENCER c.s., 1954; FIELD c.s., 1954b). Het Na-gehalte is bij het rund dus iets lager en het K-gehalte iets hoger dan bij

de andere diersoorten en de mens; het gehalte aan (Na + K) is echter gelijk. Hetzelfde verschijnsel is bij het onderzoek van FIELD c.s. (1954b, 1955) waargenomen bij honden, waaraan voedsel met een laag Na-gehalte werd gegeven. Het Na-gehalte van de inhoud uit het eind van de dunne darm daalde bij karige Na-toediëning, terwijl het K-gehalte ongeveer evenveel steeg. Het verschil in Na- en K-gehalte van de inhoud uit het eind van de dunne darm tussen mensen en honden met een ruime Na-opname enerzijds en de door ons onderzochte runderen anderzijds, kan het gevolg zijn van een erfelijk soort verschil tussen de diersoorten; maar de mogelijkheid moet niet worden uitgesloten, dat de voeding een rol speelt, omdat de runderen vermoedelijk een geringere hoeveelheid Na hadden opgenomen.

In de dikke darm is het verloop van de Na- en K-gehalten geheel verschillend. De K-gehalten liggen steeds aanzienlijk boven die van het bloedserum; de resorptie kan dus door diffusie tot stand komen. Het gedrag van het Na is echter geheel anders. De Na-resorptie geschiedt in de dikke darm, evenals in het laatste deel van de dunne darm, tegen een concentratieverval in. Uit onderzoekingen van VISSCHER c.s. (1944a) en van BUDOLFSEN (1954, 1956) met ratten en honden is gebleken, dat ook bij deze diersoorten de dikke darm in staat is het Na uit eenvoudige oplossingen tegen een concentratieverval in te resorberen. Recente onderzoekingen met ionen-wisselaars bij mensen en honden (FIELD c.s., 1954a; SPENCER c.s., 1954; ROSS & SPENCER, 1954) hebben aangetoond, dat ook in de dikke darm, die met normale chymus is gevuld, een sterke daling van het gehalte aan opgelost Na optreedt. De theorie van ROSS & SPENCER, opgesteld ter verklaring van deze Na-resorptie tegen een concentratieverval, gaat voor het rund zeker niet op. Deze theorie neemt de aanwezigheid aan van twee verschillende resorptiemechanismen. Het ene mechanisme, over de aard waarvan niets wordt medegedeeld, zou verantwoordelijk zijn voor de resorptie van de hoofdmassa van het Na, het water en andere electrolyten. De resorptie van de rest van het Na zou worden bewerkt door een uitwisseling van Na uit de darminhoud tegen K uit het bloed. Tengevolge van deze kation-uitwisseling zou het gehalte aan opgelost K in de darminhoud moeten stijgen. In de dikke darm van het rund is van een dergelijke stijging van het K-gehalte echter niets te bespeuren.

Er zijn nog enige andere hypothesen over de actieve resorptie van Na opgesteld (INGRAHAM c.s., 1938; FRANCK & MAYER, 1947; USSING, 1949); maar een bevredigende oplossing is nog steeds niet gevonden.

Bij mens en hond kon de hoeveelheid Na en K, die in een bepaalde tijd door de dikke darm wordt geresorbeerd, worden geschat door de Na- en K-uitscheiding met de faeces te vergelijken met de hoeveelheid Na en K, die in de ileuminhoud aanwezig was. Een dergelijke vergelijking is bij het rund niet mogelijk, omdat niet bekend is hoeveel darminhoud in een bepaalde tijd uit de dunne darm in de dikke darm overgaat. Wel kan een zeer ruwe schatting worden gemaakt van de resorptie van opgelost Na en K. Hiertoe nemen wij aan, dat het Na- en K-gehalte van al het vocht van mest en darminhoud gelijk is aan het Na- en K-gehalte van het perssap. Het vochtgehalte van normale rundermest bedraagt ongeveer 85%. Het Na-gehalte van het perssap van deze mest bedraagt gemiddeld ongeveer 2 maeq per 100 ml, het K-gehalte 3,5 maeq per 100 ml. Door het rund wordt gemiddeld per dag 15 à 35 kg mest uitgescheiden (SCHEUNERT & TRAUTMANN, 1951); voor onze berekening zal een uitscheiding van 25 kg per dag worden aangehouden. Per dag wordt met de mest dus ± 21 kg vocht (85% van 25 kg) met een Na-gehalte van 2 maeq per 100 ml en een K-gehalte van 3,5

maeq per 100 ml uitgescheiden; d.w.z. dat ongeveer 425 maeq opgelost Na en 750 maeq opgelost K het lichaam via de mest verlaten.

De hoeveelheden opgelost Na en K, die uit de blinde darm in de dikke darm overgaan, kunnen op de volgende wijze worden geschat. 25 kg mest bevat ongeveer 4 kg droge stof en 21 kg vocht. Als wij nu aannemen, dat er in de dikke darm in het geheel geen resorptie van droge stof meer plaats zou vinden, dan zou per dag ook 4 kg droge stof uit de blinde darm in de dikke darm treden. Het vochtgehalte van blinde-darm-inhoud bedraagt ongeveer 90% (gemiddelde van 17 monsters). Bij de blinde-darm-inhoud is dus naast 4 kg droge stof ± 36 kg vocht aanwezig. Het Na-gehalte van dit vocht bedraagt gemiddeld ongeveer 9 maeq per 100 ml en het K-gehalte 4 maeq per 100 ml. Per dag zal dus ± 36 kg vocht met een Na-gehalte van 9 maeq per 100 ml en een K-gehalte van 4 maeq per 100 ml, d.w.z. totaal ± 3200 maeq opgelost Na en ± 1450 maeq opgelost K, uit de blinde darm in de dikke darm treden. De resorptie in de dikke darm zal dus $3200 - 425 = \pm 2800$ maeq ($= \pm 64$ g) opgelost Na en $1450 - 750 = \pm 700$ maeq ($= \pm 27$ g) opgelost K bedragen.

Volgens deze berekening zou in de mest ongeveer 14% van het opgeloste Na en ruim 50% van het opgeloste K, dat uit de blinde darm in de dikke darm treedt, worden uitgescheiden. In werkelijkheid zullen de waarden voor de resorptie van Na en K nog hoger zijn, omdat er in de dikke darm zeker nog resorptie van droge stof plaats vindt. Bovenstaande cijfers illustreren echter wel de grote rol, die de dikke darm van het rund speelt bij de Na-huishouding.

De schatting, dat ongeveer 14% van het Na, dat in de blinde-darm-inhoud aanwezig is, met de mest wordt uitgescheiden, komt goed overeen met een berekening van FIELD c.s. (1955). Deze becijferden, dat bij proefhonden, die een normale hoeveelheid Na opnamen, gemiddeld ongeveer 12 à 15% van het Na, dat in de ileum-inhoud aanwezig was, met de faeces werd uitgescheiden.

Het belang van de Na-resorptie in de dikke darm van het rund kan ook nog op een andere wijze aanschouwelijk worden gemaakt. Volgens schattingen van FRENS (1950) en van BROUWER & BRANDSMA (1953) is de Na-behoefte van een koe van 500 kg, die 20 kg melk per dag geeft, ongeveer 23 g per dag. Men mag aannemen, dat een dergelijke koe ongeveer 15 kg droge stof per dag opneemt. Gaan wij er van uit, dat dit dier uitsluitend gras tot zich neemt, dan moet dit gras een Na-gehalte van 0,15% in de droge stof bezitten om juist aan de behoefte te voldoen (BROUWER, 1956b). Zou de resorptie van Na in de dikke darm niet plaats vinden, dan zou de Na-uitscheiding ongeveer 64 g groter zijn. De Na-behoefte zou dan stijgen tot $23 + 64 = 87$ g per dag; d.w.z. dat deze behoefte bijna $4 \times$ zo groot zou zijn. Om aan een dergelijke behoefte te voldoen zou het gras een Na-gehalte in de droge stof moeten bezitten van 0,58%. Uit het onderzoek van BRANDSMA (1954) naar de minerale samenstelling van het weidegras van „normale, gezonde” melkveebedrijven bleek echter, dat het gemiddelde Na-gehalte van bedrijf tot bedrijf uiteenliep van $\pm 0,15$ tot $\pm 0,48$ % in de droge stof. De Na-behoefte van de bovenbeschreven koe zou bij niet-optreden van Na-resorptie in de dikke darm dus lang niet worden gedekt door voeding van „normaal” weidegras.

Koeien, die in jong weidegras grazen, scheiden vaak een zeer slappe mest af, vooral bij koud en nat weer. Onderzoekingen bij de mens hebben aangetoond, dat bij diarree vooral de Na-uitscheiding sterk is verhoogd. Wij verwachtten daarom, dat dit ook bij het rund het geval zou zijn. Ook verwachtten wij, dat het

Na-gehalte van dit mestvocht bovendien hoger zou zijn dan normaal, omdat tengevolge van de versnelde passage door het darmkanaal de terugresorptie van het Na minder intensief zal zijn. SPENCER c.s. (1954) vonden nl. bij mensen, dat na toediening van laxeer middelen het Na-gehalte van het faecesvocht was verhoogd.

Wij waren jammer genoeg niet in de gelegenheid bij ons onderzoek de Na-uitscheiding met dergelijke slappe rundermest systematisch te onderzoeken, maar moesten ons tot enkele weinige waarnemingen beperken. Bij twee monsters zeer slappe mest van koeien, die tijdens koud en nat weer in jong weidegras liepen (mest 41 en 42; droge-stof-gehalte van de mest resp. 8,5 en 9,5%; zie hoofdstuk III, tabel 7), was het Na-gehalte van het perssapp echter in het geheel niet hoger dan normaal (resp. 2,85 en 0,72 maeq per 100 ml). Ook is bij het vooronderzoek de v.p.v. van een aantal monsters slappe mest bepaald. Enig verband tussen v.p.v. en droge-stof-gehalte van de mest werd niet opgemerkt. Ook dit feit wijst er op, dat het Na-gehalte bij de slappe mest niet steeds is verhoogd.

Onderzoekingen van FRENS (1956a en b) wijzen eveneens in deze richting. Hoewel deze onderzoeker aanvankelijk voor het Na-gehalte van het mestvocht ongeveer 6,5 maeq per 100 ml opgeeft, wordt later vermeld, dat bij een vrij groot aantal bepalingen bij mest van koeien in de voorjaarsweide (droge-stof-gehalte van de mest gemiddeld ongeveer 9,4%) het Na-gehalte van het mestvocht gemiddeld 1,3 maeq per 100 ml bedroeg. In deze publicatie wordt echter niet aangegeven hoe het mestvocht is bereid.

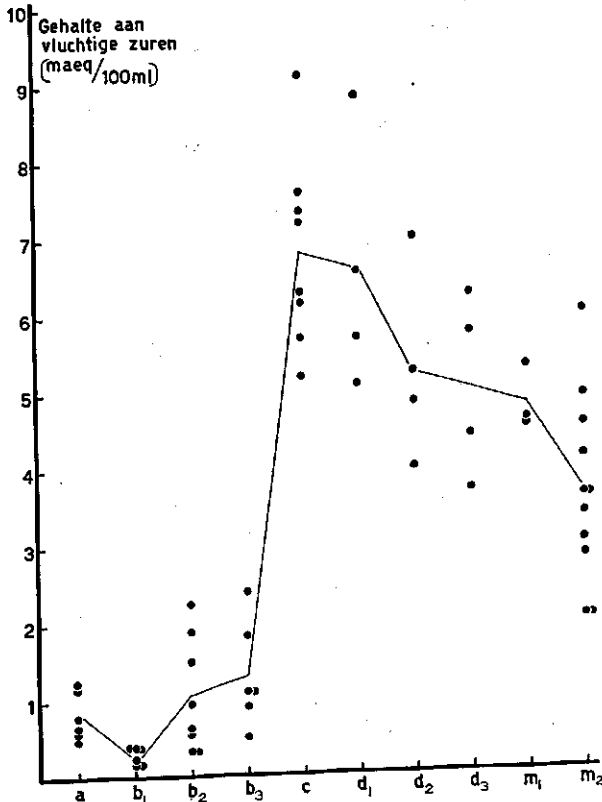
Hoewel uit het bovenstaande geen definitieve conclusies kunnen worden getrokken, blijkt er toch wel uit, dat ook bij koeien, die slappe mest afscheiden, de dikke darm in een aantal gevallen in staat is het gehalte aan opgelost Na van de darminhoud tot hetzelfde peil te verlagen als bij normale koeien. Mogelijk tracht het lichaam zich op deze wijze tegen een te groot verlies van Na teweer te stellen.

