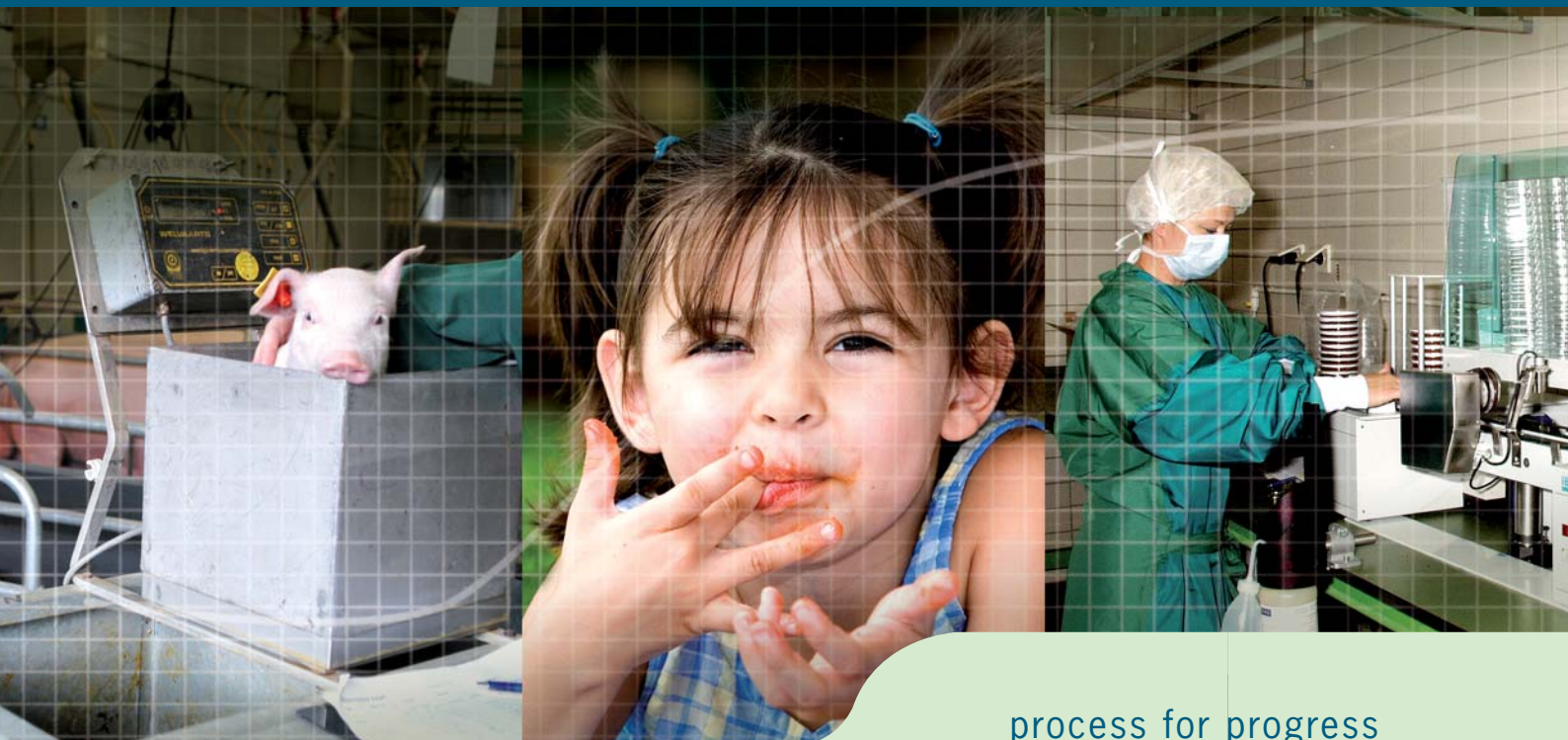


Animal Sciences Group

Kennispartner voor de toekomst



process for progress

Rapport 219

Toevoeging van enkele onderdelen aan een dynamisch pensmodel

-maaltijdpatroon, deeltjesgrootte & deeltjesverkleining - metabolisme & verzadigingsgraad langketen vetzuren - darmvertering, nutriëntenabsorptie & potentiële melkproductie op basis van melksamenstelling

Augustus 2007



ANIMAL SCIENCES GROUP

WAGENINGEN UR

Colofon

Uitgever

Animal Sciences Group van Wageningen UR
Postbus 65, 8200 AB Lelystad
Telefoon 0320 - 238238
Fax 0320 - 238050
E-mail Info.veehouderij.ASG@wur.nl
Internet <http://www.asg.wur.nl>

Redactie

Communication Services

© Animal Sciences Group

Het is verboden zonder schriftelijke toestemming van de uitgever deze uitgave of delen hiervan te kopiëren, te vermenigvuldigen, digitaal om te zetten of op een andere wijze beschikbaar te stellen.

Aansprakelijkheid

Animal Sciences Group aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.



De certificering volgens ISO 9001 door DNV onderstreept ons kwaliteitsniveau. Op al onze onderzoeksopdrachten zijn de Algemene Voorwaarden van de Animal Sciences Group van toepassing. Deze zijn gedeponereerd bij de Arrondissementsrechtbank Zwolle.



Rapport 219

Toevoeging van enkele onderdelen aan een dynamisch pensmodel

- maaltijdpatroon, deeltjesgrootte & deeltjesverkleining
- metabolisme & verzadigingsgraad langketen vetzuren
- darmvertering, nutriëntenabsorptie & potentiële melkproductie op basis van melksamenstelling

Bannink, A ¹

Dijkstra, J ²

Animal Sciences Group,
Wageningen University Research Centre

¹ Divisie Veehouderij, Lelystad

² Leerstoelgroep Diervoeding, Wageningen Universiteit, Wageningen

Augustus 2007

Samenvatting

Het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) werd op drie onderdelen aangepast; een weergave werd toegevoegd voor 1. de invloed van het voeropnamepatroon en van de verkleining en passage van deeltjes op pensfermentatie, 2. de invloed van langketen vetzuren op het verloop van de pensfermentatie en omgekeerd, en 3. de vertering in de darm, de absorptie van afzonderlijke typen nutriënten uit het maagdarmkanaal, de benutting van deze nutriënten voor melkproductie en de potentiële melkproductie op deze nutriënten gegeven de melksamenstelling. De toegevoegde onderdelen en het volledige model werden geëvalueerd door een vergelijking tussen modelsimulaties en in de literatuur gerapporteerde effecten en inzichten in het functioneren van de pens. Daarnaast werden modelvoorspellingen vergeleken met gerapporteerde resultaten op enkele praktijkbedrijven. Bij de weergave van het voeropnamepatroon bleek dat bij frequente voeropname het opnamepatroon slechts één geringe invloed had op de voorspelde pensfermentatie. Alleen voor de uitzonderlijke situatie van slechts een grote voeropname per dag bleek een verhoging van de voerfrequentie een grote uitwerking te hebben. De afbraak van zetmeel was relatief het meest gevoelig voor maaltijdfrequentie. Dezelfde orde van grootte en richting van de effecten wordt gerapporteerd in de literatuur. De dynamiek van deeltjesverkleining en het onderscheid tussen grote en kleine deeltjes had relatief een geringe betekenis voor voorspelde vertering en nutriëntenaanbod aan de koe. De meerwaarde van deze weergave ligt vooral in een betere voorspelling van de vulling van de pens. De combinatie van beide aanpassingen lijkt met name zinvol bij een toepassing van het model voor het inschatten van risico op overschrijding van grenswaarden die gesteld worden aan een optimaal functioneren van de pens.

De weergave van het metabolisme van langketenvetzuren in de pens maakt het mogelijk om interacties tussen vet (vetgehalte en verzadigingsgraad), NDF (afbraakarakteristieken) en microbiële activiteit (beïnvloeding door langketenvetzuren, NDF-eigenschappen, protozoën) te onderzoeken. Met name dit laatste is van belang om de uitwerking van voerstrategieën met een hoog vetgehalte in te schatten. Het model lijkt de in de literatuur gerapporteerde richting van effecten te kunnen reproduceren.

De toegevoegde rekenregels voor de vertering in dunne en dikke darm en de benutting van nutriënten voor melkproductie (gegeven melksamenstelling) met α -typische rantsoenen werden in beperkte mate geëvalueerd aan de hand van praktijkgegevens. De modelvoorspellingen volgden nauw de gerapporteerde uitkomsten voor VEM-opname en VEM-dekking maar verschilden met gerapporteerde uitkomsten op basis van het DVE/OEB-systeem (uitgave 1991; niet de herziene versie van 2007). Het model suggereert een lagere eiwitbehoefte dan berekend op basis van het DVE/OEB-systeem.

Het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) was al toegerust met de meest noodzakelijke kenmerken om de invloed van voeding op de pensfunctie te voorspellen (voeropnameniveau, rantsoensamenstelling, afbraakarakteristieken koolhydraten en eiwit, passagesnelheden pensinhoud). Twee eerdere rapportages beschrijven de verbeterde weergave van de vorming van vluchtige vetzuren en uitbreiding van het model met een mechanisme voor de zuur-base evenwichten in de pens en buffering van de pensinhoud. De in dit rapport beschreven aanpassingen maken het model tevens inzetbaar voor het voorspellen van de interacties met het voeropnamepatroon (duur, grootte en samenstelling van individuele maaltijden), deeltjesgrootte (beschikbaarheid voor microbiële afbraak) en invloed van toegevoegde vetten of vetzuren (beïnvloeding microbiële activiteit en verzadiging geabsorbeerd vet). Uitbreiding van het model met darmvertering, nutriëntenabsorptie en potentiële melkproductie op basis van absorptie van individuele nutriënten maakt het mogelijk om te achterhalen in hoeverre er sprake kan zijn van een glucose dan wel eiwitbeperking van de melkproductie, dan wel dat energie als totaal limiterend is. De berekening van individuele nutriënten kan voor iedere fase van de lactatiecyclus uitgevoerd worden (met benodigde aannames, zoals de hoeveelheid gemobiliseerde energie).

De volledige set van aanpassingen maken het model een strategisch onderzoeksinstrument dat ingezet kan worden om het effect van voerstrategieën op het functioneren van de pens te beoordelen en om voedingsconcepten te onderbouwen.

Toelichting

Dit rapport is het laatste in een serie van rapporten en artikelen over het modelleren van fermentatie- en verteringsprocessen in het maagdarmkanaal van de melkkoe, het nutriëntenaanbod aan de koe, de potentiële melkproductie, en de excretie en emissies. Belangrijke informatie uit deze rapporten is verwerkt in een recent proefschrift en meerdere wetenschappelijke publicaties. Het voorliggend laatste rapport bevat een beschrijving van de aanpassingen die zijn uitgevoerd in een mathematisch model dat de werking van de pens beschrijft.

De beschrijving van het mechanisme van de penswerking en de vertaling van de kennis daarover in een model maakt het mogelijk praktische vragen over de kwalitatieve en kwantitatieve emissies door herkauwerrantsoenen te beantwoorden. Kennis over pensfermentatie speelt een cruciale rol en verdient om die reden ook veel aandacht in het onderzoek en in de praktijk. Deze managementsamenvatting geeft een overzicht van de stand van zaken rondom de inhoud van het model en de gebruiksmogelijkheden die het biedt.

Er zijn vele voerfactoren die tegelijkertijd doorwerken in het functioneren van de pens, in de algehele vertering, de excretie en productie. De belangrijkste processen die plaatsvinden in de pens van een koe zijn beschreven in het model. De eindproducten van deze processen stromen verder het spijsverteringskanaal in om daar verteerd te worden door de koe, of komen direct via de penswand in het bloed terecht. Alles wat in de pens gebeurt, heeft een groot effect op het functioneren van de koe (benutting rantsoen, melkproductie, vleesproductie, reproductie, gezondheid) en op de verliezen naar het milieu. Door het proces in de pens goed te beschrijven, is nauwkeurig aan te geven wat de gevolgen zijn van wijzigingen in de samenstelling van het voerrantsoen van een melkkoe op de excretie van niet benutte spijsverteringsproducten. Daarmee wordt ook een beeld verkregen van de potentiële emissie van deze excrementen naar de lucht (in de vorm van ammoniak en methaan) en de potentiële emissie naar de bodem en het grond- en oppervlaktewater (door mineralen in de mest).

- Het model beschrijft de productie en samenstelling van vluchtige vetzuren in de pens, en de daarvan afgeleide productie van methaan. Door het beschrijven van dit proces is het model een instrument om te verkennen hoe via de voeding de emissie van methaan te verminderen is.
- Het model voorspelt de hoeveelheid en samenstelling van de mest en urine. Daarmee ligt er een goede mogelijkheid om de emissies van ammoniak, lachgas en nitraat uit mest en urine mede via de voeding te sturen en te beperken, en de benutting voor plantaardige productie van aangewende mest te verbeteren. Het melkureumgehalte is een indicator voor de hoeveelheid uitgescheiden N via de urine, en daarmee voor de potentiële ammoniakemissie. Toch blijkt er bij hetzelfde ureumgehalte nog een aanzienlijke spreiding te bestaan in N-excretie via de urine, en dus aan potentiële ammoniakemissie. Om de relaties die ten grondslag liggen aan de spreiding in melkureumgehalte te kunnen doorgronden en implementeren in het model is nader onderzoek nodig.
- Het model voorspelt de benutting van eindproducten uit de pens voor melkproductie. Daarmee is het een instrument om te voorspellen hoe de melkproductie wordt beïnvloed door een wijziging van de rantsoensamenstelling. Daarmee kunnen niet alleen de milieueffecten van rantsoenwijzigingen worden voorspeld maar ook de effecten op melkproductie en daarmee de economische consequenties.

Het model geeft inzicht in gevolgen van rantsoenaanpassingen op kenmerken die van belang zijn voor de gezondheid van de koe. Het model bevat een beschrijving van het mechanisme dat verantwoordelijk is voor het ontstaan van pensverzuring (en problemen met voeropname, vertering en gezondheid). Een onderdeel hierbij is het mechanisme van de aanpassing van de penswand in het begin van de lactatie (o.b.v. ander recent onderzoek). Dit aanpassingsmechanisme bepaalt in sterke mate de respons van een koe op een rantsoen. Met het model is te verkennen hoe deze problemen te voorkomen zijn via een gerichte voeding.

Naast het gebruik van het ontwikkelde model als onderzoeks- en onderwijsinstrument, wordt het model op diverse terreinen toegepast. Sinds een aantal jaren wordt het toegepast bij de nationale emissieregistratie. Enkele belangrijke inzichten uit het model zijn inmiddels overgenomen in de managementsystemen die de mengvoersektor ontwikkelt en beheert. Verder is het model gebruikt voor strategische berekeningen voor de voeding van melkvee op proefbedrijf De Marke en in kennisoverdrachtprojecten als Koeien&Kansen (methaanemissie). Ten slotte wordt het model ingezet in een lopende praktijkstudie voor het berekenen van de invloed van voeding op methaan- en ammoniakemissie op het melkveebedrijf van enkele leden van melkveestudieclub Wanroij/Oploo.

Gebruikte afkortingen

In hoofdstuk 2

DS	= droge stof
QDS	= pool droge stof, inclusief ruwe as (kg)
QLp	= pool grote deeltjes (kg)
QSp	= pool kleine deeltjes (kg)
Qsub	= pool van specifiek substraattype in de pens (kg)
kLpSp	= fractionele verkleiningsnelheid van grote deeltjes (/d)
fSp	= fractie kleine deeltjes in de opgenomen drogestof (geen eenheid)
Vol	= vloeistofvolume in de pens (kg)
%DS	= percentage droge stof in de pensinhoud (%)

In hoofdstuk 3

ksopa	= fractionele passagesnelheid van voerdeeltjes in de pens (/d)
klipo	= fractionele hydrolyse- of lipolysesnelheid van vet (/d)
khydro	= fractionele hydrolysesnelheid van onverzadigde LKVZ (/d)
LKVZ	= langketenvetzuren (g)
LKVZo	= onverzadigde LKVZ (g)
LKVZv	= verzadigde LKVZ (g)
MM	= microbiële massa (g)
MV	= microbiële vet (g)
MLKVZo	= microbiële onverzadigde LKVZ (g)
MLKVZv	= microbiële verzadigde LKVZ (g)
fNDF	= onderdeel van Michaelis Menten - vergelijking voor hydrogeneringsnelheid (geen eenheid)
f1pH	= toegevoegde term in vergelijking voor hydrolysesnelheid (geen eenheid)
f2pH	= toegevoegde term in vergelijking voor hydrogeneringsnelheid (geen eenheid)
f1LKVZo	= onderdeel van Michaelis Menten - vergelijking voor hydrogeneringsnelheid (geen eenheid)
f2LKVZo	= onderdeel van Michaelis Menten - vergelijking voor NDF-afbraak (geen eenheid)
f3LKVZ	= term in vergelijking voor fractie protozoën in amylolytische micro-organismen (geen eenheid)
fpoma	= fractie protozoën in pool amylolytische micro-organismen

In hoofdstuk 4

	Voorspelling van darmvertering en melkproductie op basis van nutriëntenaanbod en melkgehalten
AA	= aminozuren (g)
ME	= metaboliseerbare energie (MJ)
PMA	= potentiële melkproductie op basis van het aminozuur aanbod aan de melkkoe en de melksamenstelling (l/d)
PMG	= potentiële melkproductie op basis van het glucose aanbod aan de melkkoe en de melksamenstelling (l/d)
PMV	= potentiële melkproductie op basis van het vet(LKVZ) aanbod aan de melkkoe en de melksamenstelling (l/d)
PME	= potentiële melkproductie op basis van het aanbod aan metaboliseerbare energie aan de melkkoe en de melksamenstelling (l/d)

Inhoudsopgave

Samenvatting

Toelichting

Gebruikte afkortingen

1	Inleiding	1
1.1	Literatuur hoofdstuk 1	2
2	Voeropnamepatroon	3
2.1	Inleiding	3
2.2	Weergave deeltjesverkleining	3
2.3	Voeropnamepatroon en individuele maaltijden	5
2.4	Overige modelparameters	7
2.5	Gevoeligheidsanalyse & evaluatie	10
2.6	Discussie	17
2.7	Literatuur hoofdstuk 2	21
3	Vetzuurmetabolisme in de pens	23
3.1	Inleiding	23
3.2	Modellen in de literatuur	23
3.3	Modelbeschrijving	24
3.4	Gevoeligheidsanalyse & evaluatie	28
3.5	Conclusies	30
3.6	Literatuur hoofdstuk 3	31
4	Empirische vergelijkingen voor darmvertering en melkproductie op basis van melksamenstelling	34
4.1	Inleiding	34
4.2	Beschrijving empirische vergelijkingen	34
4.3	Evaluatie van vertering en melkproductie	39
4.4	Conclusies	43
4.5	Literatuur hoofdstuk 4	44
Appendix 1	46
Appendix 2	47
Appendix 3	48
5	Discussie & conclusies	49
5.1	Literatuur voor hoofdstuk 5	52

1 Inleiding

Het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) vormt een belangrijk onderdeel van een op nutriënten gebaseerd voederwaarderingsstelsel voor melkvee dat momenteel ontwikkeld wordt door de Animal Sciences Group van Wageningen UR. In twee eerdere rapporten werd reeds de afleiding beschreven van een aangepaste weergave van de vorming van vluchtige vetzuren, en van een mechanisme dat de pH van pensvloeistof voorspelt. Dit rapport beschrijft een aantal aanvullende aanpassingen van het pensmodel. Met deze aanpassingen wordt het pensmodel een instrument dat op een strategische wijze kan worden ingezet onder sterk uiteenlopende productieomstandigheden. Inzet van het model behoeft niet beperkt te blijven tot onderzoek, maar lijkt eveneens waardevol in praktijksituaties. Het model wordt momenteel reeds ingezet ten behoeve van meerdere onderzoeksterreinen (excretie melkvee, mestsamenvatting, biologische landbouw, broeikasgassen) in het beleidsondersteunende onderzoeksprogramma BO5 "Mest & Mineralen" binnen Wageningen UR (<http://www.kennisonline.wur.nl/>). Behalve het Productschap Diervoeder is het ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Voedselkwaliteit een belangrijke mede-financier geweest van dit onderzoek. Ook werd uiteindelijk (een ten opzichte van de andere twee financiers geringe hoeveelheid) eigen middelen ingezet door ASG.

Dit rapport beschrijft de aanpassing van het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) op de volgende drie onderdelen, die onafhankelijk van elkaar zullen worden besproken:

1. de weergave van effecten van voeropnamepatroon en afzonderlijke maaltijden (Bannink et al., 1997a & 1997b; Bannink & Tamminga, 2005), i.p.v. de steady-state benadering met een constante voeropnamesnelheid en berekening van daggemiddelden (Dijkstra et al., 1992)
2. de weergave van de invloed van het vetzuurmetabolisme op pensfermentatie en omgekeerd (conform Dijkstra et al., 2000)
3. de aanvulling van het model met empirische vergelijkingen voor de vertering en nutriëntenabsorptie in de darm en de potentiële melkproductie op basis van individuele nutriënten en de uit het maagdarmlkanaal geabsorbeerde energie (analoog aan de methode gevolgd door Dijkstra et al., 1996).

1.1 Literatuur hoofdstuk 1

Bannink, A., H. de Visser, J. Dijkstra & J. France (1997a) Impact of diet-specific input parameters on simulated rumen function. *Journal of Theoretical Biology*, 184: 371-384.

Bannink, A., H. de Visser, A. Klop, J. Dijkstra & J. France (1997b) Causes of inaccurate prediction of volatile fatty acids by simulation models of rumen function in lactating cows. *Journal of Theoretical Biology* 189: 353-366.

Bannink, A. & S. Tamminga (2005) Rumen Function. Pages 263-288 *In* Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism, 2nd Edition (Eds. J. Dijkstra, J.M. Forbes & J. France) CAB International, Wallingford, UK

Dijkstra, J., H.D.St.C. Neal, D.E. Beever, & J. France (1992) Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: model description. *Journal of Nutrition* 122: 2239-2256.

Dijkstra, J., J. France, A.G. Assis, H.D.St.C. Neal, O.F. Campos & L.J.M. Aroeira (1996) Simulation of digestion in cattle fed sugarcane: model development. *Journal of Agricultural Science* 127: 231-246.

Dijkstra, J., W.J.J. Gerrits, A. Bannink & J. France, 2000. Modelling lipid metabolism in the rumen. Pages 25-236. *In* Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals (Eds. J.P. McNamara, J. France & D.E. Beever) CAB International, Wallingford, UK.

2 Voeropnamepatroon

2.1 Inleiding

In de voederwaardering van herkauwers wordt met name aandacht geschonken aan de intrinsieke afbraakarakteristieken van grondstoffen. Deze afbraakarakteristieken worden in de melkkoe bepaald m.b.v. *in sacco* onderzoek (verkregen onder gestandaardiseerde omstandigheden om een goede vergelijking over verschillende studies te waarborgen), wat het dichtst de *in vivo* situatie lijkt te benaderen. Het *in vitro* onderzoek is met name geschikt om op een systematische wijze de relatie tussen de chemische kenmerken van grondstoffen en hun eigenschappen te bestuderen. Tot op heden zijn deze gegevens echter niet geschikt als directe invoergegevens voor het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) te fungeren.

Naast de afbraakarakteristieken speelt ook de kinetiek van deeltjesverkleining en de kolonisatie van deeltjes door micro-organismen waarschijnlijk een grote rol, die de afbraaksnelheid *in vivo* mede bepaalt. Dit aspect heeft echter veel minder aandacht gekregen (Bannink & Tamminga, 2005) hoewel het wel van belang lijkt te zijn voor het functioneren van de pens en de dynamiek rondom de verkleining en afbraak van deeltjes. Ook het voeropnamepatroon en de maaltijdsamenstelling hebben een invloed op het functioneren van de pens. In de praktijk wordt hier al rekening mee gehouden door bijvoorbeeld gemengd te voeren en het krachtvoeraanbod gespreid over de dag aan de koe aan te bieden. Er zijn dus redenen om aandacht te schenken aan de weergave van het voeropnamepatroon en van verschillende individuele maaltijden.

Het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) hanteert een steady-state benadering, wat wil zeggen dat met een constante voeropnamesnelheid en met een, op dagbasis gemiddeld, rantsoen wordt gerekend. Bovendien werd een enkele pool verondersteld voor de hoeveelheid afbreekbaar substraat pens, ongeacht deeltjesgrootte en beschikbaarheid voor kolonisatie (Dijkstra, 1993). In verschillende studies is reeds geëxperimenteerd met de weergave van het voeropnamepatroon aan het pensmodel maar met verschillende doelen (Bannink et al., 1997c; Chilibroste et al., 1999; Bannink & Tamminga, 2005). In andere studies werd een onderscheid aangelegd tussen pools van afbreekbaar substraat die niet en wel (deeltjes van respectievelijk groot en klein formaat) beschikbaar zijn voor microbiële afbraak (Saenz et al., 2006; Bannink & Tamminga, 2005; Bannink et al., 1997c) analoog aan het model van Baldwin et al. (1987).

Geen van deze studies hield rekening met al de genoemde aspecten. Het doel van het eerste onderdeel van de huidige studie was om de combinatie van bovengenoemde aspecten weer te geven in het model van Dijkstra et al. (1992).

2.2 Weergave deeltjesverkleining

Uit verschillende simulatiestudies is reeds gebleken dat een mechanisme voor deeltjesverkleining vooral gevolgen heeft voor de voorspelling van de hoeveelheid materiaal in de pens, en in veel mindere mate voor de voorspelde omzetsnelheden in de pens (Bannink et al., 1997c; Saenz et al., 2006). Voor het voorspellen van het verloop van de microbiële activiteit en het verloop van de fermentatieprocessen is de voorspelling van snelheden verreweg het belangrijkste. Voor berekeningen van deze snelheden is dan ook geen aanpassing van het model nodig indien een constante voeropname wordt aangehouden. Daarentegen is wel aanpassing van het model nodig indien het model de fluctuatie in substraatbeschikbaarheid en fermentatie binnen een dag moet gaan voorspellen als respons op voeropnamepatroon en verschillen in maaltijdsamenstelling.

Een van de aspecten die door het model moet worden weergegeven is de verkleining van deeltjes door (her)kauwen. De snelheid waarmee dit gebeurt is sterk afhankelijk van de aard van de voercomponent (Bannink et al., 1997a) en is een specifiek kenmerk dat als invoer aan het model wordt meegegeven. Deeltjesverkleining kan op eenvoudige wijze worden weergegeven in het pensmodel van Dijkstra et al. (1992), zoals reeds eerder beschreven (Bannink et al., 1997c; Saenz et al., 2006). In het model wordt een pool geïntroduceerd van grote deeltjes (**QLp**, g) die met een fractionele snelheid **kLpSp** (/d) worden verkleind tot kleine deeltjes (**QSp**, g). Met deze verkleining komen de deeltjes beschikbaar voor microbiële afbraak en vormen daarmee een instroom van substraat in de pools zoals deze reeds onderscheiden werd in het oorspronkelijke pensmodel. De voeropname wordt volgens een fractie **fSp** (g Sp/g DS opname) verdeeld over een instroom naar QLp en QSp deeltjes. Aangenomen wordt dat QLp uitsluitend uit onafbreekbaar en potentieel afbreekbaar substraat bestaat (dus geen materiaal dat met de vloeistoffase beweegt), en dat dezelfde kenmerken gelden voor substraat dat met voeropname instroomt in QLp en QSp.

Voorgesteld wordt om voor iedere voercomponent een unieke waarde voor k_{LpSp} en f_{Sp} aan te houden, om de mogelijkheid open te houden om in simulaties ook deze kenmerken te kunnen variëren. Onderstaande vergelijkingen geven de notatie voor deeltjesverkleining van zowel onafbreekbaar en als potentieel afbreekbaar substraat (in figuur 2.1 schematisch weergegeven).

$$\text{Instroom Lp} = \text{voeropname} \times (1 - f_{Sp}) \quad [2.1]$$

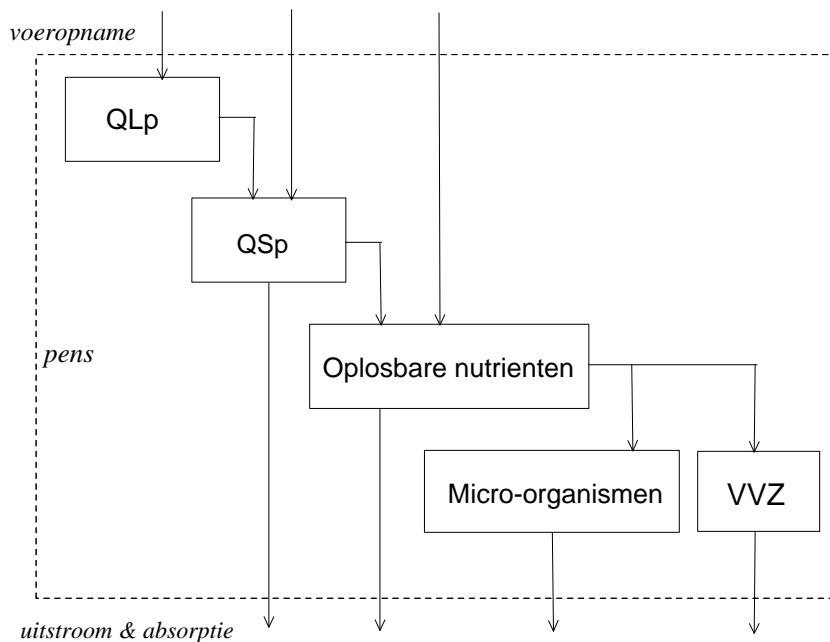
$$\text{Verbruik Lp} = Q_{Lp} \times k_{LpSp} \quad [2.2]$$

$$\text{Instroom Sp} = \text{voeropname} \times f_{Sp} + \text{verkleining Lp} \quad [2.3]$$

$$\text{Uitstroom Sp} = \text{vlg. oorspronkelijke pensmodel (Dijkstra et al., 1992)} \quad [2.4]$$

$$\text{Verbruik Sp} = \text{vlg. oorspronkelijke pensmodel (Dijkstra et al., 1992)} \quad [2.5]$$

Figuur 2.1 Schematische weergave van de bijdrage van voeropname aan de pool grote deeltjes (Q_{Lp}) en kleine deeltjes (Q_{Sp}) en hun omzetting naar kleine deeltjes, oplosbare nutriënten, micro-organismen en vluchtige vetzuren (VVZ) en de uitstroom uit de pens



Door Saenz et al. (2006) werd eveneens rekening gehouden met een vertraagd beschikbaar komen van de celinhoud op basis van gegevens van Boudon & Peyraud (2001). Toevoeging van een extra mechanisme is relatief eenvoudig door te voeren. Er zijn echter enkele argumenten die maken dat een dergelijk mechanisme op dit moment te veel detaillering is. Het ontbreekt aan gegevens om het mechanisme te parameteriseren en als kenmerk aan individuele voercomponenten te kunnen toekennen. Bovendien komen de oplosbare koolhydraten met een dermate grote snelheid beschikbaar dat het de vraag is welke meerwaarde een aparte weergave van een vertraagde beschikbaarheid van celinhoud oplevert. De stikstofhoudende bestanddelen komen veel langzamer beschikbaar (Boudon & Peyraud, 2001), maar het wordt in de huidige studie aangenomen dat deze kenmerken reeds afdoende tot uiting komen in de *in sacco* afbraakgegevens voor eiwit.