Hierboven werd berekend, dat het rund in normale omstandigheden per dag met de mest ongeveer 425 maeq Na uitscheidt. In grammen uitgedrukt wordt voor de vorming van de mest dus gebruikt $425 \times 23 \text{ mg} = 9,8 \text{ g}$, of afgerond 10 g. In 20 kg melk wordt ook ongeveer 10 g Na afgescheiden. Verder is er nog enige Na-uitscheiding met de urine en het zweet. Als wij dit op $\pm 5 \text{ g}$ stellen, dan wordt in totaal ongeveer 25 g Na per dag uitgescheiden. Uit de analysecijfers van sommige grasmonsters, b.v. van kopziektegras (SJOLLEMA, 1931) valt echter te berekenen, dat de Na-opname soms minder is dan 15 g per dag. Men kan zich nu afvragen, hoe het dier in dergelijke omstandigheden zijn Na-evenwicht kan bewaren. Misschien kan de Na-uitscheiding met de mest nog aanzienlijk worden beperkt. Een soortgelijk verschijnsel werd nl. ook bij mensen en honden opgemerkt, die een dieet met een laag gehalte aan Na hadden. Hier begon de terugresorptie van het Na reeds in het laatste gedeelte van de dunne darm, terwijl het Na-gehalte van de inhoud van de dikke darm tot veel lagere waarden daalde dan normaal (FIELD c.s., 1955; ROSS & SPENCER, 1954). De uitscheiding van Na met de faeces was dan ook sterk verminderd. Het darmkanaal schijnt dus in staat te zijn om de terugresorptie van het Na naar gelang der omstandigheden te regelen. Waarschijnlijk zullen bepaalde hormonen, zoals die uit de bijnierschors (de corticosteroiden), hier een belangrijke rol bij spelen. Het zou van belang zijn hiernaar ook bij het rund een nader onderzoek in te stellen. Zou hierbij inderdaad blijken, dat de dikke darm, evenals de nier, deel heeft aan de regeling van de Na-status van het dier, dan zou nader bestudeerd moeten worden hoe nier en darm in dit opzicht samenwerken. Bij dit onderzoek zou ook aandacht geschonken moeten worden aan hormonale invloeden.

5. GEHALTEN AAN ANIONEN

a. Vluchtige zuren

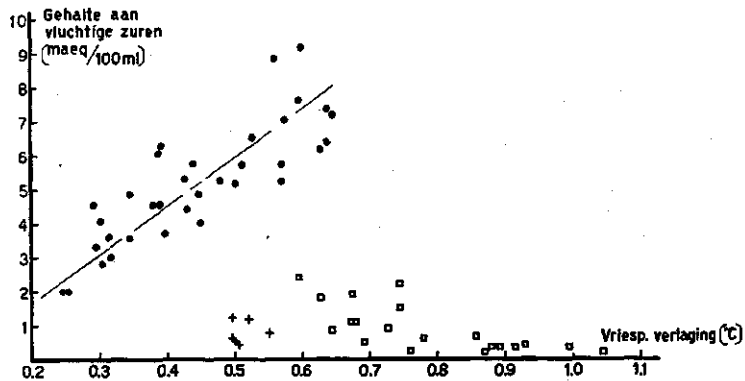
Het verloop van het gehalte aan vluchtige zuren in het darmkanaal wordt weergegeven in grafiek 13.



GRAFIEK 13. Gehalte aan vluchtige zuren van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeeltes van het darmkanaal.
Content of volatile acids of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

In de lebmaag liggen de gehalten aan vluchtige zuren tussen 0,5 en 1,5 maeg per 100 ml. Nadat de gehalten in het begin van de dunne darm gedaald zijn tot beneden 0,5 maeg per 100 ml, volgt in het midden en in het eind van de dunne darm weer een geringe stijging. Waarden hoger dan 2,5 maeg per 100 ml worden in de dunne-darm-inhoud echter niet aangetroffen. In de blinde darm zijn de gehalten plotseling sterk gestegen (5 à 9 maeg per 100 ml). In de dikke darm volgt dan weer een geleidelijke daling. In dit gedeelte van het darmkanaal heeft dus resorptie van vluchtige zuren plaats, evenals in pens en boekmaag.

Uit grafiek 14 blijkt, dat er bij blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en bij mest een positieve, rechtlijnige correlatie bestaat tussen het gehalte aan vluchtige zuren en de v.p.v. Zoals uit de grafieken 13 en 14 valt af te lezen, komt



GRAFIEK 14. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het gehalte aan vluchtige zuren van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Relation between freezing point depression and content of volatile acids of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

□: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)

●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)

+ : lebmaaginhoud (contents of abomasum)

een deel van de afneming van het gehalte aan anionen in de dikke darm, die uit de afneming van het Na-gehalte mocht worden verwacht, dus voor rekening van de vluchtige zuren.

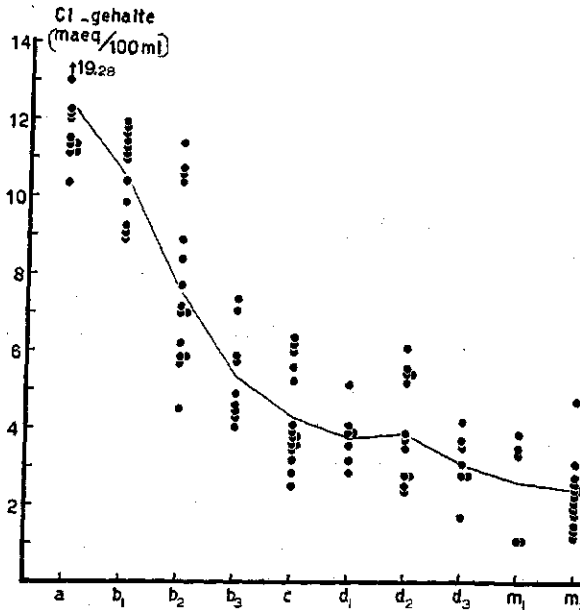
Het gehalte van arterieel runderbloed aan vluchtige vetzuren is zeer laag (maximum $\pm 0,25$ maeq per 100 ml, McClymont, 1951). Het gehalte aan vluchtige zuren in de lebmaaginhoud is dus iets hoger dan dat van het bloed. In het begin van de dunne darm daalt het tot ongeveer het niveau van het bloed; maar in blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest is het gehalte zeer veel hoger dan dat van het bloed. De resorptie van de vluchtige zuren kan dus zonder directe medewerking van een actief proces tot stand komen.

Het beeld, zoals dat in grafiek 13 wordt gegeven van het verloop van de gehalten aan vluchtige zuren in het darmkanaal, komt geheel overeen met de gegevens uit de literatuur. Voor een vergelijking zie men figuur 1 uit de publicatie van Elsdén c.s. (1946). De hoogste gehalten worden gevonden op de plaatsen van de grootste microbiële activiteit (blinde en dikke darm). Bij de onderzoekingen van Boyne c.s. (1956) en van Elsdén c.s. (1946) werden aanwijzingen verkregen, dat in de dikke darm resorptie van vluchtige zuren plaats vindt. De daling van het gehalte aan vluchtige zuren in de dikke darm, die bij ons onderzoek werd geconstateerd, vormt hiervoor een bewijs.

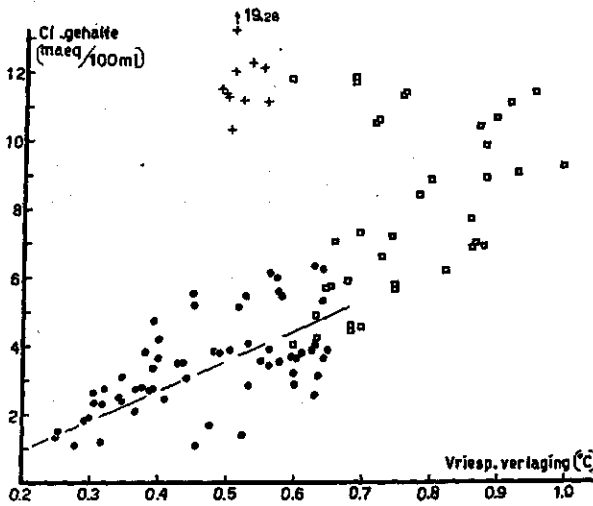
b. Chloor, koolzuur en pH

Grafiek 15 geeft een beeld van het verloop van het Cl-gehalte in het darmkanaal.

In de lebmaag bedraagt het Cl-gehalte gemiddeld 11 à 12 maeq per 100 ml. In het begin van de dunne darm begint het gehalte over het algemeen reeds te dalen. Deze daling zet zich in de gehele dunne darm voort, tot in de blinde darm waarden worden bereikt van ongeveer 3 à 6 maeq per 100 ml. In het verloop van de dikke darm treedt dan nog een geringe verdere daling van het gehalte op.



GRAFIEK 15. Cl-gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Cl content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols of the abscissa: see graph 1.



GRAFIEK 16. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het Cl-gehalte van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Relation between freezing point depression and Cl content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 □: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)
 ●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)
 +: lebmaaginhoud (contents of abomasum)

Zoals uit grafiek 16 blijkt, bestaat er bij blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest een zwakke correlatie tussen het Cl-gehalte en de v.p.v. Een beschouwing van de grafieken 15 en 16 leert, dat de bijdrage, die de daling van het Cl-gehalte in de dikke darm levert tot de daling van het gehalte aan anionen echter slechts gering is.

Wij willen thans het gehalte aan opgelost Cl in de darminhoud vergelijken met dat van het bloedserum. Het Cl-gehalte van het bloedserum bedraagt ongeveer 8 à 10 maeq per 100 ml (ABDERHALDEN, 1906; BROUWER, 1934; OYAERT, 1955). In de lebmaag en het begin van de dunne darm ligt het Cl-gehalte van het perssap van de darminhoud dus boven dat van het bloedserum. In het verdere verloop van de dunne darm daalt het gehalte echter geleidelijk tot beneden dat van het bloedserum. In de inhoud uit het eind van de dunne darm, de blinde darm, de dikke darm en bij de mest is het gehalte aan opgelost Cl steeds lager dan dat van het bloedserum. Terwijl de resorptie in het eerste gedeelte van de dunne darm door diffusie tot stand kan komen, moet het Cl in de rest van het darmkanaal tegen een concentratieverval in worden geresorbeerd.

Het verloop van het gehalte aan totaal- CO_2 in het darmkanaal wordt weergegeven in grafiek 17.

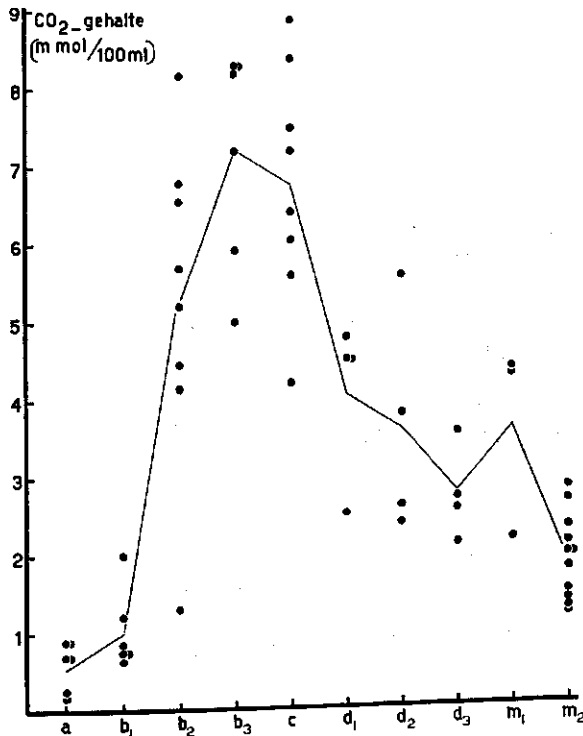
Het gehalte aan totaal- CO_2 is in de lebmaag uiteraard laag (lage pH). Terwijl in het begin van de dunne darm reeds een geringe stijging valt op te merken, treedt de sterkste stijging van het gehalte op in het midden van de dunne darm. Nadat in het eind van de dunne darm of in de blinde darm maximale waarden worden bereikt van gemiddeld ongeveer 7 mmol per 100 ml, daalt het CO_2 -gehalte in het verloop van de dikke darm weer, tot het bij de mest nog ongeveer 1 à 3 mmol per 100 ml bedraagt.

In grafiek 18 is het gehalte aan totaal- CO_2 uitgezet tegen de v.p.v.

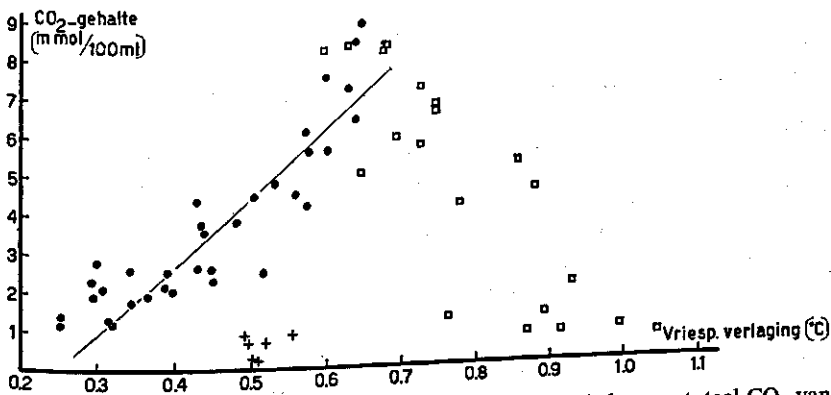
Bij de blinde-darm-inhoud, de dikke-darm-inhoud en de mest blijkt een vrij nauwe, positieve, rechte lijnige correlatie te bestaan tussen beide grootheden. Zoals uit de grafieken 17 en 18 valt af te lezen, draagt de daling van het CO_2 -gehalte in de dikke darm blijkbaar in aanzienlijke mate bij tot de daling van het gehalte aan electrolyten, doordat het CO_2 voor een belangrijk deel in de vorm van HCO_3 aanwezig is.