Een vergelijkbaar probleem doet zich voor bij de interpretatie van *in sacco* afbraakgegevens van zetmeel. *In vitro* blijkt uitwasbaar zetmeel zich wat gasproductie betreft te gedragen als afbreekbaar materiaal waarbij de fermentatie vertraagd op gang komt net als bij de niet-uitwasbare fractie (Cone en Van Gelder, 2005). Wellicht ontstaat deze vertraging echter door een eerste fase van kolonisatie van de partikels door micro-organismen en de tijdsduur van het zich eerst ontwikkelen van de betreffende microbiële populaties. Daarmee zou de vertraging eerder een kenmerk van de *in vitro* meetmethode zijn dan voor het afbreekgedrag onder *in vivo* omstandigheden met aanwezigheid van een volledig ontwikkelde microbiële populatie in de pens. Daarnaast bleken de gasproductieresultaten niet overeen te komen met de werkelijke zetmeelverdwijning. In het nieuwe DVE/OEB systeem wordt mede daarom aangenomen dat de uitwasbare zetmeelfractie sneller wordt afgebroken dan de niet-uitwasbare fractie. In de huidige studie wordt vooralsnog verondersteld dat uitwasbare partikels *in vivo* sneller worden afgebroken dan de grotere partikels vanwege een grotere oppervlakte : massa verhouding en een *in vivo*

reeds volledig ontwikkelde pensflora. Daarmee is vooralsnog de keuze gemaakt om deze fractie niet apart weer te geven van die van de werkelijk oplosbare koolhydraten. Ten slotte komt het uitstroombegedrag van uitwasbare partikels meer overeen met dat van vloeistof dan dat van afbreekbare deeltjes. Een van de meerwaarden van het pensmodel van Dijkstra et al. (1992) is dat het de afhankelijkheid tussen passagesnelheid van substraten en de microbiële activiteit beschrijft (Dijkstra et al., 1996). Dit betekent dat, ongeacht de keuzes die gemaakt worden rondom de afbraaksnelheid van uitwasbare partikels, deze fractie nooit een invoer kan zijn voor de pools van afbreekbare deeltjes in het model. Aan dit aspect wordt momenteel meer belang gehecht dan aan een eventuele vertraging in de substraatbeschikbaarheid na voeropname. Gezien de onzekerheden rondom kenmerken, zoals de snelheid van deeltjesverkleining, de verdeling van de deeltjesgrootte na voeropname, het voeropnamepatroon, de vloeistofdynamiek en zelfs de interpretatie van de *in sacco* afbraakgegevens, wordt vooralsnog de keuze gemaakt om een vertraagd beschikbaar komen van celinhoud of kleine partikels niet weer te geven in het pensmodel.

2.3 Voeropnamepatroon en individuele maaltijden

Weergave van voeropname en individuele maaltijden

Een door het Productschap Diervoeder ingestelde gebruikersgroep heeft de functionaliteiseisen opgesteld voor een gebruikersinterface die rondom het pensmodel geïnstalleerd zou moeten worden. Deze eisen zijn vastgelegd in rapportages door Bannink & Gerrits (2004a & 2004b). Rondom de weergave van afzonderlijke maaltijden zijn de volgende eisen gesteld:

- voor iedere rantsoencomponent kan het dagelijkse opnamepatroon worden ingegeven (een component kan zowel een grondstof zijn, een mengsel van grondstoffen, een deel van het rantsoen, of een volledig rantsoen)
- de opname van droge stof (**DS**) van een component wordt op ieder uur van de dag gespecificeerd.

Op basis van deze eisen is in het model een routine opgenomen die het toestaat om voor maximaal 10 verschillende componenten (aantal van 10 is een arbitraire en voorlopige keuze) voor ieder uur van de dag de opname van DS in te voeren. In onderstaand tabel 1.1 is dit weergegeven. Daarnaast dienen de kenmerken van iedere afzonderlijke component ingevoerd te worden (tabel 1.2).

Tabel 1.1 Waarden voor de dagelijkse variatie in DS-opnames voor 10 rantsoencomponenten

		Uur van de dag									
		1	2	3	4	5	6	7	...	24	
Component	1										
	2										
	3										
	⋮										
	⋮										
	10										

Tabel 1.2 Tabel met m rantsoenkenmerken voor 10 rantsoencomponent

		Componenten									
		1	2	3	4	5	6	7	...	10	
Rantsoen- Kenmerken	1										1
	2										
	3										2
	:									3	
	:										
m											

Op basis van de gegevens in tabel 1.1 wordt de opname van DS van alle afzonderlijke componenten gesommeerd, en op basis van de gegevens in tabel 1.2 wordt op ieder moment van de dag de bijbehorende rantsoenkenmerken berekend als een gewogen gemiddelde van de kenmerken van de afzonderlijke componenten. Op deze wijze wordt rekening gehouden met de binnen een dag variatie van zowel de opname van DS (maaltijdpatroon) als de samenstelling van het rantsoen (verschillende soorten maaltijden zoals die optreden met gedeeltelijke beweiding, bijvoeding, krachtvoerverstrekking).

Weging van voerkenmerken van voercomponenten en maaltijden

Het oorspronkelijke pensmodel met een steady-state benadering (Dijkstra et al., 1992) maakt geen onderscheid naar de bijdrage van individuele voercomponenten, maar uitsluitend naar klassen micro-organismen (amylolytische bacteriën en protozoën, en cellulolytische bacteriën) en naar de klassen substraat die door deze micro-organismen worden afgebroken (afbreekbaar zetmeel, NDF en eiwit). Berekeningen onder steady-state condities werden uitgevoerd door een gewogen gemiddelde van de voerkenmerken van alle componenten in het rantsoen als invoer aan het model mee te geven.

In het aangepaste pensmodel worden, aan de hand van de informatie in tabellen 1.1 en 1.2, op ieder simulatietijdstip de voerkenmerken berekend die gewogen zijn naar de bijdrage van de afzonderlijke voercomponenten aan de substraat pools die het pensmodel onderscheidt. Daarvoor wordt over ieder tijdsinterval waarover het stelsel differentiaalvergelijkingen wordt geïntegreerd, eveneens een weging opgenomen van de mate waarin voerkenmerken van instromend substraat en uitstromend substraat de voerkenmerken van de pool substraat in de pens, Q_{sub} , wijzigen.

Als Q_{sub} in een integratie-tijdstijdinterval "dt" verandert van $Q_{sub}(t)$ naar $Q_{sub}(t+dt)$ door een instroom van $P_{sub}(t) \times dt$ en een verbruik of uitstroom van $U_{sub}(t) \times dt$, dan gelden de hieronder vermelde relaties

$$dQ_{sub}(t)/dt = P_{sub}(t) - U_{sub}(t) \quad [2.6]$$

$$dQ_{sub}(t)/dt = Q_{sub}(t+dt) - Q_{sub}(t) \quad [2.7]$$

Als voor $P_{sub}(t)$ de voercharacteristieken k_{sub2} geldt en voor $Q_{sub}(t)$ de karakteristiek $k_{sub}(t)$, dan bestaat $Q_{sub}(t+dt)$ voor een deel gelijk aan $P_{sub}(t) \times dt$ uit materiaal met eigenschap k_{sub2} , en een deel gelijk aan $Q_{sub}(t+dt) - P_{sub}(t) \times dt$ uit materiaal met eigenschap $k_{sub}(t)$. De eigenschap $k_{sub}(t+dt)$ is berekend als een gewogen gemiddeld van beide.

Indien er sprake is van een n-voud van Psub's en een m-voud van Usub's dan is ksub2 een gewogen waarde van al de afzonderlijke Psub's, en is Usub de som van alle afzonderlijke ksub's:

$$U_{sub} = U_{sub1} + U_{sub2} + \dots + U_{subm} \quad [2.8]$$

$$P_{sub} = P_{sub1} + P_{sub2} + \dots + P_{subn} \quad [2.9]$$

$$k_{sub} = (P_{sub1} \times k_{sub21} + P_{sub2} \times k_{sub22} + \dots + P_{subn} \times k_{sub2n}) / P_{sub} \quad [2.10]$$

Na introductie in het pensmodel van pool sizes van grote en kleine deeltjes (zie paragraaf 2.2), inclusief een onderscheid afbreekbare en onafbreekbare grote deeltjes, dienen de volgende kenmerken op ieder integratietijdsinterval te worden gewogen:

Grote deeltjes pools (QLp):

- de fractionele verkleiningssnelheid van onafbreekbare NDF
- de fractionele verkleiningssnelheid van onafbreekbaar eiwit
- de fractionele verkleiningssnelheid van afbreekbare NDF
- de fractionele verkleiningssnelheid van afbreekbaar eiwit
- de kationuitwisselcapaciteit (Bannink & Dijkstra , 2006)
- asgehalte van de opgenomen DS (i.v.m. berekening DS% pensinhoud, zie onder)

Kleine deeltjes pools (QSp):

- de fractionele afbraaksnelheid van afbreekbare NDF
- de fractionele afbraaksnelheid van afbreekbaar zetmeel
- de fractionele afbraaksnelheid van afbreekbaar eiwit
- de kationuitwisselcapaciteit (Bannink & Dijkstra , 2006)
- asgehalte van de opgenomen DS (i.v.m. berekening DS% pensinhoud, zie onder)

Overige rantsoen kenmerken (niet direct gekoppeld aan substraatdeeltjes):

- kationanionconcentratieverschil in de DS (Bannink & Dijkstra , 2006)

Conform het model van Dijkstra et al. (1992) wordt de aanname gemaakt dat een substraat uit verschillende maaltijden of voercomponenten met dezelfde waarschijnlijkheid gebruikt wordt door micro-organismen. Met andere woorden, de micro-organismen worden verondersteld niet te selecteren op voercomponent, anders dan aangegeven door middel van de afbreekbare fractie en fractionele afbraaksnelheid. Bovendien wordt een onderscheid gemaakt tussen grote en kleine deeltjes dat uitsluitend gebaseerd is op de partikelgrootte en niet op voerkenmerk (m.a.w. de afbraakarakteristieken van substraat in grote en kleine deeltjes uit een maaltijd verschillen niet).

2.4 Overige modelparameters

Vloeistofvolume

Er bestaat een nauwe relatie tussen de hoeveelheid DS en de hoeveelheid vloeistof die zich in de pens bevindt. Deze relatie heeft als achtergrond dat de hoeveelheid vloeistof in de pens zich snel aanpast bij een stijging van de osmotische waarde van de vloeistof na een maaltijd. Bij metingen van de absorptiesnelheid van vluchtige vetzuren in de pens wordt een snelle instroom van water via de penswand geconstateerd (Dijkstra et al., 1993; Lopez et al., 2003; Bannink et al., niet-gepubliceerde gegevens; Dobson et al., 1970 waarnaar gerefereerd wordt door Baldwin, 1995). De nauwe relatie tussen de hoeveelheid DS in de pens en het vloeistofvolume maakt dat bij sterke wisselingen in de hoeveelheid aanwezige DS t.g.v. maaltijden er niet met een gemiddeld en constant vloeistofvolume mag worden gerekend.

In de literatuur zijn verschillende methoden beschreven om het vloeistofvolume te herleiden. Baldwin (1995) beschrijft een methode waarbij de dynamiek van het vloeistofvolume wordt voorspeld aan de hand van berekeningen van de osmotische waarde van pensvloeistof (de hoeveelheid bestanddelen in oplossing), en het gevolg hiervan op de instroomsnelheid van water via de penswand. Daarnaast moet dan echter eveneens de dagelijkse dynamiek van de speekselproductie en de opname van drinkwater worden weergegeven, evenals de

dynamiek waarmee ruwe as uit de pens geabsorbeerd wordt (fractionele verdwijningsnelheid van ruwe as lijkt zo'n 120% van die van vloeistof te zijn; Baldwin, 1995; Bannink & Dijkstra, 2006). Hoewel dit alternatief veel dichter de fysiologie nadert die ten grondslag ligt aan de wisselingen in het vloeistofvolume in de pens, zijn veel invoergegevens nodig die alle met grote onzekerheid omgeven zijn omdat de experimentele gegevens ontbreken om dit mechanisme te parameteriseren.