Vergelijking van het gehalte aan opgelost CO_2 van de darminhoud met dat van het bloedserum leert het volgende. Het gehalte aan totaal- CO_2 van het bloedserum bedraagt ongeveer 2,5 à 3 mmol per 100 ml (BROUWER, 1934; OYAERT, 1955). Hiervan is slechts een gering gedeelte aanwezig in de vorm van vrij koolzuur (fysisch opgelost CO_2 en H_2CO_3), nl. 0,12 à 0,14 mmol per 100 ml; de rest is HCO_3 . Het gehalte aan vrij koolzuur van de perssappen (in de tabellen is alles uitgedrukt als H_2CO_3) is in alle gedeeltes van het darmkanaal en in de mest hoger dan dat van het bloedserum.

Het HCO_3 -gehalte der perssappen is niet rechtstreeks gemeten, maar met behulp van de Henderson-Hasselbalch-vergelijking berekend uit het gehalte aan totaal- CO_2 en de pH. Terwijl het HCO_3 -gehalte in de lebmaag en het begin van de dunne darm veel lager is dan dat van het bloedserum, stijgt het in het midden van de dunne darm tot waarden, die veel hoger zijn dan die van het bloedserum. In de dikke darm daalt het HCO_3 -gehalte over het algemeen enigszins beneden dat van het bloedserum. Op het eerste gezicht zou men zeggen, dat de resorptie van het HCO_3 hier tegen een concentratieverval in plaats moet vinden. Aan het eind van de bespreking van Cl en CO_2 zal echter worden uiteengezet, dat het ook op andere wijze kan worden verklaard.



GRAFIEK 17. Gehalte aan totaal- CO_2 van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Total CO_2 content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.



GRAFIEK 18. Verband tussen de vriespuntsverlaging en het gehalte aan totaal- CO_2 van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Relation between freezing point depression and total CO_2 content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 □: dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)
 ●: blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)
 +: lebmaaginhoud (contents of abomasum)

De pH-waarden van de lebmaaginhoud liggen tussen 3,72 en 5,94. In het verloop van de dunne darm treedt een geleidelijke stijging van de pH in. In het laatste gedeelte van de dunne darm is de darminhoud steeds enigszins alkalisch. In de blinde darm is de pH weer lager; de darminhoud is hier praktisch neutraal. In de dikke darm is de chymus over het algemeen zeer licht zuur en ook de pH van de mest is vrijwel steeds iets beneden 7.

Bij een vergelijking met de literatuurgegevens blijkt, dat de Cl-gehalten van het lebmaagvocht, die bij ons onderzoek bij runderen zijn gevonden, geheel overeenstemmen met die, welke in de lebmaaginhoud van schapen zijn vastgesteld (MASSON & PHILLIPSON, 1952: 10,9 à 13,5 maeq per 100 ml). De pH-waarden zijn bij de door ons onderzochte runderen (3,72 à 5,94) echter hoger dan die, welke door KAPLAN (1926) bij slachtrunderen werden gevonden (2,04 à 4,14).

Het verloop van de gehalten aan Cl en totaal- CO_2 in de dunne darm komt in grote lijnen geheel overeen met de voorspelling, die bij de bespreking van de literatuur (hoofdstuk I, § 7) werd opgesteld. Daar werd gezegd, dat gezien de uitkomsten van de resorptieproeven en gelet op de invloed van het instromen van de spijsverteringssappen mocht worden verwacht, dat het Cl-gehalte van de darminhoud tijdens de passage door de dunne darm geleidelijk zal dalen, terwijl het gehalte aan totaal- CO_2 zal stijgen. Wij willen thans eerst overgaan tot een bespreking van de Cl-gehalten.

In het bovenstaande werd reeds gezegd, dat een eventuele resorptie van Cl in het eerste gedeelte van de dunne darm door diffusie tot stand kan komen; maar in het laatste gedeelte zou de resorptie tegen een concentratieverval in moeten geschieden. Zoals bij de bespreking van de literatuur is gebleken, kwam bij resorptieproeven met eenvoudige zoutoplossingen aan het licht, dat het laatste gedeelte van de dunne darm in tegenstelling met het eerste gedeelte bij honden en ratten in staat is tot resorptie van Cl tegen een concentratieverval in (BURNS & VISSCHER, 1934; INGRAHAM & VISSCHER, 1936, 1938; ROEPKE & VISSCHER, 1939; DENNIS & VISSCHER, 1940; VISSCHER c.s., 1944b; VISSCHER & ROEPKE, 1945b; VISSCHER c.s., 1945; BUDOLFSEN, 1954, 1956).

Bij onderzoeken van SWEET c.s. (1957) en van GOTCH c.s. (1957) werd gevonden, dat ook bij vastende konijnen het Cl-gehalte in de dunne darm beneden dat van het bloedserum daalde. Onderzoeken bij de mens gaven enigszins wisselende uitkomsten. Het Cl-gehalte van de inhoud uit het eind van het ileum kan beneden dat van het bloedserum dalen (WELCH c.s., 1936: Cl-gehalte ileum-inhoud ± 8 maeq per 100 ml en ± 5 maeq per 100 ml water); maar dit is niet steeds het geval (LOCKWOOD & RANDALL, 1949: Cl-gehalte ileum-inhoud 9 à 13,6 maeq per 100 ml).

Het feit, dat het Cl-gehalte van de inhoud uit het eind van de dunne darm ook bij de door ons onderzochte runderen beneden dat van het bloedserum daalt, is echter nog geen klemmend bewijs voor het optreden van Cl-resorptie tegen een concentratieverval in. Zoals immers uit onderzoek van het darmsap bij honden (DE BEER c.s., 1935) is gebleken, wordt in het ileum sap afgescheiden met een Cl-gehalte, dat lager is dan dat van het bloedserum. Het is echter niet waarschijnlijk, dat de daling van het Cl-gehalte van de chymus geheel kan worden verklaard uit de invloed van de darmsap-secretie. Een exacte benadering is hier niet mogelijk, omdat niets bekend is over de hoeveelheid en de samenstelling van het darmsap bij runderen; maar het lijkt aannemelijk, dat het laatste gedeel-

te van de dunne darm bij het rund, net als bij de andere diersoorten, in staat is tot resorptie van Cl tegen een concentratieverval in.

Het gehalte aan totaal- CO_2 vertoont bij runderen in het verloop van de dunne darm een sterke stijging. Er zijn in de literatuur vele aanwijzingen, dat dit verschijnsel zich ook bij ratten, honden en mensen voordoet (KARR & ABBOTT, 1935; ROBINSON, 1943; BUCHER c.s., 1944; PARSONS, 1956; WILSON & KAZYAK, 1957). Deze stijging van het gehalte aan totaal- CO_2 kan tot op zekere hoogte worden verklaard uit het instromen van de spijsverteringssappen. Het valt echter op, dat de stijging van het CO_2 -gehalte in het begin van de dunne darm over het algemeen nog van weinig betekenis is, terwijl in dit darmgedeelte toch de gal en het pancreassap worden afgescheiden. Deze sappen bewerken een geleidelijke neutralisering van de zure massa, welke de lebmaag heeft verlaten. Bij deze neutralisering, die door de volgende vergelijking kan worden voorgesteld: $\text{HCl} + \text{NaHCO}_3 \rightarrow \text{NaCl} + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$, komt CO_2 vrij. Dit CO_2 kan worden geresorbeerd (zie ook de in hoofdstuk I, § 7 beschreven proeven van PARSONS (1956) en van WILSON & KAZYAK (1957), waarbij werd gevonden, dat bij ratten het CO_2 zeer sterk uit het jejunum werd geresorbeerd; zelfs tegen een aanzienlijk concentratieverval in).

Ook het darmsap is voor de stijging van het CO_2 -gehalte van de darminhoud van belang. Darmsap uit het jejunum bevatte 14 à 15 maeq Cl per 100 ml en 0,5 à 3 mmol totaal- CO_2 per 100 ml, maar darmsap uit het ileum bevatte minder Cl (6 à 9 maeq per 100 ml) en meer totaal- CO_2 (7 à 9 mmol per 100 ml) (DE BEER c.s., 1935). Tengevolge van de secretie van dit darmsap zal het CO_2 -gehalte in het laatste gedeelte van de dunne darm stijgen.

Ook het optreden van grotere aantallen microörganismen in het laatste gedeelte van de dunne darm kan een oorzaak zijn van het stijgen van het CO_2 -gehalte.

Een andere mogelijke verklaring voor de stijging van het CO_2 -gehalte in het verloop van de dunne darm is, dat in het laatste gedeelte van de dunne darm een uitwisseling van Cl uit de darminhoud tegen HCO_3 uit het bloed plaats vindt. Een beschouwing van de gehalten aan Cl en HCO_3 in de dunne darm leert nl., dat de daling van het Cl-gehalte gepaard gaat met een ongeveer even grote stijging van het HCO_3 -gehalte. Bij resorptieproeven met honden en ratten, die in de literatuur zijn beschreven (BUCHER c.s., 1950; VISSCHER c.s., 1945; PARSONS, 1956) werd opgemerkt, dat in het ileum het Cl-gehalte daalde en het CO_2 -gehalte steeg; het gehalte aan (Cl + HCO_3) bleef ongeveer constant. BUCHER c.s. en PARSONS besluiten hieruit, dat hoogstwaarschijnlijk een uitwisseling van Cl tegen HCO_3 door de darmwand in het spel is. Het lijkt ons echter, dat de uitkomsten van hun proeven even goed verklaard kunnen worden uit de invloed van het instromen van darmsap met een samenstelling zoals dat van het ileumsap van honden (DE BEER c.s., 1935). Het gelijkblijven van het gehalte aan (Cl + HCO_3), hetwelk ook bij ons onderzoek werd geconstateerd, is dus geen direct bewijs voor het optreden van uitwisseling van Cl tegen HCO_3 ; maar wij mogen de mogelijkheid, dat een dergelijke uitwisselingsreactie inderdaad plaats heeft, ook niet uitsluiten. Hoe deze uitwisseling, waarbij Cl tegen een concentratieverval in het darmlumen verlaat en HCO_3 , eveneens tegen een concentratieverval in, uit het bloed in het darmlumen treedt, tot stand zou komen, is niet duidelijk.

Ook de pH-waarden in de verschillende gedeelten van de dunne darm komen geheel met de verwachting overeen: in het begin van de dunne darm wordt de

zure chymus uit de lebmaag geleidelijk geneutraliseerd (RAYNAUD, 1955); in het eind van de dunne darm is de chymus enigszins alkalisch (rat: ROBINSON, 1935, PARSONS, 1956; hond: ROBINSON, 1935, ROBINSON c.s., 1943, BUCHER c.s., 1950; varken: MØLLGAARD, 1947; mens: KARR & ABBOTT, 1935, BUCHER c.s., 1944; DUKES, 1947).

Gaan wij thans over tot een bespreking van de gehalten aan Cl en totaal- CO_2 in de dikke darm. In dit darmgedeelte daalt het gehalte aan opgelost Cl nog een weinig. Ook hier heeft dus resorptie van Cl plaats tegen een concentratieverval in. Dit vermogen tot resorptie van Cl tegen een concentratieverval in bleek de dikke darm ook bij andere diersoorten te bezitten (GOLDSCHMIDT & DAYTON, 1919; D'AGOSTINO c.s., 1953; BUDOLFSEN, 1954, 1956).

Tevens kwam uit de literatuur naar voren, dat ook in de dikke darm, die met normale chymus is gevuld, bij mens en konijn een resorptie van Cl optreedt (WELCH c.s., 1936; STEGGERDA, 1944; SWEET c.s., 1957; GOTCH c.s., 1957). Volgens berekeningen van LAVIETES (1935) en van GOTCH c.s. (1957) zal deze Cl-resorptie somtijds leiden tot een daling van het Cl-gehalte tot beneden dat van het bloedserum.

Behalve de resorptie van Cl treedt in de dikke darm ook een aanzienlijke resorptie van CO_2 op. In tegenstelling met hetgeen in het laatste gedeelte van de dunne darm het geval is, blijft in de dikke darm het gehalte aan (Cl + HCO_3) niet constant, maar het daalt. Uit de literatuur is over de lotgevallen van het CO_2 in de dikke darm zeer weinig bekend. Gegevens over de CO_2 -gehalten in met normale chymus gevulde darm hebben wij niet kunnen vinden. Bij resorptieproeven in het colon van honden en ratten (D'AGOSTINO c.s., 1953; PARSONS, 1956) werd echter gevonden, dat het gehalte aan totaal- CO_2 tot boven dat van het bloed steeg of ongeveer gelijk bleef aan dat van het bloed; een daling van het gehalte tot beneden dat van het bloed werd bij geen van beide onderzoekingen opgemerkt.

Over het mechanisme, dat verantwoordelijk is voor de resorptie van Cl en CO_2 in de dikke darm, is niets met zekerheid te zeggen. Misschien is het zo, dat de Na-ionen, die uit het darmlumen in het bloed treden, een aequivalente hoeveelheid anionen meeslepen. De verhouding tussen de hoeveelheden van de verschillende anionen (Cl, HCO_3 en anionen van vluchtige zuren), die op een dergelijke wijze uit het darmlumen verdwijnen, zou dan afhankelijk zijn van de snelheid, waarmee deze anionen door de darmwand kunnen permeëren. Het is verleidelijk om ter verklaring van de resorptie der anionen uit de dikke darm de invloed van een soortgelijk mechanisme aan te nemen als door DOBSON & PHILLIPSON (1954, 1958), DOBSON (1955) en PHILLIPSON (1955) bij de pens is aangetoond. Deze onderzoekers vonden nl., dat er een elektrisch potentiaalverschil bestaat tussen de pensinhoud en het bloed; de pensinhoud was negatief t.o.v. het bloed. Dit potentiaalverschil wordt misschien veroorzaakt door de beweging van de Na-ionen uit de pens naar het bloed. Men kan zich nu indenken, dat ook in de dikke darm iets dergelijks plaats vindt: de Na-ionen treden sneller door het darmepithelium dan de anionen kunnen volgen; diengevolge zou een potentiaalverschil tussen darminhoud en bloed kunnen ontstaan. Is de invloed van dit potentiaalverschil groter dan de invloed van het concentratieverschil, dan zou de resorptie van Cl en HCO_3 tegen een concentratieverval in op eenvoudige wijze verklaard kunnen worden zonder dat het nodig is de invloed van actieve, specifiek op het Cl- en het HCO_3 -ion werkende krachten aan te nemen. Er moet op worden gewezen, dat deze opvatting, wat de dikke darm

betreft, geheel hypothetisch is, daar niet bekend is of er inderdaad een elektrisch potentiaalverschil tussen dikke-darm-inhoud en bloed bestaat. Het aantrekkelijke van deze hypothese is echter, dat men slechts de aanwezigheid van één actief resorptie-mechanisme in de dikke darm, nl. dat voor Na, behoeft aan te nemen; de resorptie van Cl en HCO_3 zou dan verklaard kunnen worden uit de invloed van louter fysische krachten.

De resorptie van CO_2 uit de dikke darm kan ook nog op andere wijze worden verklaard. Het gehalte aan vrij koolzuur (fysisch opgelost $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3$) van het perssap van de dikke-darm-inhoud is aanzienlijk hoger dan dat van het bloedserum, nl. gemiddeld $\pm 0,5$ mmol per 100 ml tegen 0,12 à 0,14 mmol per 100 ml. Nu zal de koolzuurspanning in darminhoud en bloed zich op hetzelfde niveau trachten in te stellen; d.w.z. CO_2 zal vanuit het darmlumen door de darmwand naar het bloed diffunderen. Dientengevolge zal de evenwichtsreactie $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{HCO}_3$ naar links verschuiven en de hoeveelheid HCO_3 in de darminhoud neemt af. Doordat het concentratieverval voor vrij koolzuur hier tegengesteld gericht is aan dat voor HCO_3 en totaal- CO_2 , zal de resorptie van HCO_3 en totaal- CO_2 schijnbaar tegen een concentratieverval in verlopen, terwijl het proces in werkelijkheid door normale diffusie van CO_2 tot stand komt.

c. Anorganisch fosfaat

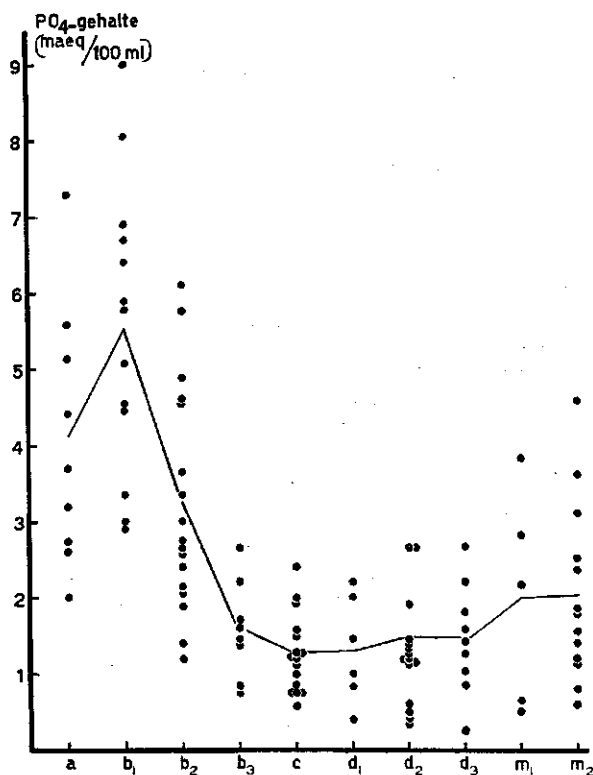
De waarden voor het gehalte aan anorganisch fosfaat van het perssap van de inhoud uit verschillende gedeelten van het darmkanaal en van de mest zijn weergegeven in grafiek 19.

In lebmaag, begin dunne darm en midden dunne darm vertonen de waarden een sterke spreiding. In de lebmaag lopen de gehalten uiteen van 2 tot 7,5 maeq per 100 ml. In het begin van de dunne darm zijn de gehalten veelal nog iets hoger; maar in het midden van de dunne darm treedt een daling in. Deze zet zich in het eind van de dunne darm voort tot de waarden in de blinde darm steeds lager zijn dan 2,5 maeq per 100 ml. In de dikke-darm-inhoud blijven de waarden ongeveer op hetzelfde niveau, maar in de mest is de spreiding weer groot en hier komen gehalten van meer dan 3 maeq per 100 ml voor.

Uit een beschouwing van de grafieken 1 en 19 blijkt, dat de vermindering van de v.p.v. in de dikke darm niet gepaard gaat met een daling van het gehalte aan anorganisch fosfaat.

Het gehalte aan anorganisch fosfaat van het bloedserum van runderen bedraagt, aannemende dat alle anorganisch fosfaat aanwezig is als driewaardig PO_4 -ion, ongeveer 0,4 à 0,9 maeq per 100 ml (MAYNARD, 1947; BOOGAERDT, 1954). De gehalten aan anorganisch fosfaat in het perssap van de inhoud uit de lebmaag en het eerste gedeelte van de dunne darm liggen dus aanzienlijk boven die van het bloed, doch ook in de rest van het darmkanaal zijn de gehalten over het algemeen hoger. Voor de resorptie van het anorganisch fosfaat uit het darmkanaal behoeft dus over het algemeen geen concentratie-gradient overwonnen te worden.

In de literatuur zijn geen gegevens gevonden over de gehalten aan opgelost anorganisch fosfaat in de darminhoud. Wat betreft de lebmaag is een vergelijking mogelijk met de gehalten bij schapen. Bij een onderzoek van GARTON (1951) werd nl. gevonden, dat bij 7 schapen de gehalten aan opgelost anorganisch fosfaat in lebmaaginhoud 3,4 à 5,6 maeq per 100 ml bedroegen. Dit zijn waar-



GRAFIEK 19. Gehalte aan anorganisch fosfaat van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Inorganic phosphate content of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

den, welke redelijk goed overeenkomen met de gehalten, welke bij ons onderzoek bij runderen zijn gevonden.

Hetzelfde wat in § 4 a voor Ca en Mg werd opgemerkt, geldt ook voor het anorganisch fosfaat. Doordat het gehalte aan opgelost anorganisch fosfaat in de darminhoud niet alleen wordt bepaald door resorptie en secretie, maar ook door de verschillende factoren, welke de oplosbaarheid van de fosfaten beïnvloeden, kan het verloop van de PO₄-gehalten ons geen betrouwbare aanwijzingen geven over de plaats, waar de resorptie en secretie plaats vinden.

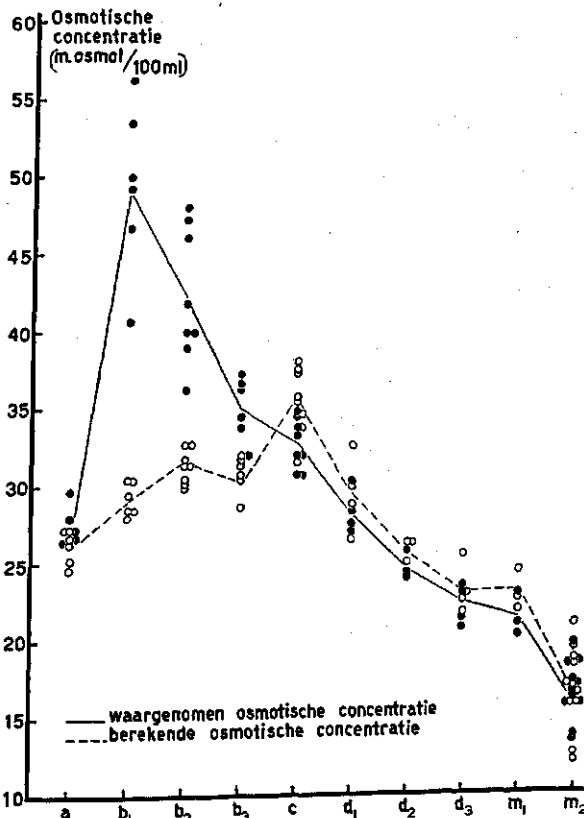
d. Sulfaat

De hoeveelheid sulfaat, die in de darmvloeistof is opgelost, levert over het algemeen slechts een te verwaarlozen bijdrage tot de osmotische waarde. In de lebmaag en het begin van de dunne darm zijn de gehalten in de asoplossing van het perssap practisch = 0. In het verdere verloop van de dunne darm treedt enige stijging van het gehalte op; maar de gehalten in de blinde darm zijn over het algemeen weer lager. In de dikke-darm-inhoud en in de mest konden veelal weer iets hogere waarden worden vastgesteld.

Aangezien het niet zeker is, dat het in de asoplossing bepaalde sulfaat in het oorspronkelijke perssapp geheel in anorganische vorm voorkomt en in aanmerking nemende de quantitatief zeer geringe bijdrage tot de osmotische waarde, zal een nadere bespreking achterwege worden gelaten.

6. BEREKENDE OSMOTISCHE CONCENTRATIE

Bij elk perssapp moet de som van de gehalten aan kationen (uitgedrukt in maeq per 100 ml) gelijk zijn aan die der anionen (eveneens uitgedrukt in maeq per 100 ml). Bij de perssappen van de lebmaaginhoud lopen de gehalten aan kationen en die aan anionen over het algemeen niet veel uiteen. In de andere afdelingen van het maagdarmkanaal echter is het gehalte aan kationen practisch steeds hoger dan het gehalte aan anionen; het verschil loopt uiteen van 0 tot $\pm 2,5$ maeq per 100 ml. Kennelijk komen er nog door ons niet bepaalde anionen in de perssappen voor. Bij een aantal perssappen is onderzocht of dit

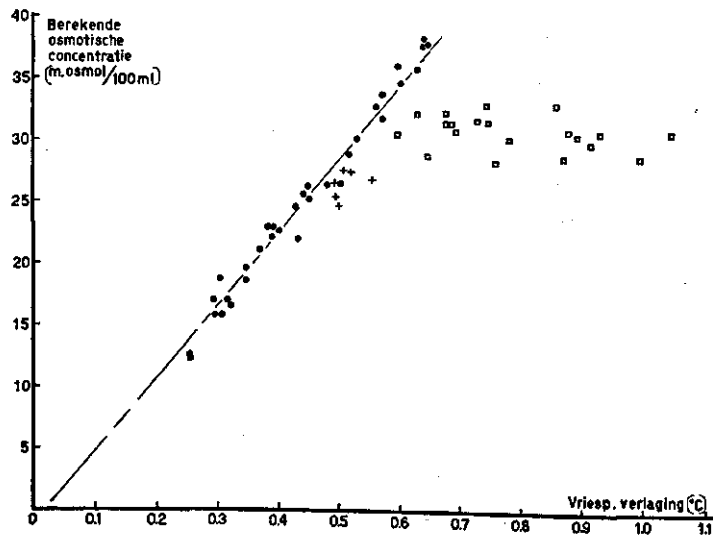


GRAFIEK 20. De waargenomen en de berekende osmotische concentratie van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.
Observed (—) and calculated (---) osmotic concentration of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.
 Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.
 For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

mogelijk NO_3 en/of NO_2 zou kunnen zijn. NO_3 noch NO_2 bleek echter in noemenswaardige hoeveelheden aanwezig te zijn. Ook bestaat de mogelijkheid, dat een gedeelte van de kationen, b.v. Ca en Mg, aan organische stoffen, zoals eiwitten, is gebonden.