Om deze reden, en omdat de wateruitwisseling tussen bloed en pensinhoud snel verloopt (grote hoeveelheden water kunnen binnen een uur verplaatst worden) ligt een pragmatische aanpak meer voor de hand waarbij het vloeistofvolume (**Vol**) direct gerelateerd wordt aan de hoeveelheid DS (**QDS**) die zich in de pens bevindt. Baldwin et al. (1987) veronderstelden een constant drogestofgehalte (**%DS**) van pensinhoud van 11%. Chilibroste et al. (2005) geven een niet-lineaire relatie voor begrazingsomstandigheden waaruit blijkt dat het DS-gehalte van pensinhoud geleidelijk toeneemt tot een asymptotische waarde van ongeveer 12%. De volgende verbanden werden verondersteld:

$$\text{QDS} = \text{som substraat en microbiële pools, na correctie van OS voor een gemiddeld as-gehalte van pensinhoud van 115 g/kg DS} \quad [2.11]$$

$$\%DS = 12,05 \times (1 - e^{(-0,32 \times \text{QDS})}) \quad [2.12]$$

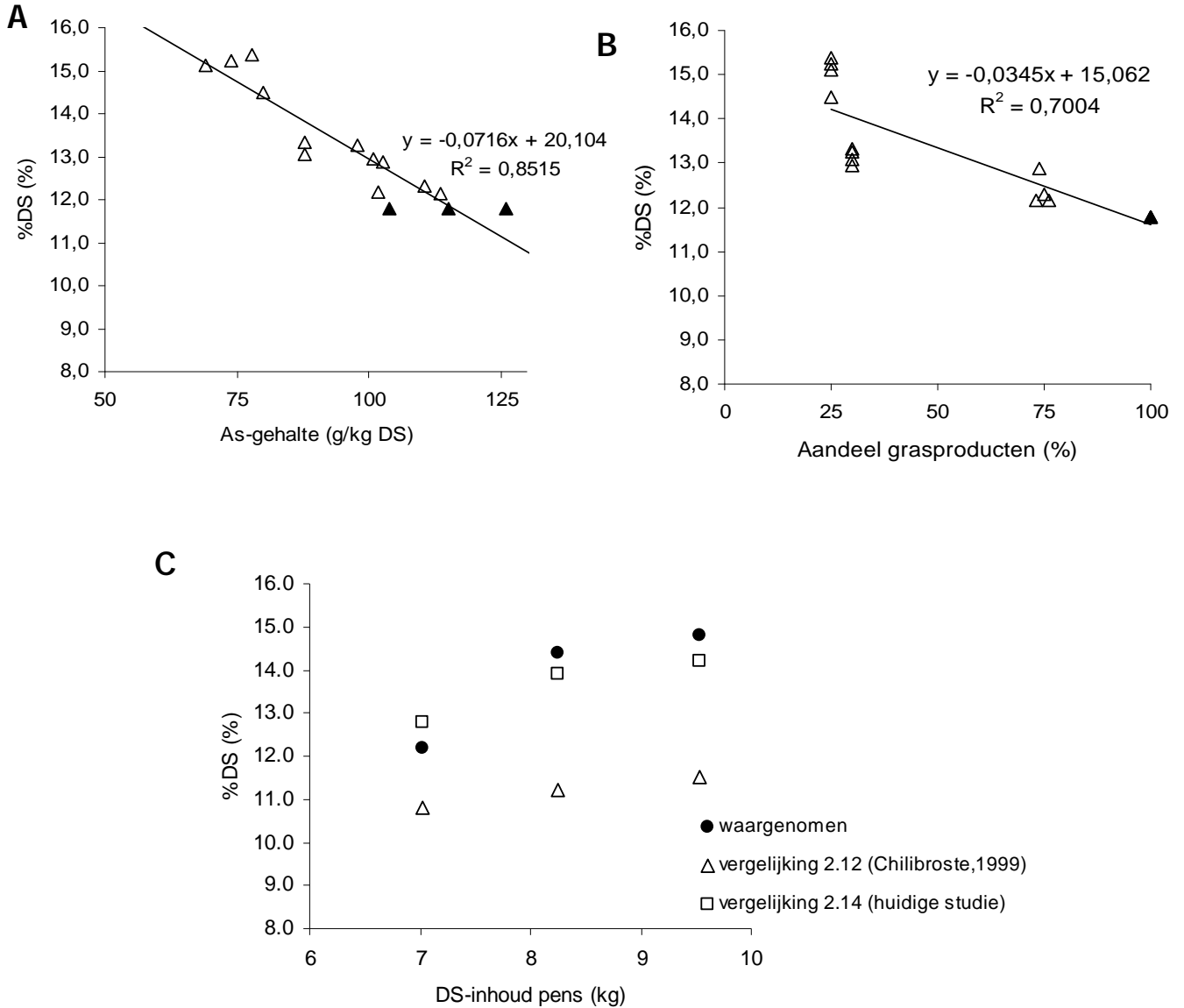
$$\text{Vol} = \text{QDS}/(\%DS/100) - \text{QDS} \quad [2.13]$$

Een evaluatie van deze relaties met onafhankelijke gegevens voor rantsoenen die slechts voor een gedeelte uit gras bestonden laat zien dat deze relatie een sterke onderschatting van de hoeveelheid pensvloeistof geeft. In figuur 2.2 zijn de gegevens weergegeven van twee experimenten van De Visser (1993) met een laag aandeel grasproducten, en twee experimenten van Bruinenberg (2003) en Chilibroste (1999) met een hoog aandeel grasproducten (voor deze laatste zijn gemiddelde waarden aangenomen door middel van de aanname van het gemiddelde asgehalte \pm de standaarddeviatie (g as/kg DS), en een vergelijkbare DS-inhoud van 12 kg). Er lijkt een goede relatie te bestaan tussen het asgehalte van het rantsoen en het drogestofgehalte van de pensinhoud (figuur 2.2A), die voor een groot deel veroorzaakt lijkt door het aandeel van grasproducten in het rantsoen (figuur 2B). Het asgehalte verhoogt de osmolaliteit in pensvloeistof waardoor er meer water vanuit bloed de pens ingaat, danwel minder water vanuit de pens naar bloed verdwijnt. Dit verklaart mogelijk de relatie tussen asgehalte van het rantsoen en %DS. Hoewel deze analyse slechts beperkt van omvang is, geven de uitkomsten wel aan dat een algemene toepassing van waarden voor %DS rondom de 11% (Baldwin et al., 1987; Chilibroste, 1999) onjuist is. Om deze reden wordt vooralsnog, aan de hand van de uitkomsten in figuur 2.2A, onderstaand verband voorgesteld dat waarschijnlijk een bredere toepasbaarheid heeft dan vergelijking 2.12

$$\%DS = (-0,072 \times \text{asgehalte} + 20,10) \times (1 - e^{(-0,32 \times \text{QDS})}) \quad [2.14]$$

De bredere toepasbaarheid blijkt uit een evaluatie met onafhankelijke gegevens van Reynolds et al. (2004). In deze studie werd %DS bepaald in melkkoeien voorafgaand en na afkalven. Uit de gegevens blijkt duidelijk de toename in %DS met een toename in voeropname, zoals ook reeds verondersteld door Chilibroste (1999). Tijdens de lactatie werden echter waarden tot 15% gemeten die veel hoger liggen dan de asymptotische waarde van 12% gevonden door die Chilibroste (1999), en deze waarden gingen inderdaad samen met relatief lage asgehaltenes van 80 g/kg DS. De resultaten in figuur 2.2C suggereren dat een nauwkeurigere voorspelling mogelijk is met vergelijking 2.14.

Figuur 2.2 Invloed van (A) asgehalte (g/kg DS), (B) aandeel grasproducten in het rantsoen (%) op het drogestofgehalte (%) van de pensinhoud (gegevens zijn ontleend aan De Visser(1993), Bruinenberg (2003) en Chilibroste (1999; gevulde symbolen in figuur A zijn het gemiddelde en gemiddelde \pm SD) en (C) een evaluatie van vergelijkingen 2.12 en 2.14 met onafhankelijke gegevens van Reynolds et al. (2004)



2.5 Gevoeligheidsanalyse & evaluatie

Verschillende simulaties zijn uitgevoerd om de gevoeligheid van de modeluitkomsten te bestuderen voor 1) wijzigingen in de kinetiek van deeltjesverkleining, 2) wijzigingen in het voeropnamepatroon, en 3) voor het maken van een onderscheid tussen individuele maaltijden van verschillende samenstelling.

Als uitgangssituatie is gekozen voor het gemiddelde rantsoen van een Nederlandse melkkoe in het jaar 2004. Dit rantsoen is gebaseerd op een berekeningswijze van de Werkgroep Uniformering berekeningswijze Mest- en mineralencijfers (WUM, 1994) en toegepast op het jaar 2004. De WUM berekent N- en P-uitscheiding door melkvee op basis van statistische gegevens rondom het totale voerverbruik, totale melkproductie, totale arealen gras- en maïslaan, en het totale aantal melkkoeien. Een zelfde berekeningsmethodiek werd toegepast om de forfaitaire N-excretie per Nederlandse melkkoe te herleiden (Tamminga et al., 2004). Momenteel worden deze WUM-gegevens in combinatie met het pensmodel gebruikt ter verbetering van de methodiek voor de nationale berekeningen van de methaanemissie (Dijkstra et al., 2006) in het kader van het Kyoto-protocol (National Inventory Report 2006, of Milieucompendium/Milieubalans 2006).

Het rantsoen bestond op DS-basis voor 13% en 34% uit vers gras en graskuil, voor 24% uit maïskuil, voor 26% uit krachtvoer en voor 3% uit bijproducten (vooral bijproducten aardappelverwerking, bietenpulp en bierbostel). De chemische samenstelling van deze rantsoenbestanddelen werd ontleend aan ofwel de analyses van BLGG, ofwel tabelwaarden en gegevensbestanden. Voor al deze bestanddelen werden gangbare (reeds eerder bepaalde) afbraakarakteristieken aangehouden. Daarnaast werden constante waarden aangehouden voor:

- de dagelijkse voeropname (20 kg DS/d)
- de fractionele passagesnelheid van deeltjes (1.0 /d) en vloeistof (3.0 /d)
- de gemiddelde pH (6.0), de minimale pH (5.8), en de tijdsperiode waarover de pH lager is dan 6.2 (12 uur)
- de fractie protozoën in de massa amylolytische micro-organismen (0.35).

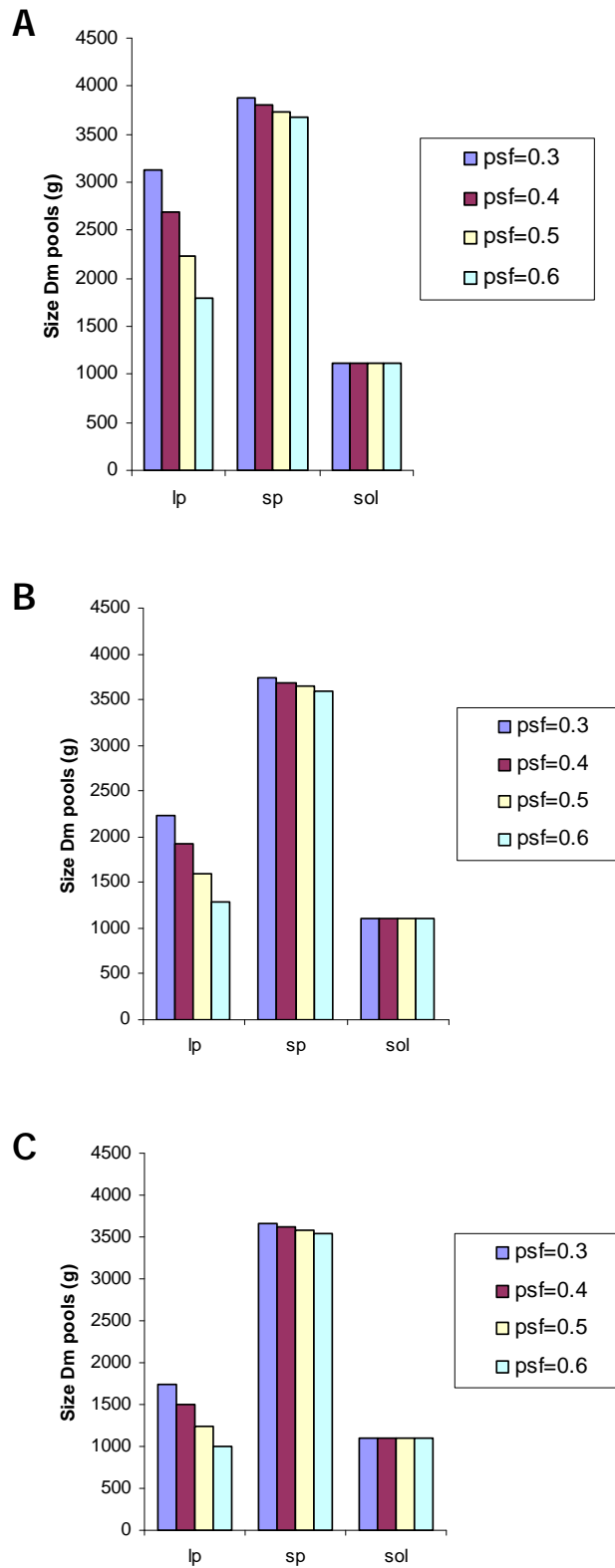
Het vloeistofvolume varieerde met het asgehalte van het rantsoen en de DS-massa in de pens (wordt hieronder bediscussieerd bij behandeling van vergelijking 2.14).

Deeltjesverkleining

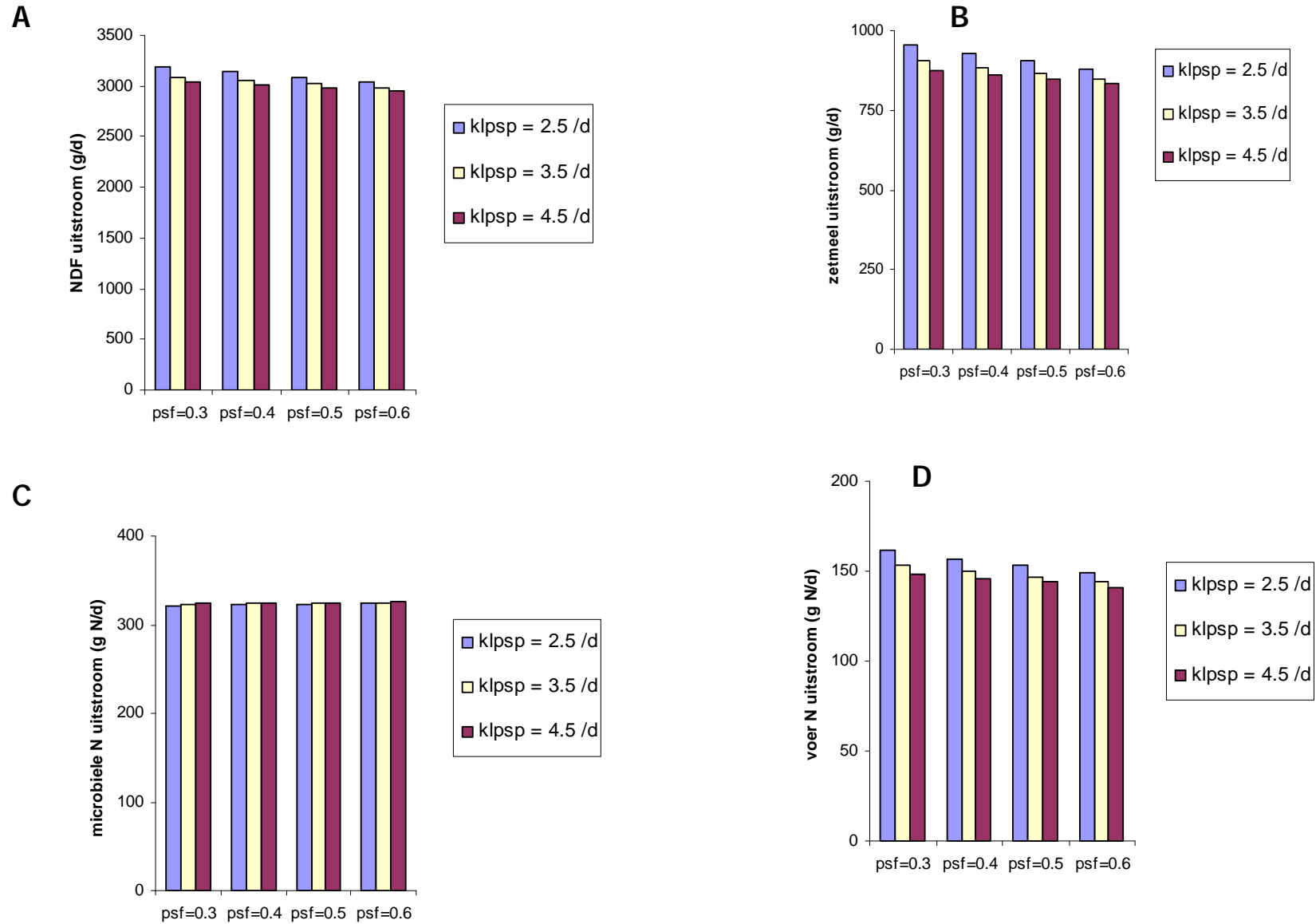
In twaalf simulaties werd onder steady-state omstandigheden (constante voeropnamesnelheid en geen afzonderlijke maaltijden als modelinvoer) het effect onderzocht van verschillende combinaties van waarden voor f_{Sp} en k_{LpSp} . Voor k_{LpSp} werden de waarden 2.5, 3.5 en 4.5 /d doorgerekend (resp. figuren 2.3A, 2.3B en 2.3C) en bij ieder van deze waarden werd f_{Sp} gevarieerd van 0.3 tot 0.6.

De resultaten zijn weergegeven in figuur 2.3 en geven aan dat de waarde van k_{LpSp} en f_{Sp} een grote invloed heeft op Q_{Lp} , terwijl Q_{Sp} en de hoeveelheid materiaal in de vloeistoffase nauwelijks veranderen. Ook een nagenoeg verdubbeling van k_{LpSp} van 2.5 naar 4.5 /d had een geringe invloed op de voorspelde vertering in de pens met een maximaal effect bij een f_{Sp} -waarde van 0.3. Bij deze waarde werd een 4% lagere NDF-uitstroming naar de dunne darm voorspeld (ruim 2% hogere vertering; figuur 2.4A), een 3% lagere uitstroom van voer-N (een 4% hogere vertering; figuur 2.4B) en een 1% hogere uitstroom van microbiële N (figuur 2.4D). Omdat de gesimuleerde effecten van k_{LpSp} en f_{Sp} extreem zijn ten opzichte van reële in vivo situaties wordt geconcludeerd dat verandering in de deeltjesgrootte en de kinetiek van deeltjesverkleining vooral effect hebben op de hoeveelheid grote deeltjes en de DS-vulling van de pens en niet zozeer op de vertering en de microbiële eiwitsynthese. Deze uitkomsten stemmen overeen met eerdere modelstudies van Bannink et al. (1997c), en recenter van Bannink & Tamminga (2005) en Saenz et al. (2006).

Figuur 2.3 Voorspelde hoeveelheid grote deeltjes (lp), kleine deeltjes (sp) en deeltjes in de vloeistoffase (sol) als functie van de fractie kleine deeltjes in het rantsoen (psf) bij een fractionele deeltjesverkleiningsnelheid (klps) van (A) 2.5 /d, (B) 3.5 /d en (C) 4.5 /d op het gemiddelde nationale rantsoen van melkvee in het jaar 2004



Figuur 2.4 Voorspelde uitstroom naar de dunne darm van (A) NDF, (B) zetmeel, (C) microbiële N en (D) voer N als functie van de fractie kleine deeltjes in het rantsoen (fsp) en de fractionele deeltjesverkleiningsnelheid (klpsp) op het gemiddelde nationale rantsoen van melkvee in het jaar 2004



Maaltijden van gelijke samenstelling

Simulaties werden uitgevoerd met 1, 2, 4 of 8 maaltijden van gelijke grootte en samenstelling als modelinvoer. In figuur 2.5 worden deze simulatieresultaten vergeleken met de resultaten bij afwezigheid van een maaltijdpatroon en aanname van een constante voeropnamesnelheid (resultaten in figuren 2.3 en 2.4).

Uit de resultaten voor meerdere maaltijden (variant met 2, 4 of 8 maaltijden in figuur 2.5) blijkt het aantal maaltijden een relatief gering effect te hebben op de voorspelde vertering van voersubstraat (0% en 2% toename voor NDF en N), op de hoeveelheid microbiële materiaal die uitstroomt (3% toename niet-polysaccharide microbiële massa en 10% microbiële polysacchariden) en op de hoeveelheid grote deeltjes, kleine deeltjes en de hoeveelheid materiaal in de vloeistoffase in de pens (resp. 0, 2 en 10% toename). De resultaten komen daarmee sterk overeen met die verkregen onder aanname van een constante voeropnamesnelheid (figuur 2.5; variant constante opname). De zetmeelvertering werd echter wel zeer sterk beïnvloed en nam met 16% toe (figuur 2.5A).

De uitkomsten verkregen met een enkele maaltijd (figuur 2.5; variant 1 maaltijd) vertoonden echter wel grote verschillen met de resultaten verkregen met meerdere maaltijden of een constante voeropnamesnelheid als modelinvoer. Ten opzicht van de resultaten met een constante voeropnamesnelheid was bij een enkele maaltijd de voorspelde vertering van NDF 4 procenteenheden lager, die van zetmeel 42 procenteenheden lager (figuur 2.5A), en die van voer N 7 procenteenheden lager (figuur 2.5B). Ook de uitstroom van microbiële N was 12% lager. De voorspelde hoeveelheid kleine deeltjes en materiaal in de vloeistoffase in de pens was beduidend hoger (resp. 18% en 26%).

Maaltijden van verschillende samenstelling

Naast variatie in maaltijden van gelijke samenstelling werd eveneens de invloed getest van variatie in maaltijden van verschillende samenstelling (figuur 2.6). Voor iedere rantsoencomponent in het gemiddelde nationale rantsoen van een melkkoe in het jaar 2004 werden aparte maaltijden gedefinieerd. Drie varianten werden getoetst en vergeleken met de resultaten voor 2 gelijke maaltijden en een constante voeropnamesnelheid uit figuur 2.5. De variant 'verschillende maaltijden 1' gaat uit van het 's ochtends weiden van melkvee, 's middags voeren van bijproducten en maïskuil, en het 's avonds en 's nachts voeren van graskuil. De variant 'verschillende maaltijden 2' lijkt sterk op variant 'verschillende maaltijden 1', maar verschilt in de maaltijdgroottes. De derde variant 'verschillende maaltijden 3' ten slotte gaat uit van een zo asynchroon mogelijk aanbod van N-rijke (vers gras, graskuil) en N-arme (bijproducten, krachtvoer, maïskuil) rantsoencomponenten in de pens:

'Verschillende maaltijden 1' waarbij gelijke maaltijdgroottes werden aangehouden:

bijproducten op	14.00, 15.00, 17.00 en 19.00 uur
krachtvoer op	12.00, 13.00, 18.00 en 19.00 uur
vers gras op	7.00, 8.00, 9.00 en 10.00 uur
graskuil op	2.00, 3.00, 5.00, 6.00, 20.00, 21.00, 23.00 en 24.00 uur
maïskuil op	14.00, 15.00 en 17.00 uur.

'Verschillende maaltijden 2' waarbij verschillende maaltijdgroottes werden aangehouden:

bijproducten op	14.00, 16.00, 18.00 en 20.00 uur
krachtvoer op	13.00, 15.00, 17.00 en 19.00 uur
vers gras op	8.00, 9.00, 10.00 en 11.00 uur
graskuil op	1.00, 2.00, 3.00, 5.00, 6.00, 22.00 en 24.00 uur
maïskuil op	14.00, 15.00 en 16.00 uur.

'Verschillende maaltijden 3' waarbij één maaltijd werd aangehouden:

bijproducten op	20.00 uur
krachtvoer op	20.00 uur
vers gras op	10.00 uur
graskuil op	10.00 uur
maïskuil op	20.00 uur.

Ondanks de grote verschillen in de samenstelling van de afzonderlijke maaltijden verschilde de voorspelling van de pensvertering nauwelijks van die bij twee maaltijden van gelijke samenstelling of een constante voeropname. De uitstroom naar de dunne darm van microbiële N en de pensvertering van NDF verschilden resp. 2 en 0%. Bij frequent voeren (en onder aanname dat de pH, passagesnelheden van deeltjes en vloeistof en de voeropname allen niet beïnvloed worden) is het door het pensmodel voorspelde effect van het wel of niet mengen van rantsoencomponenten dus marginaal. Er werd wel een effect op de zetmeelvertering voorspeld van 9 en 6

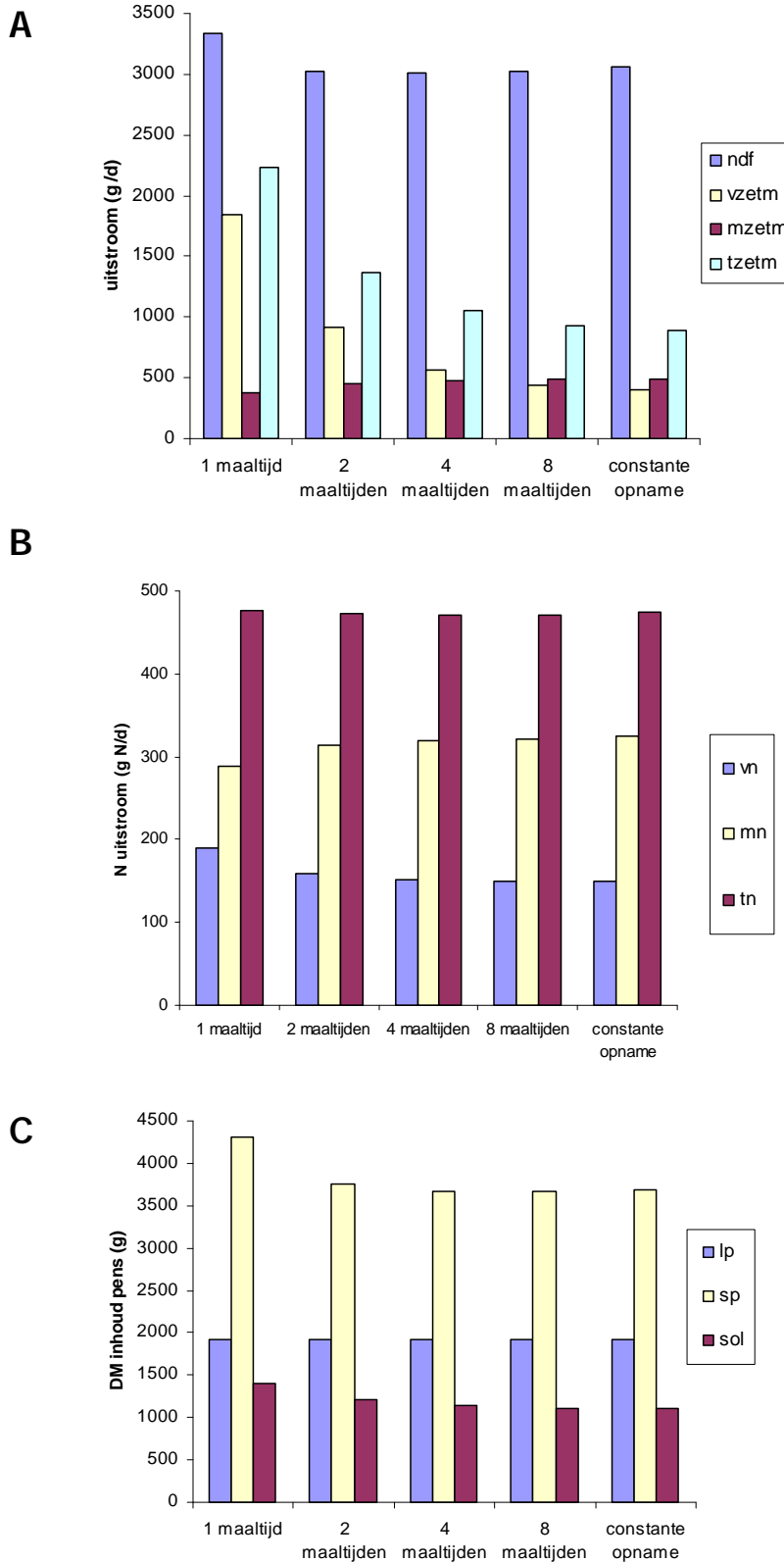
procenteenheden hogere en lagere vertering ten opzichte van resp. twee keer een gelijke maaltijd voeren en een constante voeropname (figuur 2.6A).

Geringe verschuivingen in de grootte (niet het aantal) van afzonderlijke maaltijden met een verschillende samenstelling had slechts een marginale effect op de uitkomsten (vergelijking tussen 'verschillende maaltijden 2' en 'verschillende maaltijden 1' in figuur 2.6).