De waarden voor de berekende en de waargenomen osmotische concentratie van de darmvloeistof uit de verschillende gedeelten van het darmkanaal en van het mestvocht zijn in grafiek 20 weergegeven.

In de lebmaag is de waargenomen osmotische concentratie slechts weinig groter dan de berekende. Dit betekent, dat de osmotische waarde van de lebmaaginhoud voor een zeer groot deel aan de door ons bepaalde bestanddelen kan worden toegeschreven. In het begin en het midden van de dunne darm lopen beide grootheden echter sterk uiteen. Terwijl de berekende osmotische concentratie van waarden van ongeveer 25 à 28 m.osmol per 100 ml in de lebmaag geleidelijk stijgt tot waarden van 30 à 33 m.osmol per 100 ml in het midden van de dunne darm, vertoont de waargenomen osmotische concentratie in het begin van de dunne darm een stijging tot gemiddeld ongeveer 50 m.osmol per 100 ml, waarna weer een geleidelijke daling intreedt. Dit uiteenlopen van beide grootheden in het eerste gedeelte van de dunne darm is volkomen verklaarbaar als men bedenkt, dat de osmotische waarde van de darminhoud in dit gedeelte van het darmkanaal voor een aanzienlijk deel wordt veroorzaakt door organische stoffen, welke niet door ons zijn bepaald (zie § 3). In het eind van de dunne darm zijn beide grootheden elkaar al weer vrij dicht genaderd en in de



GRAFIEK 21. Verband tussen de vriespuntsverlaging en de berekende osmotische concentratie van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

Relation between freezing point depression and calculated osmotic concentration of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

- : dunne-darm-inhoud (contents of small intestine)
- : blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest (contents of caecum and large intestine and faeces)
- + : lebmaaginhoud (contents of abomasum)

blinde darm is de berekende osmotische concentratie steeds iets hoger dan de waargenomen osmotische concentratie. In de dikke-darm-inhoud en in de mest blijft de berekende osmotische concentratie gemiddeld steeds een weinig groter dan de waargenomen osmotische concentratie.

Zoals reeds in hoofdstuk II, § 3n is besproken, behoeft gelijkheid van berekende en waargenomen osmotische concentratie nog niet te betekenen, dat de osmotische waarde der perssappen geheel aan de door ons bepaalde bestanddelen kan worden toegeschreven. De veronderstellingen, die bij de berekening van de osmotische concentratie uit de bijdragen van de afzonderlijke bestanddelen werden gemaakt, zullen resulteren in een te grote waarde voor de berekende osmotische concentratie. De grootte van de fout, die hier wordt gemaakt, is niet bekend. Wel werd reeds bij de bespreking van de v.p.v. en het geleidingsvermogen opgemerkt, dat de osmotische waarde van de blinde-darm-inhoud, de dikke-darm-inhoud en de mest zo al niet geheel dan toch voor het overgrote deel door de electrolyten wordt veroorzaakt. Ook het feit, dat de berekende osmotische concentratie hier over het algemeen wat hoger is dan de waargenomen osmotische concentratie wijst er op, dat in blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest slechts weinig door ons niet bepaalde osmotisch actieve bestanddelen voorkomen.

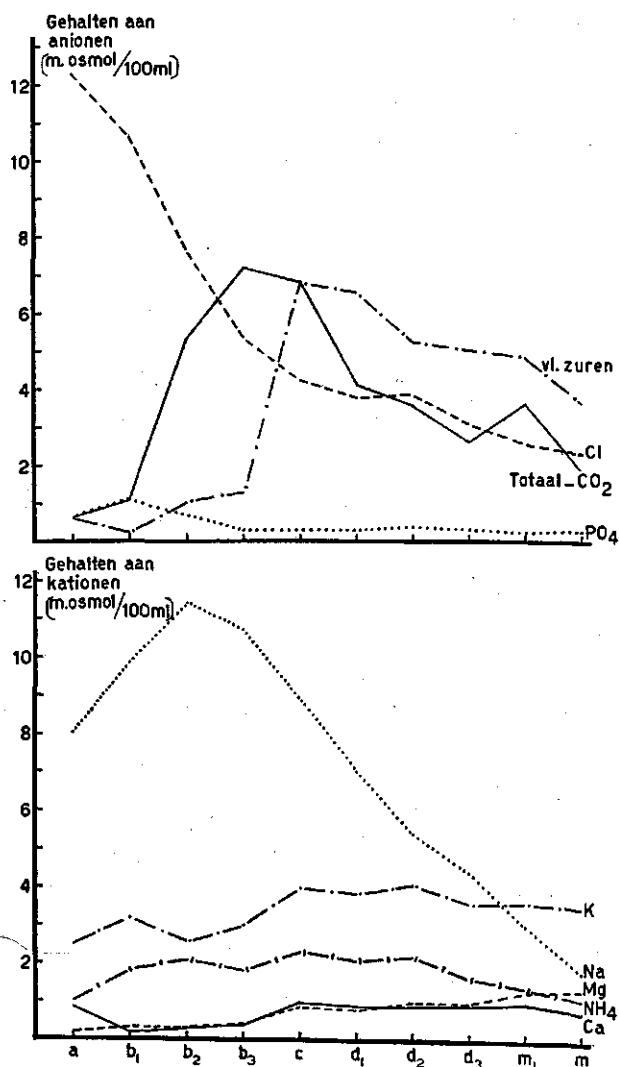
In grafiek 21 is de berekende osmotische concentratie uitgezet tegen de v.p.v. Terwijl bij de dunne darm van enig verband tussen beide grootheden geen sprake is, bestaat er bij blinde-darm-inhoud, dikke-darm-inhoud en mest een nauwe, rechtlijnige, positieve correlatie tussen deze twee.

7. BESLUIT

In hoofdstuk III werd reeds vermeld, waarom tegen het gebruik van willekeurige slachtkoeien bezwaren kunnen worden aangevoerd. Vergelijken wij nu echter de uitkomsten van het onderzoek van dit slachthuis-materiaal (koe 1 t/m 14) met die van de koeien, die tot aan het slachten onder volkomen normale omstandigheden verbleven (koe 15 en 16), dan blijken er geen wezenlijke verschillen te bestaan. Het enige duidelijke verschil is, zoals ook reeds in hoofdstuk III werd aangegeven, dat de „mest” van de slachthuis-koeien veelal eigenlijk nog geen mest is. Allerlei veranderingen, die normaal in de dikke darm optreden (verhoging droge-stof-gehalte darminhoud; afneming v.p.v., geleidingsvermogen en asgehalte; daling gehalten aan Na, CO₂ en vluchtige zuren) en die in de normale mest het duidelijkst tot uiting komen, zijn in de mest van de slachthuis-koeien nog minder ver voortgeschreden. De mest van de slachtkoeien staat over het algemeen qua samenstelling tussen de normale inhoud uit het eind van de dikke darm en de normale mest in.

Een ander bezwaar, dat tegen dit onderzoek kan worden aangevoerd, is, dat de samenstelling van de darminhoud in de tijd, die verloopt tussen de dood van de koe en het plaatsen van de darminhoud in de koelkast, veranderingen kan ondergaan. De oorzaken van mogelijke post-mortale veranderingen in de samenstelling van de darminhoud zijn reeds in hoofdstuk III vermeld. Hoewel over de grootte van deze fout niets met zekerheid kan worden gezegd, moet toch het volgende worden opgemerkt. De sterke stijging van de v.p.v. in de dunne darm kan inderdaad voor een deel, maar stellig niet geheel door post-mortale invloeden worden veroorzaakt; maar het verloop in de dikke darm komt geheel overeen met de verwachting, gegrond op de uitkomsten van bepalingen in normale mest. De gehalten aan vluchtige zuren in de verschillende gedeelten

van het darmkanaal zijn volkomen vergelijkbaar met die, welke bij andere onderzoeken bij het rund werden gevonden. Het verloop van de gehalten aan Na, Cl, CO₂ en van de pH in de dunne darm komt in grote lijnen geheel overeen met wat bij andere diersoorten bij resorptieproeven en onderzoek van met normale chymus gevulde darm werd gevonden. De daling van de gehalten aan de bovengenoemde bestanddelen in de dikke darm sluit geheel aan bij de waar-



GRAFIEK 22. De gehalten aan de verschillende kationen en anionen van de perssappen van mest en van darminhoud, afkomstig uit verschillende gedeelten van het darmkanaal.

The contents of the different cations and anions of the press-juices of faeces and of intestinal contents from various parts of the intestine.

Voor de betekenis der tekens bij de abscis: zie grafiek 1.

For the meaning of the symbols at the abscissa: see graph 1.

den van deze gehalten, die bij onderzoek van normale mest werden gevonden. Wat het Na betreft zijn ook in de literatuur onderzoekingen bij andere diersoorten beschreven, waarbij een dergelijke daling van het gehalte in de dikke darm werd vastgesteld. Ook voor het Cl bestaan er aanwijzingen in deze richting. Over het geheel genomen geloven wij dan ook niet, dat de waarden voor de gehalten aan bovengenoemde bestanddelen belangrijk door post-mortale veranderingen zijn beïnvloed. Wat de gehalten aan de andere bestanddelen betreft, hierover is weinig met zekerheid te zeggen, omdat een vergelijking met literatuurgegevens niet mogelijk is. Gezien het feit, dat de gehalten aan de eerstgenoemde bestanddelen wel betrouwbaar zijn, mogen wij aannemen, dat dit ook bij de laatstgenoemde het geval zal zijn.

Om een indruk te krijgen welke bestanddelen in de verschillende gedeelten van het darmkanaal van belang zijn voor de grootte van de osmotische waarde van de darminhoud, is grafiek 22 samengesteld. In deze grafiek zijn de gehalten aan de door ons bepaalde bestanddelen alle uitgedrukt in m.osmol per 100 ml.

De belangrijkste osmotisch actieve bestanddelen van de lebmaaginhoud zijn Na en Cl. Daarnaast is ook de hoeveelheid K van enig belang. De bijdragen van Ca, Mg, NH_4 , totaal- CO_2 , vluchtige zuren en fosfaat zijn gering.

Zoals reeds eerder werd beschreven veroorzaken organische niet-electrolyten in het eerste deel van de dunne darm een sterke stijging van de osmotische waarde van de darminhoud. Daarnaast leveren Na en Cl hier een zeer belangrijke bijdrage tot de osmotische waarde. De bijdrage van K en NH_4 is veel minder groot. Ca, Mg, totaal- CO_2 , vluchtige zuren en fosfaat zijn van weinig belang. Ook in het laatste deel van de dunne darm is het belangrijkste kation weer het Na, terwijl ook K en NH_4 van enig belang zijn. De bijdrage van het Cl is sterk gedaald, maar gelijktijdig is de invloed van het totaal- CO_2 in ongeveer gelijke mate toegenomen. De hoeveelheden Ca, Mg, vluchtige zuren en fosfaat leveren slechts een geringe bijdrage tot de osmotische waarde.

In de blinde-darm-inhoud, waar de osmotische waarde weer vrijwel geheel kan worden verklaard uit de aanwezigheid van de door ons bepaalde bestanddelen, is de hoeveelheid Na nog zeer aanzienlijk; maar ook de hoeveelheden K en NH_4 zijn van belang. Van de anionen leveren vooral totaal- CO_2 , vluchtige zuren en in iets mindere mate Cl belangrijke bijdragen tot de osmotische waarde. De bijdragen van Ca, Mg en fosfaat zijn vrij gering.

In de dikke darm blijven de bijdragen, die K, NH_4 , Ca en Mg tot de osmotische waarde van de darminhoud leveren, absoluut genomen ongeveer gelijk, maar hun aandeel stijgt relatief; het aandeel van het Na neemt absoluut en relatief snel af. In de mest, waar de osmotische waarde ook weer voor het overgrote deel uit de aanwezigheid van de door ons bepaalde bestanddelen kan worden verklaard, is de bijdrage van het K gemiddeld zelfs groter dan die van het Na. De daling van het Na-gehalte in de dikke darm gaat gepaard met een daling van de gehalten aan anionen, te weten HCO_3 , anionen van vluchtige zuren en Cl. De daling van het gehalte aan totaal- CO_2 verloopt sneller dan de daling van de gehalten aan Cl en vluchtige zuren. In de mest zijn van de anionen die der vluchtige zuren de belangrijkste, gevolgd door Cl en HCO_3 . De bijdrage, die fosfaat levert aan de osmotische waarde, is gering.

SAMENVATTING

Aan de hand van 60 monsters werd aangetoond, dat rundermest vrij sterk hypotonisch is t.o.v. het bloed; de vriespuntsverlaging van de mest bedroeg nl. gemiddeld $0,350\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,0061$, die van het bloed bedraagt $0,585$ à $0,595\text{ }^{\circ}\text{C}$. Er werden geen aanwijzingen gevonden, dat er wat betreft de osmotische waarde van de mest noemenswaardige verschillen bestaan tussen stal- en weideperiode.