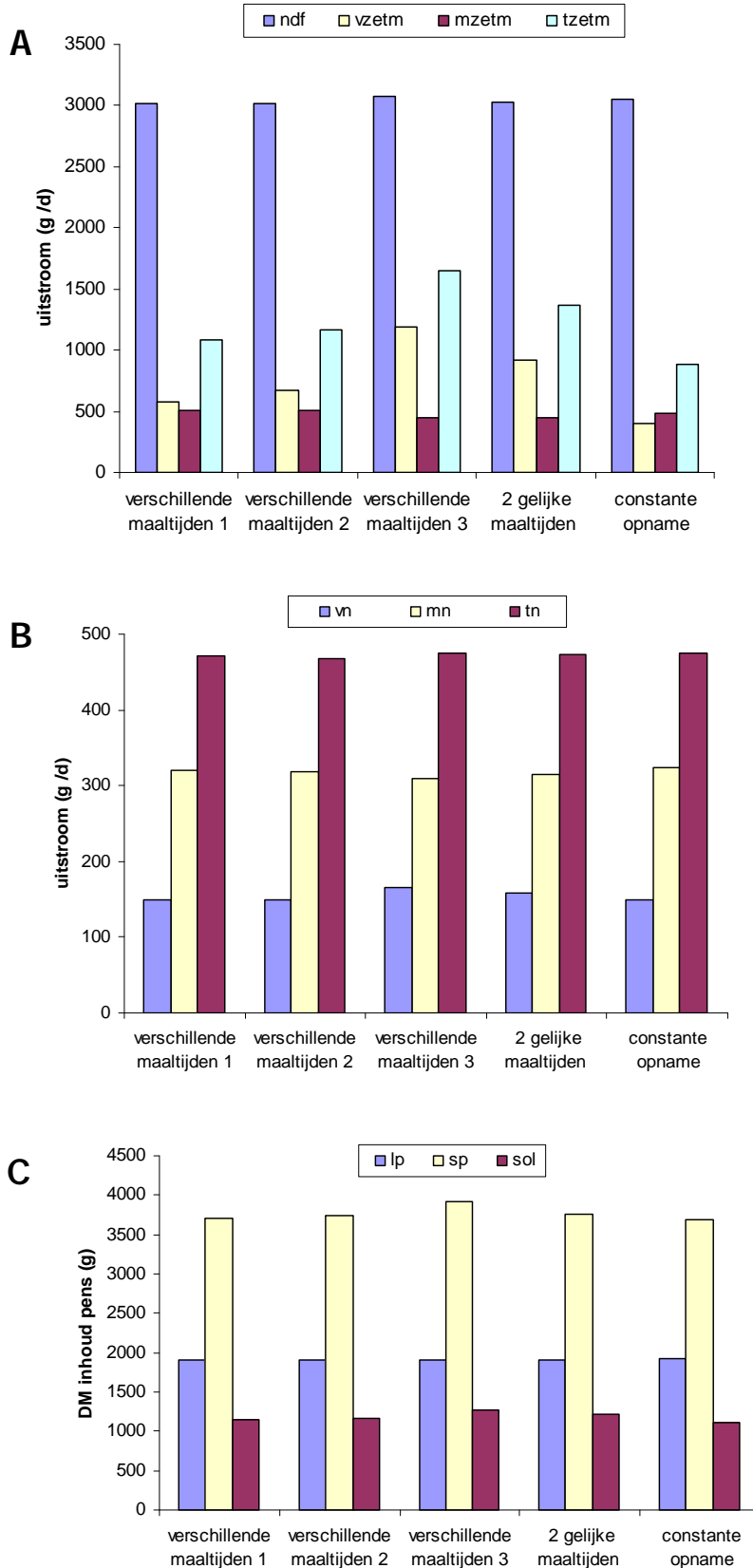
Het zo asynchroon mogelijk voeren van grasproducten en overige producten resulteerde in minder dan 1 procenteenheid daling in de NDF-vertering. Opnieuw bleek de zetmeelvertering wel gevoelig voor het aantal zetmeelrijke maaltijden en de mate waarin zetmeelrijke en zetmeelarme rantsoencomponenten synchroon worden opgenomen. Naast een lagere voerfrequentie van zetmeelrijke maaltijden (figuur 2.5A) gaf ook een meer asynchrone opname van de zetmeelrijke componenten een verlaging in de zetmeelvertering. Uitgaande van twee keer voeren gaf een asynchrone opname van zetmeelrijke rantsoencomponenten (vergelijking van 'verschillende maaltijden 3' en '2 gelijke maaltijden') een daling van de zetmeelvertering met 9 procenteenheden (figuur 2.6A) en ruim 1% daling van de uitstroom van microbiële N naar de dunne darm.

Minder zetmeelrijke maaltijden en een extreem asynchrone opname van zetmeelrijke en overige rantsoencomponenten (niet mengen van rantsoencomponenten) droegen dus beide bij aan de in totaal 24 procenteenheden lagere zetmeelvertering vergeleken met een constante voeropname. Deze lagere zetmeelvertering ging samen met een 4% daling van de voorspelde uitstroom van microbiële N.

Figuur 2.5 Voorspelde invloed van het aantal maaltijden van gelijke samenstelling op (A) de uitstroom naar de dunne darm van NDF, voer-zetmeel (vzetm), microbiel zetmeel (mzetm) en totale hoeveelheid zetmeel (tzetm), en op (B) de uitstroom naar de dunne darm van voer N (vn), microbiële N (mn) en totale hoeveelheid N (tn), en op (C) de hoeveelheid grote deeltjes (lp), kleine deeltjes (sp) en materiaal in de vloeistoffase (sol) op het gemiddelde nationale rantsoen van melkvee in het jaar 2004. Constante waarden werden aangenomen voor psf (0.4) en klpsp (3.5 /d)



Figuur 2.6 Voorspelde invloed van maaltijden van verschillende samenstelling op de dunne darmuitstroom van (A) NDF, voerzetmeel (vzetm), microbiel zetmeel (mzetm) en totale hoeveelheid zetmeel (tzetm), van (B) voer N (vn), microbiële N (mn) en totale hoeveelheid N (tn), en (C) op de hoeveelheid grote deeltjes (lp), kleine deeltjes (sp) en materiaal in de vloeistoffase (sol) voor het gemiddelde nationale rantsoen van melkvee in het jaar 2004. Zie de tekst voor verdere uitleg van de getoetste drie varianten. Ter vergelijking zijn tevens de resultaten uit figuur 2.5 voor twee gelijke maaltijden en voor een constante voeropname toegevoegd



2.6 Discussie

Deeltjesverkleining

De conclusies rondom het effect van deeltjesverkleining en deeltjesgrootte komen overeen met die uit een eerdere analyse van Bannink et al. (1997b) voor de invloed van fSp en kLpSp in het pensmodel van Baldwin et al. (1987). Het mechanisme van deeltjesverkleining heeft met name een invloed op de hoeveelheid grote deeltjes in de pens, en daarmee op de hoeveelheid DS en het vloeistofvolume dat daaraan gekoppeld is. Ook uit de huidige studie blijkt dat het uiteindelijke effect op de voorspelde vertering in de pens marginaal blijft. Alleen extreme wijzigingen in fSp en kLpSp geven hooguit enkele procenteenheden verandering in de verteerbaarheid van NDF, zetmeel en N.

Doorgaans wordt een aandeel van 70 tot 80% kleine deeltjes (deeltjes die een maaswijdte van 1 tot 2 mm passeren) in de totale deeltjesmassa aangetroffen in de pens (Poppi, 1981; Bosch, 1991). De door Bannink et al. (1997b) bestudeerde rantsoenen bestonden voor het merendeel uit vers gras (minimaal 65% van de DS) dat in een vroeg groeistadium werd geoogst en zeer goed verteerbaar was, en werd aangevuld met krachtvoerders die enkel kleine deeltjes bevatten. Geconcludeerd werd dat voor een realistische voorspelling van het percentage kleine deeltjes in de pens de waarde van fSp verhoogd diende te worden van 0.4 naar 0.6, en kLpSp van 1.5 /d naar ongeveer 3.0 /d.

De eigenschappen van dit verse gras waren echter extreem vergeleken met die van de huidige grasproducten en die in het gemiddelde nationale rantsoen van melkvee in het jaar 2004 (uitgangspunt huidige studie). Deze laatste grasproducten bevatten een lager eiwitgehalte, zijn waarschijnlijk minder snel afbreekbaar en de deeltjes minder snel verkleinbaar. Bovendien is het aandeel vers gras in het rantsoen, met 13% van de opgenomen DS, veel lager dan in de studie van Bannink et al. (1997b). Om deze reden leek een waarde van 0.4 eerder van toepassing, en bovendien is deze waarde conform de waarden voorgesteld door Baldwin et al. (1987). Eveneens conform de eerdere bevindingen van Bannink et al. (1997b) werd ook in de huidige studie alleen een realistisch aandeel van kleine deeltjes verkregen bij waarden voor kLpSp die hoger zijn dan 3.5 /d (figuur 2.3B; 59, 65 en 71% kleine deeltje bij een kLpSp van resp. 2.5, 3.5 en 4.5 /d). Dergelijke waarden zijn hoog vergeleken met de hoogste waarden gerapporteerd in de literatuur (0.96 tot 3.12 /d; Woodford & Murphy, 1988), maar dit ligt in lijn van de verwachting gezien de hoge kwaliteit van in Nederland geoogst ruwvoer.

Maaltijden van gelijke samenstelling

De uitkomst van de simulatiestudies dat bij meerdere maaltijden per dag het aantal maaltijden een gering effect heeft op de pensfunctie stemt overeen met de literatuur voor melkvee die over het algemeen melding maakt van geringe en bovendien niet-consistente effecten (Sutton et al., 1985; Shabi et al., 1998). Waargenomen effecten op de DS- en NDF-vertering en de microbiële groei zijn waarschijnlijk eerder gerelateerd aan de invloed van het maaltijdpatroon op de pH van pensvloeistof, de passagesnelheid van vloeistof en deeltjes en op de voeropname, dan aan een meer of minder wisselende substraatbeschikbaarheid voor micro-organismen. Bij de simulaties in de huidige studie werden pH, passagesnelheden en voeropname echter constant gehouden. Het effect van deze parameters op de voorspelde pensfunctie werd daarmee juist uitgesloten.

De huidige studie voorspelt wel aanzienlijke verschillen tussen één maaltijd en meerdere maaltijden per dag. Deze uitkomst wijst in dezelfde richting als enkele *in vivo* waarnemingen bij rundvee. Froetschel & Amos (1991) vonden, vergeleken met twaalf maal daags voeren, bij slechts één maal voeren een 12% hogere DS inhoud en een 23% hoger vloeistofvolume in de pens van Jersey-stieren. De voeropname was 6 tot 7 kg DS/dag en de DS bestond voor 40% uit maiszetmeel en 60% sorghumkuil. De fractionele turnoversnelheid van DS en NDF was resp. 24 en 9% lager, wat duidt op een verlaagde NDF-vertering. Deze verschillen waren echter niet aanwezig indien een derde deel van sorghumkuil werd vervangen door sojahunten (slechts 2% hogere DS inhoud in de pens en een nauwelijks hoger vloeistofvolume). Bovendien waren bij deze behandeling de veranderingen in de fractionele turnover van DS en NDF niet meer consistent met elkaar.

Ook in een studie van Dhiman et al. (1991) met melkkoeien werden duidelijke verschillen gevonden tussen één maal en vier maal dagelijks voeren. Het rantsoen bestond uit alfalfahooi, maïskuil, maïs en sojaschroot voor resp. 36, 9, 35 en 11% van de DS. Daarnaast werd fijnmalen en ontsluiten van maïs met elkaar vergeleken. Een beperking tot één maal daags voeren bij fijngemalen en ontsloten maïs leidde tot een resp. 3 en 6 procenteenheden lagere fecale DS-vertering en een resp. 9 en 10 procenteenheden lagere fecale NDF-vertering. Het is zeer aannemelijk dat heeft samengehangen met verschillen in NDF-vertering in de pens. Daarmee stemmen deze resultaten overeen met de voorspelde effecten van slechts één maal voeren in de huidige simulatiestudie, echter de door Dhiman et al. (2002) waargenomen verschillen zijn groter. Dit is mogelijk het gevolg van enerzijds de hogere voeropname (ruim 24 versus 20 kg DS/d in de huidige simulatiestudie), en anderzijds het hogere zetmeelgehalte in het rantsoen (26% versus 16% van de DS in de huidige simulatiestudie). Bovendien heeft de hogere pH van pensvloeistof (resp. 0.11 en 0.06 pH eenheid hoger bij resp. fijngemalen en

ontsloten maïs) door frequenter voeren waarschijnlijk een verbeterde NDF-vertering tot gevolg gehad, terwijl in de huidige simulatiestudie constante pH-waarden als modelinvoer werden aangehouden.

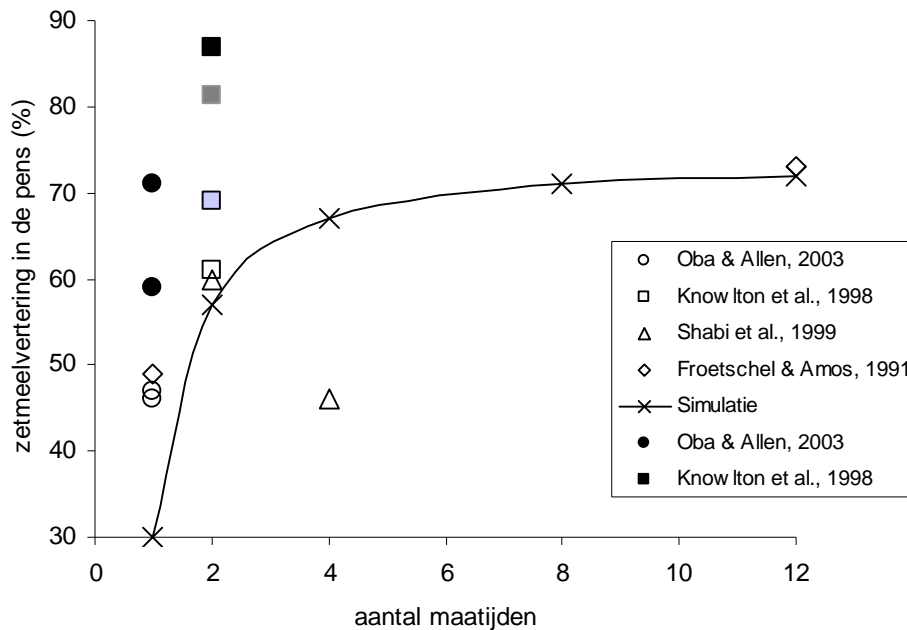
In tegenstelling tot een stijging van de pH bij meerdere keren voeren t.o.v. één keer voeren (1 vs. 12 keer voeren door Froetschel & Amos, 1991; 1 vs. 4 keer voeren door Dhiman et al., 2002) werd bij meerdere keren voeren t.o.v. twee keer voeren (2 vs. 24 keer voeren door Sutton et al., 1986; 2 vs. 4 keer voeren door Shabi et al., 1999) juist een daling van de pH gevonden en een stijging van het relatieve aandeel propionzuur in pensvloeistof. Er werden echter geen significante of consistente effecten gevonden op de NDF-vertering. Kennelijk zijn de effecten van het verhogen van de maaltijdfrequentie op de pH en NDF-vertering bij de uitgangssituatie van één keer dagelijks voeren verschillend van die bij een uitgangssituatie van twee keer dagelijks voeren. Ook de resultaten in de huidige simulatiestudie geven aan dat verschillen tussen twee en meerdere keren voeren veel geringer van omvang zijn (figuur 2.5). Mogelijk zijn de effecten van een gewijzigde pH of passagesnelheid van grotere invloed op de NDF-vertering dan de effecten van voerfrequentie bij meerdere keren voeren. Verstremeling van voerfrequentie met gerealiseerde voeropname (bijv. Dhiman et al., 2002; Shabi et al., 1999) bemoeilijkt echter de evaluatie van gerapporteerde *in vivo* waarnemingen.

Zowel bij één maaltijd als bij meerdere maaltijden als uitgangssituatie leidde het verhogen van de voerfrequentie tot een toename in voorspelde zetmeelvertering in de pens (figuur 2.5A). Deze toename werd eveneens waargenomen door Froetschel & Amos (1991) bij Jersey-stieren in de vorm van een nagenoeg verdubbeling van de fractionele turnoversnelheid (som passage- en afbraaksnelheid) van zetmeel bij een toename van één naar twaalf keer dagelijks voeren. Ook in de huidige simulatiestudie werd een fors effect van 40% toename van de zetmeelvertering voorspeld.

In de studie van Shabi et al. (1999) kwam echter geen duidelijk effect op zetmeelvertering naar voren bij een verhoging van de voerfrequentie van twee naar vier keer dagelijks. Echter, de voeropname verschilde maximaal 13% tussen de behandelingen (17.4 tot 19.6 kg DS/d) en het zetmeelgehalte van de rantsoen-DS was hoog (40% maïs en 50% zetmeel). Mogelijk lagen deze sterk verschillende omstandigheden ten grondslag aan het uitblijven van een effect op zetmeelvertering. Anderzijds geven ook de simulatieresultaten aan dat de zetmeelvertering minder dan 10 procenteenheden toeneemt bij een verhoging van de voerfrequentie van twee naar vier keer dagelijks (figuur 2.5A). Een verschil van deze orde van grootte komt mogelijk niet duidelijk naar voren uit *in vivo* meetwaarden vanwege een grote variatie. Het is ook mogelijk dat de techniek van bemonstering van de inhoud van het abomasum (i.p.v. de meer gangbare techniek van bemonstering van duodenum) tot minder betrouwbare uitkomsten heeft geleid.

Een zelfde beeld van de invloed van de frequentie van zetmeelopname komt naar voren wanneer verschillende studies met gemalen maïs als voornaamste zetmeelbron voor melkkoeien met elkaar vergeleken worden. In de studie van Oba & Allen (2003) was met één keer dagelijks voeren de zetmeelvertering 46 en 47% bij een hoog en laag zetmeelgehalte in het rantsoen. Bij twee maal daags voeren in de studies van Knowlton et al. (1998) en Shabi et al. (1999) werd een 15 procenteenheden hogere zetmeelvertering waargenomen van resp. 61 en 60%. Onder aanname van een passagesnelheid van 6.5% / uur werd uit de turnoversnelheden van Froetschel & Amos (1991) een zetmeelvertering geschat van 49% bij één keer daags voeren. In figuur 2.7 zijn de uitkomsten van deze studies nog eens naast elkaar weergegeven (open symbolen) en vergeleken met de in de huidige studie voorspelde invloed van voerfrequentie. De eveneens weergegeven uitkomsten voor geënsileerde maïs met een laag DS-gehalte geven een zelfde beeld (gesloten symbolen). Er is geen relatie tussen zetmeelopname of het zetmeelgehalte van het rantsoen en de waargenomen zetmeelvertering. Geconcludeerd wordt dat de *in vivo* waarnemingen de voorspelde toename in zetmeelvertering in de huidige studie ondersteunen. Het voorspelde effect was veel groter dan het *in vivo* waargenomen effect. De reden hiervoor is dat tijdens de experimenten het verstrekte rantsoen meer gespreid in de tijd zal zijn geconsumeerd dan de strikte één of twee maaltijden van beperkte duur die in de huidige studie zijn aangehouden.

Figuur 2.7 De relatie tussen voerfrequentie en zetmeelvertering voor gemalen maïs (open symbolen) of geplette maïs (gearceerde symbolen), en voor geënsileerde maïs met een laag DS-gehalte (gesloten symbolen). Gegevens zijn ontleend aan Oba & Allen (2003), Knowlton et al. (1998), Shabi et al. (1999) en Froetschel & Amos (1991). De curve beschrijft de resultaten van de huidige simulatiestudie (gegevens uit figuur 2.5A)



Maaltijden van verschillende samenstelling

Het voorspelde effect van het voeren van maaltijden met een verschillende samenstelling (voeren van afzonderlijke rantsoencomponenten i.p.v. een gemengd rantsoen) was gering. Effecten op de pensvertering en de uitstroom van microbiële N naar de dunne darm bleven zeer beperkt. Bij het zo asynchroon mogelijk voeren van een maaltijd met zetmeelrijke rantsoencomponenten en de overige rantsoencomponenten werd een geringe verlaging van de vertering en de uitstroom van microbiële N voorspeld. Dit laatste was echter zo beperkt dat het niet aantoonbaar zal zijn onder *in vivo* omstandigheden.

Ook in recent experimenteel onderzoek kan geen positief effect worden aangetoond van beter gesynchroniseerde rantsoenen op de efficiëntie van microbiële eiwitsynthese en de N-benutting door melkkoeien (Van Duinkerken et al., 2007; Tamminga et al., 2007). Eerdere conclusies van Bannink & Tamminga (2005) op dit terrein lijken dus bevestigd te worden door zowel de resultaten van de huidige simulatiestudie als die van recent Nederlands experimenteel onderzoek.

De simulatieresultaten in de huidige studie werden verkregen onder aanname van gelijke voeropname, pH van pensvloeistof en passagesnelheden van deeltjes en vloeistof. Onder *in vivo* omstandigheden zullen er echter wel veranderingen optreden die tevens de pensvertering en microbiële groei zullen beïnvloeden. Zo is het zo veel mogelijk asynchroon voeren niet aan te bevelen vanwege de (tijdelijk) sterke verlaging van de pH van pensvloeistof die dan kan optreden, wat de NDF-vertering remt en mogelijk de voeropname. Geconcludeerd wordt dat de gunstige resultaten in de praktijk van gemengd voeren hoofdzakelijk toegeschreven moeten worden aan een stabielere pensfermentatie met minder schommelingen van de pH, een betere NDF-vertering en een hogere voeropname. Deze effecten wegen waarschijnlijk ruimschoots op tegen een (mogelijk) verhoogd zetmeelaanbod aan de dunne darm als gevolg van minder frequent, niet gemengd en asynchroon voeren.

2.7 Conclusies

Gesimuleerde effecten van deeltjesgrootte en -verkleining, en van voerfrequentie op de pensfunctie lijken redelijk in overeenstemming met *in vivo* waargenomen effecten. Verder onderzoek is echter nodig met bij voorkeur aanvullende *in vivo* gegevens.

Het beperken tot slechts één enkele keer daags voeren heeft relevante consequenties voor de pensfunctie, blijkend uit zowel de huidige studie als uit experimenteel onderzoek, maar is minder relevante voor de praktijk. Melkkoeien spreiden uit zichzelf (mede afhankelijk van voerverstrekking) de voeropname in de tijd door perioden van voeropname af te wisselen met perioden van herkauwen. Dit maakt simulatie van een enkele maaltijd niet erg realistisch. Bij meerdere keren daags voeren bleken, afgezien van de zetmeelvertering, de simulatieresultaten tamelijk ongevoelig voor voerfrequentie.

Om deze reden wordt geconcludeerd dat de afbraakarakteristieken van voersubstraten, de passagesnelheid van deeltjes en vloeistof en voeropname het meest bepalend zijn voor een voorspelling van pensvertering en nutriëntenaanbod aan de melkkoe.

Een aantal belangrijke aspecten met betrekking tot de dynamiek van deeltjes en maaltijdpatronen zijn nog niet weergegeven in het model. Dit betreft de dynamiek van speekselproductie en herkauwactiviteit, van wateropname en wateruitwisseling tussen pensinhoud en bloed, van de deeltjes- en vloeistofpassage, en van een vertraagd beschikbaar komen van de celinhoud en de uitwasbare fractie van substraten. In principe kunnen dergelijke aspecten aan het model worden toegevoegd, zoals al beschreven door Baldwin (1995). Naar mening van de auteurs is een modelmatige weergave van deze processen niet goed mogelijk omdat het ontbreekt aan experimentele gegevens voor een voldoende onderbouwing.

De waarde van de weergave van deeltjesgrootte en -verkleining is vooral gelegen in een meer realistische voorspelling van de DS-inhoud en vulling van de pens, met bijbehorend vloeistofvolume. Dit is van belang bij het nagaan van de invloed van de ruwvoereigenschappen op pensvulling en van een eventuele fysieke beperking daarvan op de voeropname. Hiervoor is het nodig om grenzen te stellen aan de pensvulling en om het effect te schatten van ruwvoerkwaliteit of ruwvoerbewerking op deeltjesgrootte en deeltjesverkleiningssnelheid. Een voordeel van weergave van afzonderlijke maaltijden is voornamelijk gelegen in de mogelijkheid om de invloed van maaltijden op de dynamiek van de pH van pensvloeistof, de beschikbaarheid en passage van substraat, het type en de hoeveelheid VZ die gevormd wordt, de beschikbaarheid van ammoniak in pensvloeistof en de recycling van ureum-N via de penswand te voorspellen. De combinatie van deze beide weergaven in het pensmodel maakt het mogelijk om het model in te zetten voor beoordeling van het risico op overschrijding van grenswaarden voor een optimaal functionerende pens. Hierbij valt te denken aan een beoordeling van de beschikbaarheid van energie- en N-bronnen voor microbiële groei, de retentietijd van uitwasbaar en afbreekbaar substraat in de pens, de capaciteit voor recycling van N naar de pens, de VZ-concentratie en pH van pensvloeistof, of de fysieke vulling van de pens.

2.7 Literatuur hoofdstuk 2

- Baldwin, R.L., J.H.M. Thornley & D.E. Beever (1987) Metabolism of the lactating cow. II. Digestive elements of a mechanistic model. *Journal of Dairy Research* 54: 107-131.
- Baldwin, R.L. (1995) Modeling Ruminant Digestion and Metabolism. Chapman & Hall, London, UK.
- Bannink, A., H. de Visser, J. Dijkstra & J. France (1997a) Impact of diet-specific input parameters on simulated rumen function. *Journal of Theoretical Biology*, 184: 371-384.
- Bannink, A., H. de Visser & A.M. van Vuuren (1997b) Comparison and evaluation of mechanistic rumen models. *British Journal of Nutrition* 78: 563-581.
- Bannink, A., H. de Visser, A. Klop, J. Dijkstra & J. France (1997c) Causes of inaccurate prediction of volatile fatty acids by simulation models of rumen function in lactating cows. *Journal of Theoretical Biology* 189: 353-366.
- Bannink, A. & W.J.J. Gerrits (2004a) Beschrijving functionaliteit gebruikersinterface voor het op "nutriënten gebaseerde voederwaarderingssysteem voor melkvee". Report 04/10011459 Deel A. Animal Sciences Group, Lelystad.
- Bannink, A. & W.J.J. Gerrits (2004b) Beschrijving functionaliteit gebruikersinterface voor het op "nutriënten gebaseerde voederwaarderingssysteem voor melkvee". Schermontwerpen. Report 04/10011459 Deel B. Animal Sciences Group, Lelystad.
- Bannink, A. & S. Tamminga (2005) Rumen Function. Pages 263-288 // *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*, 2nd Edition (Eds. J. Dijkstra, J.M. Forbes & J. France) CAB International, Wallingford, UK.
- Bannink, A. & J. Dijkstra (2006) Voorspelling van de zuurgraad van pensvloeistof. Vertrouwelijk ASG rapport 12, Lelystad, NL.
- Bosch, M.W. (1991). Influence of stage of maturity of grass silages on digestion processes in dairy cows. PhD Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, NL.
- Boudon, A. & J.L. Peyraud (2001) The release of intracellular constituents from fresh ryegrass (*Lolium perenne* L.) during intensive mastication in dairy cows: effect of intracellular constituent, season and stage of maturity. *Animal Feed Science & Technology* 93: 229-245.
- Chilibroste, P. (1999) Grazing time: the missing link. A study of the plant-animal interface by integration of experimental and modelling approaches. PhD Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, NL.
- Chilibroste, P., M. Gibb & S. Tamminga (2005) Pasture characteristics and animal performance. Pages 681-706. // *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*, 2nd edition (Eds. J. Dijkstra, J.M. Forbes & J. France). CAB International, Wallingford, UK.
- Cone, J.W. & A.H. van Gelder (2005) Onderzoek naar de aard en de fermentatiekarakteristieken van de uitwasbare zetmeelfractie. Rapport 05.101225, Nutrition and Food, ASG, Wageningen UR, Lelystad, 40 pp.
- Dhiman, T.R., M.S. Zaman, I.S. MacQueen & R.L. Boman (2002) Influence of corn processing and frequency of feeding on cow performance. *Journal of Dairy Science* 85: 217-226.
- Dijkstra, J., H.D.St.C. Neal, D.E. Beever & J. France (1992) Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: model description. *Journal of Nutrition* 122: 2239-2256.
- Dijkstra, J., H. Boer, J. Van Bruchem, M. Bruining & S. Tamminga (1993) Absorption of volatile fatty acids from the rumen of lactating dairy cows as influenced by volatile fatty acid concentration, pH and rumen volume. *British Journal of Nutrition* 69: 385-396.

- Dijkstra, J., J. France, A.G., Assis, H.D.St.C. Neal, O.F. Campos & L.J.M. Aroeira (1996) Simulation of digestion in cattle fed sugarcane: model development. *Journal of Agricultural Science* 127: 231-246.
- Dobson, A., A.F. Sellers & G.T. Shaw (1970) Absorption of water from isolated ventral sac of rumen of the cow. *Journal of Applied Physiology* 28: 100.
- Duinkerken, G. van, G.J. Remmelink, A.M. van Vuuren, M.C. Blok & J. Bakker (2007) Penssynchronisatie: toetsing in voederproeven. ASG rapport 30, Lelystad. In druk.
- Froetschel, M.A. & H.E. Amos (1991) Effects of dietary fiber and feeding frequency on ruminal fermentation, digesta water-holding capacity, and fractional turnover of contents. *Journal of Animal Science* 69: 1312-1321.
- Knowlton, K.F., B.P. Glenn & R.A. Erdman (1998) Performance, ruminal fermentation, and site of starch digestion in early lactation cows fed corn grain harvested and processed differently. *Journal of Dairy Science* 81: 1972-1984.
- Lopez S., F.D.D. Hovell, J. Dijkstra & J. France (2003) Effects of volatile fatty acids supply on their absorption and on water kinetics in the rumen of sheep sustained by intragastric infusions. *Journal of Animal Science* 81: 2609-2616.
- Oba, M. & M.S. Allen (2003) Effect of corn grain conservation method on ruminal digestion kinetics for lactating dairy cows at two dietary starch concentrations. *Journal of Dairy Science* 86: 184-194.
- Poppi, D.P., D.J. Minson & J.H. Ternouth (1981) Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. III. The retention time in the rumen of large feed particles. *Australian Journal of Agricultural Research* 32: 123-137.
- Reynolds, C.K., B. Durst, B. Lupoli, D.J. Humphries & D.E. Beever (2004) Visceral tissue mass and rumen volume in dairy cows during the transition from late gestation to early lactation. *Journal of Dairy Science* 87: 961-971.
- Saenz E.A.C., A. Bannink, E. Kebreab, J. France & J. Dijkstra (2006) Simulation of rumen particle dynamics using a non-steady state model of rumen digestion and nutrient availability in dairy cows fed sugarcane. In *Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals* (Eds. E. Kebreab, J. Dijkstra, J. France, A. Bannink & W.J.J. Gerrits). CAB International, Wallingford, UK.
- Shabi, Z., A. Arieli, I. Bruckental, Y Aharoni, S. Zamwel, A. Bor & H. Tagari (1998) Effect of synchronization of the degradation of dietary crude protein and organic matter and feeding frequency on ruminal fermentation and flows of digesta in the abomasum of dairy cows. *Journal of Dairy Science* 81: 1991-2000.
- Shabi, Z., I. Bruckental, S. Zamwell, H. Tagari & A. Arieli (1999). Effects of extrusion of grain and feeding frequency on rumen fermentation, nutrient digestibility, and milk yield and composition in dairy cows. *Journal of Dairy Science* 82: 1252-1260.
- Sutton, J.D., W.H. Broster, D.J. Napper & J.W. Siviter (1985) Feeding frequency for lactating cows: effects on digestion, milk production and energy utilization. *British Journal of Nutrition* 53: 117-130.
- Sutton, J.D., I.C. Hart, W.H. Broster, R.J.E. Elliott & E. Schuller (1986) Feeding frequency for lactating cows: effects on rumen fermentation and blood metabolites and hormones. *British Journal of Nutrition* 56: 181-192.
- Tamminga, S., G. Brandsma, J. Dijkstra, G. van Duinkerken, A.M. van Vuuren & M.C. Blok (2007). Eiwitwaardering voor herkauwers: het DVE / OEB 2007 systeem. CVB Documentatierapport 52, Centraal Veevoeder Bureau, Lelystad, NL.
- Woodford, S.T. & M.R. Murphy (1988). Dietary alteration of particle breakdown and passage from the rumen in lactating dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 71: 687-696.