Deze waarnemingen waren de aanleiding een onderzoek in te stellen naar de osmotische waarde van de darminhoud in de verschillende gedeelten van het darmkanaal. Daarbij werd tevens nagegaan, welke bestanddelen voor de osmotische waarde van de darminhoud en de mest verantwoordelijk zijn. Hiertoe zijn in het perssap van de darminhoud en de mest bepalingen verricht van de gehalten aan calcium, magnesium, ammoniak, natrium, kalium, chloor, totaal-koolzuur, anorganisch fosfaat, sulfaat en vluchtige zuren. Tenslotte zijn aan de hand van deze gehalte-cijfers enige conclusies getrokken omtrent de resorptie van enkele van deze bestanddelen.

In hoofdstuk I is aan de hand van de literatuur een overzicht gegeven van de osmotische verhoudingen en het gedrag van de bovenvermelde bestanddelen in het darmkanaal. Hierbij is vooral aandacht geschonken aan natrium, kalium, chloor en koolzuur. Het bleek, dat gegevens over de samenstelling van de darminhoud bij de herkauwers schaars zijn; wij hebben bij de literatuurbespreking dan ook overwegend gebruik moeten maken van gegevens, die waren verkregen bij ratten, honden, konijnen, mensen, etc.

In hoofdstuk II zijn de door ons gebruikte methoden besproken. Voor de bepaling van de vriespuntsverlaging en de gehalten aan enige opgeloste bestanddelen van darminhoud en mest werd een methode ontwikkeld, waarbij de opgeloste bestanddelen geheel van de onopgeloste worden gescheiden. Hierbij worden darminhoud en mest onder druk door cellofaanpapier uitgeperst. In het heldere perssap, dat aldus wordt verkregen, zijn de nodige bepalingen uitgevoerd.

In hoofdstuk III zijn de uitkomsten vermeld van het onderzoek van mest en series van monsters darminhoud, die bij 16 koeien uit verschillende gedeelten van het darmkanaal werden verkregen.

In hoofdstuk IV zijn de uitkomsten van het onderzoek besproken en vergeleken met de gegevens uit de literatuur. De belangrijkste uitkomsten zijn de volgende.

De lebmaaginhoud is enigszins hypotonisch t.o.v. het bloed. De belangrijkste osmotisch actieve bestanddelen zijn hier Na en Cl.

In het begin van de dunne darm neemt de osmotische waarde van de darminhoud sterk toe. Uit het verloop van het elektrische geleidingsvermogen en het gehalte aan organische stof van de perssappen valt af te leiden, dat deze hypertonie niet wordt veroorzaakt door toename van de hoeveelheid opgeloste electrolyten, maar door hoge gehalten aan organische niet-electrolyten. Vermoedelijk zijn dit voor een groot deel bestanddelen uit het voedsel, die door inwerking van de spijsverteringsenzymen in oplossing zijn gegaan. Ook het Na en het Cl zijn hier voor de osmotische waarde van veel belang.

In het verdere verloop van de dunne darm daalt de osmotische waarde van de darminhoud geleidelijk weer en in de blinde darm heerst ongeveer isotonie t.o.v. het bloed. Gelijktijdig met de vermindering van de osmotische waarde in het laatste gedeelte van de dunne darm daalt ook het gehalte aan opgeloste organische stoffen en in de blinde darm kan de osmotische waarde van de darm-

inhoud vrijwel volledig worden verklaard uit de aanwezigheid van de door ons bepaalde bestanddelen. In het laatste gedeelte van de dunne darm en in de blinde darm levert het Na eveneens een belangrijke bijdrage tot de osmotische waarde, terwijl ook het K en het NH_4 van enig belang zijn. De bijdrage van het Cl is geleidelijk afgenomen, maar die van het totaal- CO_2 is in ongeveer gelijke mate gestegen. In de blinde darm leveren bovendien de vluchtige zuren een zeer belangrijke bijdrage tot de osmotische waarde.

In de dikke darm begint de osmotische waarde van de darminhoud geleidelijk te verminderen en daalt beneden die van het bloed. De vriespuntsverlaging van de mest ligt over het algemeen tussen 0,250 en 0,400 °C. De tot nu toe allerwegen gehuldigde opvatting, dat in het darmkanaal steeds een streven zou bestaan naar een osmotisch evenwicht tussen darminhoud en bloed, kan in zijn algemeenheid dus niet langer worden gehandhaafd. In de dikke darm van het rund is van een dergelijk streven nl. niets te bespeuren; de chymus wordt tijdens de passage door de dikke darm in steeds sterkere mate hypotonisch. De vermindering van de osmotische waarde van de darminhoud tijdens de passage door de dikke darm wordt vrijwel geheel veroorzaakt door een afneming van de hoeveelheid opgeloste anorganische elektrolyten. In de dikke darm heeft ook resorptie van water plaats; maar deze verloopt niet zo snel als de resorptie van de anorganische elektrolyten; diensgevolge vermindert de osmotische waarde van de darminhoud. Wat de kationen betreft is het vooral de sterke daling van het gehalte aan opgelost Na, die verantwoordelijk is voor het ontstaan van hypotonie in de dikke darm. Terwijl het Na-gehalte in de dunne darm ongeveer gelijk is aan dat van het bloedserum, daalt het in de dikke darm tot ver beneden dat van het bloedserum. Zo bedraagt het gehalte in de mest gemiddeld nog slechts 1/7 van dat van het bloedserum. Daarnaast is ook de daling van het NH_4 -gehalte van enig belang. Tegelijk met de gehalten aan kationen (Na en NH_4) dalen ook de gehalten aan enige anionen, te weten HCO_3 , Cl en anionen van de vluchtige zuren.

Ook de osmotische waarde van de dikke-darm-inhoud en van de mest kan bijna geheel worden verklaard door de door ons bepaalde bestanddelen. In het eerste gedeelte van de dikke darm levert het Na nog een belangrijke bijdrage tot de osmotische waarde; maar in het verdere verloop hiervan neemt deze zowel absoluut als relatief snel af. Bij de mest draagt van de kationen het K het meeste tot de osmotische waarde bij; de bijdragen van Na, NH_4 , Ca en Mg zijn ongeveer gelijk. Van de anionen zijn die der vluchtige zuren de belangrijkste, gevolgd door Cl en HCO_3 .

Eén der belangrijkste uitkomsten van dit onderzoek is wel, dat het gedrag van het Na in het darmkanaal van het rund veel duidelijker is geworden. Vooral de rol, die de dikke darm speelt bij de terugresorptie van het Na, is duidelijk aan het licht getreden. Ook bij andere diersoorten en bij de mens is een dergelijke functie van de dikke darm bekend; maar bij het rund was hierover nog geen onderzoek verricht.

In het maagdarmkanaal van het rund zijn twee gedeelten aan te wijzen, waar terugresorptie van Na plaats vindt. Het Na, dat met het speeksel in de pens geraakt, wordt voor een deel in de boekmaag weer geresorbeerd (OYAERT, 1955). Bij de terugresorptie van de grote hoeveelheden Na, die met de andere spijsverteringssappen in het darmkanaal worden uitgestort, speelt blijkens ons onderzoek de dikke darm een belangrijke rol. Bij de terugresorptie in de dikke

darm kan een aanzienlijk concentratieverval worden overwonnen; de verhouding der concentraties in darmlumen en bloedserum kan b.v. 1:28 bedragen.

Een ruwe schatting leerde, dat in de dikke darm van de door ons onderzochte dieren per dag ± 64 g Na werd geresorbeerd. Bedenkt men, dat de Na-behoefte van een koe van 500 kg, die 20 kg melk per dag geeft, op ± 23 g per dag kan worden gesteld, dan is het belang van de Na-resorptie in de dikke darm zonder meer duidelijk.

De uitkomsten van dit onderzoek geven geen uitsluitsel omtrent het gedeelte van het darmkanaal, waar de K-resorptie plaats vindt. De resorptie van dit mineraal kan in het gehele darmkanaal door diffusie tot stand komen, want het gehalte aan opgelost K in het darmlumen is steeds aanzienlijk hoger dan dat van het bloedserum. Waarschijnlijk is het zo, dat over de gehele lengte van het darmkanaal resorptie van K plaats vindt. De resorptie van K in de dikke darm is veel minder intensief dan die van Na.

De terugresorptie van het Cl, dat met het maagsap en de andere spijsverteringssappen in het darmlumen wordt afgescheiden, komt in de dunne darm en in de dikke darm tot stand. Ook bij deze terugresorptie moet een concentratieverval worden overwonnen.

In het maagdarmkanaal zijn twee plaatsen aan te wijzen, waar resorptie van koolzuur plaats vindt. Het bicarbonaat, dat met het speeksel in de pens geraakt, wordt voor een deel in de boekmaag weer geresorbeerd (OYAERT, 1955). In de dunne darm wordt wederom veel koolzuur (bicarbonaat) in het darmlumen afgescheiden. De terugresorptie van dit bicarbonaat, dat voor een deel van de spijsverteringssappen afkomstig is en voor een ander deel misschien bij uitwisseling tegen Cl in het darmlumen geraakt, geschiedt hoofdzakelijk in de dikke darm.

Het verloop van de gehalten aan vluchtige zuren, zoals dat bij ons onderzoek is gevonden, komt geheel met de literatuurgegevens overeen. De vluchtige zuren, die in de pens worden gevormd, worden voor het overgrote deel reeds in pens en boekmaag geresorbeerd. De in de blinde darm en de dikke darm gevormde zuren worden voor een deel in de dikke darm geresorbeerd en voor een ander deel met de mest verwijderd.

Over het gedrag van Ca, Mg, NH_4 en anorganisch fosfaat zijn weinig nieuwe gezichtspunten naar voren gekomen. In tegenstelling met de voormagen, waar het NH_4 -gehalte tot aanzienlijke hoogte kan stijgen, ligt dit gehalte in lebmaag en darm steeds op ongeveer hetzelfde, vrij lage niveau. Van enig verband tussen NH_4 -gehalte en microbiële activiteit valt niets te bespeuren. De gehalten aan anorganisch fosfaat en Mg liggen in het gehele darmkanaal over het algemeen boven dat van het bloedserum; de Ca-gehalten zijn alleen in de dunne darm ongeveer gelijk aan dat van het bloedserum, in de rest van het darmkanaal zijn zij hoger. Voor de resorptie van Ca, Mg en anorganisch fosfaat behoeft dus vrijwel nimmer een concentratie-gradient te worden overwonnen.

SUMMARY

On the basis of 60 samples it has been shown that the faeces of the cow is hypotonic with regard to the blood; the average freezing point depression of the faeces was $0,350\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,0061$, while that of the blood is $0,585$ à $0,595\text{ }^{\circ}\text{C}$. No appreciable differences appeared to exist in the osmotic pressures of faeces from cows, when stall fed or at pasture.

These observations led to an investigation of the osmotic pressure of the contents from the various parts of the intestine and to the identification of those components responsible for the osmotic pressure of the faeces and the intestinal contents. The concentrations of calcium, magnesium, ammonia, sodium, potassium, chlorine, total carbonic acid, inorganic phosphate, sulphate and steam-volatile fatty acids have been determined in the press-juice of the intestinal contents and the faeces, and on the basis of the results some conclusions have been drawn concerning the absorption of some of these elements.

In Chapter I a survey of the literature has been given relating to the mineral components of the intestinal contents, and the associated osmotic pressure, in a wide range of animal species. Special attention has been paid to sodium, potassium, chlorine and carbonic acid. The survey revealed the limited data available on the composition of the intestinal contents of ruminants.

In Chapter II the methods that were used in this investigation have been discussed. For the determination of the freezing point depression and the concentration of some dissolved components of intestinal contents and faeces, a method was developed, that separated completely the dissolved and the undissolved components. The intestinal contents and faeces were pressed out through cellophane under pressure and the necessary determinations carried out on the clear press-juice.

The results of the analyses relating to the faeces and to series of samples obtained from various parts of the intestinal tracts of 16 cows have been given in Chapter III and the most important findings are discussed in Chapter IV.

The contents of the abomasum are slightly hypotonic with regard to the blood, the most important osmotically-active elements being Na and Cl.

At the beginning of the small intestine the osmotic pressure of the intestinal contents increases considerably. From the changes in electrolytic conductivity and the percentage of organic matter of the press-juice it can be concluded that this hypertony is not caused by the increase in the number of dissolved electrolytes, but by high percentages of organic non-electrolytes. Probably these consist for the most part of soluble components resulting from the action of the digestive enzymes on food particles. Again Na and Cl are osmotically important.

Towards the distal end of the small intestine the osmotic pressure of the contents gradually decreases and in the caecum they are almost isotonic with the blood. Simultaneously with the decrease of the osmotic pressure in the last part of the small intestine, the percentage of dissolved organic matter decreases also. In the caecum, the osmotic pressure of the contents can almost completely be accounted for by the concentrations of the elements determined. In the distal

part of the small intestine and in the caecum Na is again osmotically important, as are, to a lesser extent, K and NH_4 . The contribution of the Cl has gradually decreased, but that of the total CO_2 has increased in about the same measure. In the caecum the steam-volatile fatty acids also contribute to the osmotic pressure.

In the large intestine the osmotic pressure of the intestinal contents gradually decreases and falls below that of the blood. The freezing point depression of the faeces is generally between 0,250 and 0,400 °C. The generally accepted opinion, viz. that in the intestine there would always be a tendency to an osmotic balance between intestinal contents and blood can therefore, in its generality, not be maintained any longer. The decrease of the osmotic pressure of the contents in their passage along the large intestine is almost entirely due to a reduction in the amount of dissolved inorganic electrolytes. In the large intestine absorption of water also takes place, but not so fast as the absorption of the inorganic electrolytes; therefore the osmotic concentration of the intestinal contents decreases. The major determining factor in the development of hypotony in this organ is the fall in concentration of Na. Whereas the Na concentration in the small intestine is about the same as that of the blood serum, that in the contents of the large intestine is much lower. The concentration of Na in the press-juice of the faeces is, on average, only about 1/7th of that of the blood serum. In addition to the fall in Na concentration, the decline in NH_4 is also of some importance. The concentrations of some anions (HCO_3 , Cl and the anions of the steam-volatile fatty acids) also fall.

The osmotic pressure of the contents of the large intestine and of the faeces can also be almost entirely accounted for by the elements determined in this investigation. In the proximal part of the large intestine the Na ion still makes an important contribution to the osmotic pressure; towards the distal end however, its absolute as well as relative concentration declines rapidly.

With reference to the osmotically-active cations in the faeces, the K ion is the most important; the contributions of the Na, NH_4 , Ca and Mg ions are similar. Of the anions, those of the steam-volatile fatty acids are the most important, followed by Cl and HCO_3 .

One of the most important results of this investigation has been the provision of information concerning changes in concentration of the sodium ion within the intestinal tract of the cow, and in particular the part played in the reabsorption of this ion by the large intestine. A similar function of the large intestine of other species of animals, including man, has been known but until the present investigations were completed, no such information was available for the large ruminant.

There are two sites for the absorption of Na in the alimentary tract of the cow. The Na, which together with the saliva enters the rumen, is partly reabsorbed in the omasum (OYAERT, 1955). The results of the present investigation suggest that the appreciable quantities of Na contained in the digestive juices, which are poured into the intestinal tract, are largely reabsorbed from the large intestine. This reabsorption from the large intestine can take place against a considerable concentration gradient. The ratio of the concentrations of Na in intestinal lumen and blood serum can, for instance, be as wide as 1:28.

A rough estimation shows that, in the present investigation the cows were reabsorbing about 64 g. Na per day. Since the daily requirement of Na for a

cow of 500 kg. giving 20 kg. milk a day is about 23 g. the importance of the reabsorption of Na from the large intestine is quite evident.

The results of this investigation provide no information as to the site of K absorption from the alimentary tract. Since the content of K in the intestinal lumen is always considerably higher than that of the blood serum it is probable that absorption of this mineral can take place by diffusion along the entire intestinal tract. The absorption of K in the large intestine is considerably less intensive than that of Na.

The reabsorption of the Cl, that, together with the gastric juice and the other digestive juices, is secreted into the intestinal lumen, takes place in the small and in the large intestine. As with Na, a concentration gradient must be overcome.

In the intestine two sites can be located where reabsorption of carbonic acid is taking place. The bicarbonate, that, together with the saliva, gets into the rumen, is partly reabsorbed in the omasum (OYAERT, 1955). There is a considerable secretion of carbonic acid (bicarbonate) into the intestinal lumen of the small intestine. Some of the HCO_3 is present in the digestive juices secreted into the small intestine; some may be the result of an exchange with Cl. The reabsorption of this HCO_3 takes place mainly in the large intestine.

The changes in content of steam-volatile fatty acids found in the present investigation agree exactly with the data in the literature. The volatile acids formed in the rumen, are for the greater part absorbed in rumen and omasum. The acids formed in the caecum and large intestine, are partly absorbed in the large intestine and partly excreted in the faeces.

With reference to Ca, Mg, NH_4 and inorganic phosphate very few new aspects have come to light. In contrast with the fore-stomachs where the NH_4 content can rise considerably, the NH_4 concentration in abomasal or intestinal contents is relatively constant and at a relatively low level. No connection between NH_4 content and microbiological activity could be discovered. Generally speaking the concentrations of inorganic phosphate and Mg throughout the intestinal tract are higher than in blood serum. The same applies to Ca except in the small intestine where the concentration is approximately the same as in blood serum. It would appear that no concentration gradients hinder the absorption of Ca, Mg and inorganic phosphate.

LITERATUUR

1. ABDERHALDEN, E., Lehrbuch der Physiologischen Chemie. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien, 1906.
2. ADLER, E., Plasma und Serum, in: BETHE, A. c.s., Handb. d. norm. und pathol. Physiologie Bd. 6/1. Springer, Berlin, 1928, p. 235-306.
3. ANDERSSON, B., Acta physiol. scand. 33 (1955) 50-65.
4. ANNISON, E. F. c.s., Jnl. of Agric. Sci. 44 (1954) 270-273.
5. ANNISON, E. F., Biochem. Jnl. 58 (1954) 670-680.
6. BABKIN, B. P., Secretory mechanism of the digestive glands. Paul B. Hoeber Inc., New York, 1950.
7. BADAWY, A. M. c.s., Nature 180 (1957) 756-757.
8. BALL, E. G., Jnl. of Biol. Chem. 86 (1930) 449-462.
9. BARCROFT, J. c.s., Jnl. of Exp. Biol. 20 (1944) 120-129.
10. BATES, R. G., Electrometric pH determinations. J. Wiley & Sons Inc., New York; Chapman & Hall Ltd, London, 1954.
11. BECKMANN, E., Zeitschrift f. Physikal. Chem. 2 (1888) 638-645.
12. BERNSTEIN, R. E., Jnl. of Lab. and Clin. Med. 40 (1952) 707-717.
13. BLAKE, J. T. c.s., Jnl. of Anim. Sci. 16 (1957) 190-200.
14. BLICKENSTAFF, D. D., Am. Jnl. of Physiol. 179 (1954) 467-470.

15. BOOGAERDT, J., De toestand van het calcium in het bloed bij de grote huisdieren. Proefschrift Utrecht, 1954.
16. BOLAM, T. R., *Kolloid Beihefte* 39 (1934) 139-258.
17. BOYD, E. M. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* 145 (1945-1946) 186-189.
18. BOYNE, A. W. c.s., *Brit. Jnl. of Nutr.* 10 (1956) 325-333.
19. BRANDSMA, S., *Med. Landbouwhogeschool, Wageningen*, 54 (1954) 245-309.
20. BRO-RASMUSSEN, F. c.s., *Acta physiol. scand.* 37 (1956) 97-113.
21. BROUWER, E., *Versl. Landb. Onderz., Rijkslandb. proefstat. Hoorn*, No. 40C, 1934.
22. BROUWER, E. en VLIERT, A. J. VAN DER, *Med. Landbouwhogeschool, Wageningen*, 51 (1951) 73-90.
23. BROUWER, E., *Med. Landbouwhogeschool, Wageningen*, 51 (1951) 91-112.
24. BROUWER, E., *Brit. Vet. Jnl.* 108 (1952) 123-131.
25. BROUWER, E. en BRANDSMA, S., *Med. Landbouwhogeschool, Wageningen*, 53 (1953) 31-73.
26. BROUWER, E., *Intern. Congress of Animal Husbandry, Madrid, 1956a*, Subj. 6, 93-106.
27. BROUWER, E., *Voordracht gehouden op de Studiedag Veevoeding te Wageningen*, 11 juli 1956b.
28. BROUWER, E. en WEERDEN, E. J. VAN, *Nature* 178 (1956) 211.
29. BUCHER, G. R. c.s., *Jnl. of Biol. Chem.* 155 (1944) 305-313.
30. BUCHER, G. R. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* 163 (1950) 1-13.
31. BUDOLFSEN, Sv. E., *Acta physiol. scand.* 32 (1954) 148-162.
32. BUDOLFSEN, Sv. E., *Acta physiol. scand.* 38 (1956) 31-36.
33. BURNS, H. S. en VISSCHER, M. B., *Am. Jnl. of Physiol.* 110 (1934-1935) 490-498.
34. CAMPBELL, R. M. c.s., *Voordracht gehouden op de „Tagung für Tierernährung und Tierphysiologie“*, Giessen, 1958.
35. CHALMERS, M. I. en SYNGE, R. L. M., *Advances in Prot. Chem.* 9 (1954) 93-120.
36. *Chemisch Jaarboekje*, 1952.
37. CLARK E.P. en COLLIP, J. B., *Jnl. of Biol. Chem.* 63 (1925) 461-464.
38. COHNHEIM, O., *Zeitschr. f. Biol.* 36 (1898) 129-153.
39. COHNHEIM, O., *Zeitschr. f. Biol.* 37 (1899) 443-482.
40. COHNHEIM, O., *Zeitschr. f. Biol.* 38 (1899) 419-432.
41. COHNHEIM, O., *Zeitschr. f. Biol.* 39 (1900) 167-172.
42. CONWAY, E. J., *Microdiffusion Analysis and Volumetric Error*. Crosby Lockwood & Son Ltd, London, 1947.
43. COOK, D. L., *Am. Jnl. of Physiol.* 171 (1952) 62-74.
44. D'AGOSTINO, A. c.s., *Jnl. of Clin. Invest.* 32 (1953) 444-448.
45. DAVEY, D. G., *Jnl. of Agric. Sci.* 26 (1936) 328-330.
46. DE BEER, E. J. c.s., *Jnl. of Biol. Chem.* 108 (1935) 113-120.
47. DENNIS, C., *Am. Jnl. of Physiol.* 129 (1940) 171-175.
48. DENNIS, C. en VISSCHER, M. B., *Am. Jnl. of Physiol.* 129 (1940) 176-181.
49. DIENA, G., *Archivio per le Scienze Mediche* 35 (1911) 63-84.
50. DOBSON, A. en PHILLIPSON, A. T., *Jnl. of Physiol.* 125 (1954) 26P-27P.
51. DOBSON, A., *Jnl. of Physiol.* 128 (1955) 39P-40P.
52. DOBSON, A. en PHILLIPSON, A. T., *Jnl. of Physiol.* 140 (1958) 94-104.
53. DREILING, D. A. en JANOWITZ, H. D., *Gastroent.* 30 (1956) 382-390.
54. DUKES, H. H., *The physiology of domestic animals*. Comstock Publ. Comp. Inc., New York, 1947.
55. EDELMAN, I. S. en SWEET, N. J., *Jnl. of Clin. Invest.* 35 (1956) 502-511.
56. EKMAN, J. en SPERBER, I., *Kungl. Lantbruks-Högskolans Ann.* 19 (1952) 227-231.
57. ELLENBERGER, W. en SCHEUNERT, A., *Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere*. Paul Parey, Berlin, 1910.
58. ELSDEN, S. R. c.s., *Jnl. of Exp. Biol.* 22 (1946) 191-202.
59. FIELD, H. c.s., *Circulation* 9 (1954a) 32-37.
60. FIELD, H. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* 179 (1954b) 477-480.
61. FIELD, H. c.s., *Circulation* 12 (1955) 625-629.
62. FINDLAY, A., *Practical Physical Chemistry*. Longmans, Green & Co, London, New York, Toronto, 1941.
63. FISKE, C. H. en SUBBAROW, Y., *Jnl. of Biol. Chem.* 66 (1925) 375-400.
64. FOLIN, O. en DENIS, W., *Jnl. of Biol. Chem.* 11 (1912) 161-167.
65. FORBES, E. B. c.s., *Ohio Agric. Exp. Stat. Bull.* 308, 1917.
66. FORBES, E. B. c.s., *Ohio Agric. Exp. Stat. Bull.* 330, 1918.
67. FORBES, E. B. c.s., *Ohio Agric. Exp. Stat. Bull.* 363, 1922.

68. FORBES, E. B., Penn. Stat. Coll., School of Agric. and Exp. Stat., Techn. Bull. 319, 1935.
69. FRANCK, J. en MAYER, J. E., Arch. of Biochem. 14 (1947) 297-313.
70. FRENS, A. M., Landbouwk. Tijdschr. 62 (1950) 75-88.
71. FRENS, A. M., Voordracht gehouden in de Belgische Dierenartsenvereniging, afdeling Zoötechnie, op 29 april 1956a.
72. FRENS, A. M., Voordracht gehouden op de Studiedag Veevoeding te Wageningen, 11 juli 1956b.
73. FRIEDEMANN, T. E., Jnl. of Biol. Chem. 123 (1938) 161-184.
74. FRÖLICHER, E., in: VERZAR, F. en MCDUGALL, E. J., Absorption from the intestine. Longmans, Green & Co, London, New York, Toronto, 1936, 87.
75. GAILLARD, B. D. E., Med. Maandblad Dec. 1950, 597-598.
76. GAMBLE, J. L., Chemical Anatomy, Physiology and Pathology of Extracellular Fluid. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 1950.
77. GARTON, G. A., Jnl. of Exp. Biol. 28 (1951) 358-368.
78. GILLELAND, J. L. c.s., Proc. Soc. for Exp. Biol. and Med. 94 (1957) 118-119.
79. GILMAN, A. en COWGILL, G. R., Am. Jnl. of Physiol. 104 (1933) 476-479.
80. GOLDSCHMIDT, S. en DAYTON, A. B., Am. Jnl. of Physiol. 48 (1919) 419-480.
81. GOLDSCHMIDT, S., Physiol. Rev. 1 (1921) 421-453.
82. GOTCH, F. c.s., Jnl. of Clin. Invest. 36 (1957) 289-296.
83. GRAY, F. V., Jnl. of Exp. Biol. 24 (1947) 15-19.
84. HAMBURGER, H. J., Osmotischer Druck und Ionenlehre in den Medicinischen Wissenschaften Bd. 2. J. F. Bergmann, Wiesbaden, 1904.
85. HAVE, A. J. VAN DER, Ned. Melk en Zuivel Tijdschr. 8 (1954) 157-162.
86. HAWK, P. B. c.s., Practical Physiological Chemistry. J. & A. Churchill Ltd, London, 1947.
87. HEIDENHAIN, R., Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol. 56 (1894) 579-631.
88. HÖBER, R., Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol. 70 (1898) 624-642.
89. HÖBER, R., Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol. 74 (1899) 246-271.
90. HÖBER, R., Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol. 86 (1901) 199-214.
91. HÖBER, R., in: HÖBER, R., Physikalische Chemie der Zellen und Gewebe. Verlag Stämpfli & Cie, Bern, 1947, 565-592.
92. HOGAN, J. P., The transport of ammonia from the digestive tract of the sheep. Ph. D. Thesis University of Aberdeen, 1957. (samenvatting in: Coll. Papers of the Rowett Res. Inst. 14 (1958)).
93. HOLLANDER, F., Feder. Proc. 11 (1952) 706-714.
94. HOLTZ, A. H., Chem. Weekbl. 47 (1951) 907-909.
95. HUISMAN, Tj. J., Een onderzoek naar de invloed van de celmembranen en enige andere factoren op de verteringscoëfficiënten. Proefschrift Wageningen, 1946.
96. INGRAHAM, R. C. c.s., Jnl. of gen. Physiol. 16 (1933) 637-655.
97. INGRAHAM, R. C. en VISSCHER, M. B., Am. Jnl. of Physiol. 114 (1936) 676-680.
98. INGRAHAM, R. C. en VISSCHER, M. B., Am. Jnl. of Physiol. 121 (1938) 771-785.
99. INGRAHAM, R. C. c.s., Jnl. of Phys. Chem. 42 (1938) 141-150.
100. JANSE, A. R. P., Landbouwk. Tijdschr. 66 (1954) 40-41.
101. JOHNSTON, C. G. en BALL, E. G., Jnl. of Biol. Chem. 86 (1930) 643-653.
102. KAPLAN, H., Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol. 213 (1926) 592-594.
103. KARR, W. G. en ABBOTT, W. O., Jnl. of Clin. Invest. 14 (1935) 893-900.
104. KATZENELLENBOGEN, M., Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol. 114 (1906) 522-534.
105. KEMP, A. en 't HART, M. L., Neth. Jnl. of Agric. Sci. 5 (1957) 4-17.
106. KOLTHOFF, I. M. en SANDELL, E. B., Textbook of quantitative inorganic analysis. The Macmillan Comp., New York, 1938.
107. KRUYT, H. R., Inleiding tot de Physische Chemie. H. J. Paris, Amsterdam, 1947.
108. LAMPILA, M., Maataloustieteellinen Aikakauskirja 27 (1955) 142-153.
109. LAVIETES, P. H., in: PETERS, J. P., Body water. Charles C. Thomas, Springfield en Baltimore, 1935, 199.
110. LEWIS, D. c.s., Biochem. Jnl. 66 (1957) 587-592.
111. LOCKWOOD, J. S. en RANDALL, H. T., Bull. of the New York Acad. of Med. 25 (1949) 228-243.
112. MAGEE, H. E., Physiol. Rev. 10 (1930) 473-505.
113. MARTIN, P. en SCHAUDER, W., Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Verlag v. Schickhardt & Ebner, Stuttgart, 1938.
114. MASSON, M. J. en PHILLIPSON, A. T., Jnl. of Physiol. 116 (1952) 98-111.
115. MAYNARD, L. A., Animal Nutrition. McGraw-Hill Book Comp. Inc., New York & London, 1947.

116. McANALLY, R. A., *Jnl. of Exp. Biol.* **20** (1944) 130-131.
117. McCLYMONT, G. L., *Austr. Jnl. of Agric. Res.* **2** (1951) 92-103, 158-180.
118. McDERMOTT, W. V. c.s., *Ann. of Surg.* **140** (1954) 539-556.
119. McDONALD, I. W., *Biochem. Jnl.* **42** (1948) 584-587.
120. McDougall, E. J. c.s., *Nature* **134** (1934) 1006-1007.
121. McDougall, E. J. en Verzar, F., *Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol.* **236** (1935) 321-338.
122. McHardy, G. J. R. en Parsons, D. S., *Quart. Jnl. of Exp. Physiol.* **42** (1957) 33-48.
123. Møllgaard, H., *Beretrn. fra Forsøgslab.* **228**, København, 1947.
124. Moore, J. H. en Tyler, C., *Brit. Jnl. of Nutr.* **9** (1955) 63-80.
125. Nadell, J. c.s., *Jnl. of Clin. Invest.* **35** (1956) 512-521.
126. Nasset, E. S. en Pierce, H. B., *Am. Jnl. of Physiol.* **109** (1934) 79-80.
127. Omi, K., *Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol.* **126** (1909) 428-452.
128. Oss, C. J. van, *Recherches physiques sur l'utilisation de l'Ultrafiltration dans le domaine de la chimie biologique.* Proefschrift Parijs, 1955.
129. Ostwald, W. en Luther, R., *Hand- en Hilfsbuch zur Ausführung physiko-chemischer Messungen.* Akad. Verlagsgesellschaft m.b.H., Leipzig, 1925.
130. Oyaert, W., *Studie van de wijziging der minerale en stikstofhoudende fractie van het voeder tijdens de passage doorheen de voormagen.* Proefschrift Gent, 1955.
131. Parsons, D. S., *Quart. Jnl. of Exp. Physiol.* **41** (1956) 410-420.
132. Parthasarathy, D. en Phillipson, A. T., *Jnl. of Physiol.* **121** (1953) 452-469.
133. Peters, J. P. en Slyke, D. D. van, *Quantitative clinical chemistry Interpretations, Vol. I.* The Williams & Wilkins Comp., Baltimore, 1935.
134. Peters, J. P., *Body water.* Charles C. Thomas, Springfield en Baltimore, 1935.
135. Phillipson, A. T. en McAnally, R. A., *Jnl. of Exp. Biol.* **19** (1942) 199-214.
136. Phillipson, A. T., *Vet. Rec.* **67** (1955) 1048-1051.
137. Phillipson, A. T. en Cuthbertson, D. P., *Intern. Congress of Animal Husbandry, Madrid, 1956, Subj. 6, 7-92.*
138. Quarterman, J. c.s., *Nature* **180** (1957) 552-553.
139. Rabinovitch, J., *Am. Jnl. of Physiol.* **82** (1927) 279-289.
140. Raydin, I. S. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* **100** (1932) 317-327.
141. Raynaud, P., *Archives d. sci. physiol.* **9** (1955) 35-50, 83-96.
142. Reid, E. W., *Jnl. of Physiol.* **22** (1898) lvi-lvii.
143. Reid, E. W., *Jnl. of Physiol.* **26** (1900-1901) 436-444.
144. Reid, E. W., *Jnl. of Physiol.* **28** (1902) 241-256.
145. Reid, R. L., *Austr. Jnl. of Agric. Res.* **1** (1950) 338.
146. Robinson, C. S., *Jnl. of Biol. Chem.* **108** (1935) 403-409.
147. Robinson, C. S. c.s., *Jnl. of Biol. Chem.* **137** (1941) 283-292.
148. Robinson, C. S. c.s., *Jnl. of Biol. Chem.* **147** (1943) 175-181.
149. Roepke, R. R. en ViSScher, M. B., *Proc. of the Soc. for Exp. Biol. and Med.* **41** (1939) 500-503.
150. Rosemann, R., *Physikalische Eigenschaften und chemische Zusammensetzung der Verdauungssäfte unter normalen und abnormen Bedingungen, in: Bethe, A. c.s., Handb. d. norm. und pathol. Physiologie Bd. III.* Springer, Berlin, 1927, 819-875.
151. Rosenthal, T. B., *Jnl. of Biol. Chem.* **173** (1948) 25-30.
152. Ross, E. J. en Spencer, A. G., *Clin. Sci.* **13** (1954) 555-566.
153. Scheel, K. C., *Zeitschr. f. Anal. Chem.* **105** (1936) 256-269.
154. Scheunert, A. en Trautmann, A., *Lehrbuch der Veterinär-Physiologie.* Paul Parey, Berlin, 1951.
155. Schmidt, C. R. en Ivy, A. C., *Jnl. of Cell. and Comp. Physiol.* **10** (1937) 365-383.
156. Schreinemakers, F. A. H., *Jnl. of gen. Physiol.* **11** (1928) 701-713.
157. Schreinemakers, F. A. H., *Jnl. of gen. Physiol.* **12** (1929) 555-569.
158. Schreinemakers, F. A. H., *Jnl. of gen. Physiol.* **13** (1930) 335-347.
159. Sjollem, B., *Landbouwk. Tijdschr.* **43** (1931) 67-77, 139-147, 593-610, 793-815.
160. Sjollem, B., *Meded. Inst. v. Moderne Veevoeding „De Schothorst”, No. S38, 1951-1952.*
161. Sjollem, B. c.s., *Tijdschr. v. Diergeneesk.* **80** (1955) 579-604.
162. Sobotka, H., *Physiological Chemistry of the Bile.* The Williams & Wilkins Comp., Baltimore, 1937.
163. Sollner, K., *The Electrochemistry of Porous Membranes, in: Shedlovsky, T., Electrochemistry in Biology and Medicine.* J. Wiley & Sons Inc., New York; Chapman & Hall Ltd, London, 1955, 33-64.

164. SOLLNER, K. c.s., Membranes of High Electrochemical Activity in Studies of Biological Interest, in: SHEDLOVSKY, T., *Electrochemistry in Biology and Medicine*.
165. SOLOMON, A. K., *Feder. Proc.* **11** (1952) 722-731.
166. SPENCER, A. G. c.s., *Brit. Med. Jnl.* **1** (1954) 603-606.
167. SPERBER, I en HYDÉN, S., *Nature* **169** (1952) 587.
168. STEGGERDA, F. R., *Gastroent.* **3** (1944) 314-316.
169. SWEET, N. J. c.s., *Jnl. of Clin. Invest.* **36** (1957) 279-288.
170. TETTWEILER, K. en PILZ, W., *Die Naturwiss.* **41** (1954) 332-333.
171. 'T HART, M. L. en KEMP, A., *Landbouwoorl.* **13** (1956) 114-120.
172. TURNER, A. W. en HODGETTS, V. E., *Austr. Jnl. of Agric. Res.* **6** (1955) 115-144.
173. USSING, H. H., *Physiol. Rev.* **29** (1949) 127-155.
174. VERZAR, F. en KOKAS, E. VON, *Pflügers Archiv f. d. gesammte Physiol.* **217** (1927) 397-412.
175. VERZAR, F. en MCDUGALL, E. J., *Absorption from the intestine*. Longmans, Green & Co., London, New York, Toronto, 1936.
176. VISSCHER, M. B. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* **141** (1944a) 488-505.
177. VISSCHER, M. B. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* **142** (1944b) 550-575.
178. VISSCHER, M. B. c.s., *Am. Jnl. of Physiol.* **144** (1945) 457-463.
179. VISSCHER, M. B. en ROEPKE, R. R., *Proc. of the Soc. for Exp. Biol. and Med.* **60** (1945a) 1-4.
180. VISSCHER, M. B. en ROEPKE, R. R., *Am. Jnl. of Physiol.* **144** (1945b) 468-476.
181. WAL, P. VAN DER, *De structuur van de substantia compacta van de metatarsis in verband met de calcium- en fosforhuishouding bij rundvee*. Proefschrift Wageningen, 1956.
182. WALLACE, G. B. en CUSHNY, A. R., *Am. Jnl. of Physiol.* **1** (1898) 411-434.
183. WALLACE, G. B. en CUSHNY, A. R., *Pflügers Archiv f.d. gesammte Physiol.* **77** (1899) 202-209.
184. WELCH, C. S. c.s., *Arch. of Intern. Med.* **58** (1936) 1095-1110.
185. WELLS, H. S., *Am. Jnl. of Physiol.* **99** (1931-1932) 209-220.
186. WEST, E. S. en TODD, W. R., *Textbook of Biochemistry*. The Macmillan Comp., New York, 1952.
187. WILSON, T. H. en KAZYAK, L., *Biochem. et Biophys. Acta* **24** (1957) 124-133.