3 Vetzuurmetabolisme in de pens

3.1 Inleiding

Langketen vetzuren (LKVZ) zijn een bruikbare energiebron voor melkvee. Het gehalte aan vet in het rantsoen mag echter niet de 50 tot 70 g per kg drogestof overschrijden omdat een hoog vetgehalte de microbiële activiteit en de afbraak van substraat negatief kan beïnvloeden (Palmquist & Jenkins, 1980). Onverzadigde LKVZ remmen de fermentatie in het algemeen meer dan verzadigde LKVZ (Henderson, 1983; Maczulak et al., 1981). In de pens treedt een sterke hydrogenering op van onverzadigde LKVZ. De mate van hydrogenering neemt echter af indien het rantsoen een geringere hoeveelheid NDF bevat of indien de hoeveelheid onverzadigde LKVZ groter wordt (overzicht van Harfoot & Hazlewood, 1997). Er zijn dus verschillende voerfactoren die een grote invloed kunnen uitoefenen op de hoeveelheid en het type LKVZ dat in de dunne darm verteerd wordt en op de LKVZ samenstelling van melkvet en lichaamsvet.

Ondanks de grote invloed van ruw vet en LKVZ op de pensfermentatie is tot dusver relatief weinig aandacht geschonken aan het weergeven hiervan in bestaande mechanistische modellen van pensfermentatie. De invloed van ruw vet en LKVZ werd niet weergegeven in de modellen van Baldwin *et al.* (1970), France *et al.* (1982), Dijkstra et al. (1992) en Lescoat & Sauvant (1995). De enige bekende studies op dit terrein zijn de modelmatige benadering van Dijkstra et al. (2000) met een modelmatige weergave van de invloed van LKVZ, en de modelmatige benadering van Argyle & Baldwin (1989), later nog eens gepubliceerd door Baldwin (1995) voor de invloed van ruw vet op de afbraak van NDF en de efficiëntie van microbiële groei. De studie van Dijkstra et al. (2000) bevat uiteenlopende details rondom de hydrogenering van LKVZ en de invloed van verzadigde en onverzadigde LKVZ op de activiteit van de cellulolytische bacteriën en protozoën. De studie van Argyle & Baldwin (1988) beperkt zich tot een veel eenvoudigere weergave van het algemene effect van ruw vet. Het doel van het tweede onderdeel van deze studie is het weergeven van de invloed van het vetmetabolisme in de pens op het verloop van pensfermentatie. De aanpassingen door Dijkstra et al. (2000) in het model van Dijkstra et al. (1992) worden beschreven. Deze aanpassingen zijn in de huidige studie aangevuld met een weergave van de invloed van pH op het vetmetabolisme. Het model beschrijft de invloed van ruw vet en van onverzadigde en verzadigde LKVZ op de activiteit van specifieke klassen micro-organismen en de gevolgen hiervan voor het verloop van pensfermentatie. Ten slotte is een beperkte evaluatie toegevoegd.

3.2 Modellen in de literatuur

Recent is een studie verschenen van Moate et al. (2004) waarin tevens een beknopte review is opgenomen van de momenteel beschikbare modellen van LKVZ-metabolisme in de pens (Moate et al., 2004; NRC, 2001; Dijkstra et al., 2000). Zij geven aan dat het NRC-model een erg simplistische benadering betreft waarbij afzonderlijke LKVZ-verteringscoëfficiënten zijn opgenomen voor verschillende bronnen, maar waarbij geen onderscheid wordt gemaakt tussen types LKVZ. Verder wordt verondersteld dat bij een toename van de DS-opname de verteringscoëfficiënt daalt. Moate et al. (2004) zelf ontwikkelden een uitgebreide weergave waarbij de methodologie van het CNCPS-systeem (Sniffen et al., 1992) wordt gevolgd. Er is dus geen nadruk gelegd op het weergeven van de onderliggende microbiële mechanismen, zoals in de studie van Dijkstra et al. (2000) en de huidige studie, maar er is gekozen voor een sterk empirische benadering. Deze empirische benadering houdt in dat de hydrolysesnelheid van vet en de hydrogeneringsnelheid van LKVZ wordt berekend uit de ratio van een veronderstelde fractionele verteringsnelheid en de fractionele verdwijningsnelheid uit de pens. Deze methode is vergelijkbaar met die voor de schatting van de substraatafbraak in de pens op basis van *in sacco* fractionele afbraaksnelheid en fractionele passagesnelheid. Een dergelijke benadering heeft echter belangrijke beperkingen. Ten eerste kunnen waargenomen effecten op het vetmetabolisme in de pens alleen tot uiting komen in de aanname voor de fractionele hydrolyse- en hydrogeneringsnelheid. Ten tweede is er geen mechanisme beschreven, wat de relatie met andere onderdelen van een mechanistisch pensmodel onduidelijk maakt.

3.3 Modelbeschrijving

Algemene opzet weergave invloed ruw vet

Dijkstra et al. (1992) geven geen expliciete beschrijving voor ruw vet en veronderstellen dat ruw vet uit voer volledig doorstroomt naar de dunne darm en dat ruw vet de pensfermentatie niet beïnvloedt. Neal et al (1992) onderkennen echter reeds dat met deze aanname het model ongeschikt is voor de evaluatie van rantsoenen met een hoog vetgehalte omdat de weergave van het inhiberende effect van vet op de NDF-afbraak ontbreekt. Om de invloed van ruw vet en LKVZ te kunnen weergeven werd door Dijkstra et al. (2000) de “pool” voor ruw vet vervangen door drie afzonderlijke vet-“pools”: niet-gehydrolyseerd ruw vet, verzadigde LKVZ (**LKVZv**) en onverzadigde LKVZ (**LKVZo**). Hierdoor is naast de benodigde invoer voor het model van het ruw vetgehalte van het rantsoen, eveneens invoer nodig omtrent de hoeveelheden niet-gehydrolyseerd ruw vet, LKVZv en LKVZo in het rantsoen en de hoeveelheden LKVZv en LKVZo in niet-gehydrolyseerd ruw vet (verzadiging van ruw vet). De drie “pools” en de bijbehorende “flows” zijn weergegeven in figuur 3.1 (Dijkstra et al., 2000). De LKVZ-samenstelling van niet-gehydrolyseerd vet bepaalt welke bijdrage hydrolyse van dit vet levert aan de LKVZv en LKVZo “pools” in de pens. Vrije LKVZ die worden opgenomen met voer komen direct in de LKVZv en LKVZo “pools” terecht.

Hydrolyse van vet

Niet-gehydrolyseerd vet dat opgenomen wordt met het voer en dat niet beschermd is tegen hydrolyse, wordt intensief gehydrolyseerd door micro-organismen in de pens (Jenkins, 1993; Harfoot & Hazlewood, 1997). In het model is een (fractionele) hydrolyse- of lipolysesnelheid (**klipo**) aangenomen die het negenvoudige is van **ksopa** als de fractionele passagesnelheid van voerdeeltjes in het model van Dijkstra et al. (1992), met als resultaat een fractie van 90% die gehydrolyseerd wordt. Indien vet beschermd is tegen hydrolyse dan dient een andere waarde te worden aangehouden. Bijvoorbeeld bij het voeren van “extruded fat” dient de hydrolysesnelheid te worden aangepast tot 2,3 maal de fractionele passagesnelheid van voerdeeltjes (resultaat 70% hydrolyse; Ashes et al., 1997).

Een lage pH van pensvocht remt de hydrolysesnelheid van vet (review Jenkins, 1993) en, volgend op vethydrolyse, eveneens de snelheid waarmee LKVZ gehydrogeneerd worden, zij het in mindere mate (Van Nevel & DeMeyer, 1996). Een lage pH geeft daarmee een bescherming tegen hydrogenering van LKVZo. Dit effect van de pH werd niet weergegeven door Dijkstra et al. (2000) maar blijkt wel uit gegevens van Kalscheur et al. (1997). Buffering van de pensinhoud bij een rantsoen met een gering aandeel ruwvoerders resulteerde in een stijging van de NDF-vertering van 38 naar 48%, en nam de mate van hydrogenering toe. Omdat verondersteld mag worden dat de hoeveelheid NDF in de pens afgenomen zal zijn bij een betere vertering, lijkt de hogere pH door buffering vooral tot de toename in hydrogenering te hebben geleid. Ook *in vitro* studies van Qiu et al. (2004) en Troegeler-Meynadier et al. (2003) duiden op een verminderde hydrogenering bij lage pH.

Om rekening te houden met de pH kan de fractionele hydrolysesnelheid vermenigvuldigd worden met een fractie (**f1pH**) volgens een sigmoïdaal verband zoals getoond in figuur 3.2. Uitgaande van de gegevens van Kalscheur et al. (1997a) werd aangenomen dat een daling van de pH van 6,0 naar 5,8 een reductie van f1pH geeft van 0,94 naar 0,74. Bij een pH waarde van 6,0 geeft het getoonde verband een verandering van f1pH-fractie van 0,035 eenheid per 0,1 eenheid verandering in pH. Het effect van pH op de hydrogenering van LKVZo komt hieronder aan bod.

In de vorm van een vergelijking kan de hydrolyse van vet als volgt worden weergegeven:

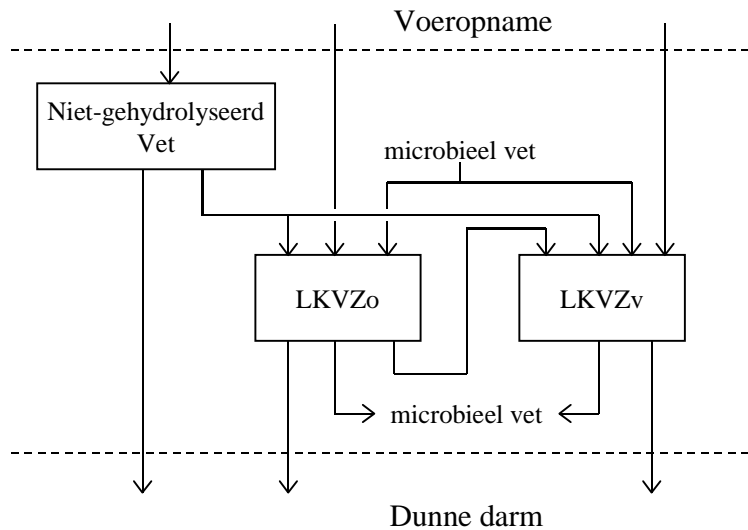
$$\text{Fractionele hydrolysesnelheid vet (/d)} = \text{ksopa} \times \text{klipo} \times \text{f1pH} \quad [3.1]$$

Hydrogenering van LKVZo

Naast de hydrolyse van vet vindt er tevens een intensieve hydrogenering van LKVZo tot LKVZv plaats (Jenkins, 1993; Harfoot & Hazlewood, 1997). De maximale fractionele hydrogenering van LKVZo (**khydro**) wordt gelijk verondersteld aan negen maal de fractionele passagesnelheid van voerdeeltjes (resultaat 90% hydrogenering van LKVZo). De meeste hydrogenering vindt plaats op voerdeeltjes (Harfoot et al., 1973). Uit literatuurgegevens blijkt dat de hoeveelheid NDF in het rantsoen een positieve uitwerking heeft op de hydrogeneringssnelheid (Latham et al., 1972; Gerson et al., 1985). Verder blijken veel soorten micro-organismen in staat om poly-onverzadigde LKVZ te hydrogeneren, maar slechts enkele kunnen mono-onverzadigde LKVZ hydrogeneren (Harfoot & Hazlewood, 1997). Dit verklaart waarom een toename van de concentratie aan poly-onverzadigde LKVZ een toename geven van de vorming van mono-onverzadigde LKVZ, maar een afname geven van de vorming van verzadigde LKVZ (Noble et al., 1974; Fellner et al., 1985). Verder werd aangenomen dat alle LKVZo even gevoelig zijn voor hydrogenering en het model beschrijft geen isomerisatie (transvetzuur vorming) en onvolledige hydrogenering van LKVZo (Dijkstra et al., 2000).

In het model is aangenomen dat de NDF-concentratie een stimulerende uitwerking heeft op de (fractionele) hydrogeneringsnelheid door vermenigvuldiging van de maximale hydrogeneringssnelheid met een berekende fractie (**fNDF**). Deze fractie wordt berekend met een sigmoïdaal verband op basis van NDF-concentraties in de pens. Volgens dit verband wordt 90% van de maximale snelheid bereikt bij NDF-concentraties van 4,0 mmol NDF/l (zie figuur 3.3).

Figuur 3.1 Weergave van de in- en uitstroom (“flows”) voor de “pools” ongehydrolyseerd vet en LKVZo en LKVZv in het aangepaste pensmodel van Dijkstra et al., (1992). De figuur betreft een aangepaste versie van die in Dijkstra et al. (2000)



Tevens is een remmende uitwerking op de hydrogeneringsnelheid door toenemende LKVZo-concentraties weergegeven. Daartoe is de maximale hydrogeneringsnelheid eveneens vermenigvuldigd met een fractie (**f1LKVZo**) volgens een sigmoïdaal verband met de LKVZo-concentratie in de pens (figuur 3.3). Volgens dit verband wordt een afname tot 10% van de maximale snelheid bereikt bij een LKVZo-concentratie van 0,03 mmol/l. Het verband werd afgeleid uit gegevens van dunne darmdoorstroming van NDF, microbiële N, LKVZo en LKVZv (Klasmeyer & Clark, 1991; Klasmeyer et al., 1993; Doreau et al., 1993; Ferlay et al., 1993; Kalscheur et al., 1997a & b; Pantoja et al., 1994 & 1996) met de hierboven genoemde aannames. Ten slotte is de invloed van de pH op de snelheid van hydrogenering weergegeven door vermenigvuldiging van de maximale hydrogeneringsnelheid met een fractie (**f2pH**) volgens een sigmoïdaal verband met de pH van pensvocht. De hydrogenering van LKVZo wordt minder sterk geremd door een lagere pH dan de hydrolyse van vet (Van Nevel & Demeyer, 1996). Om deze reden wordt vooralsnog een verband aangehouden dat bij een daling van de pH van 6,0 naar 5,8 een daling geeft van f2pH van 0,94 naar 0,89. Bij een pH van 6,0 beschrijft het verband een daling van f2pH-fractie van 0,015 eenheid per 0,1 eenheid verandering in pH (i.t.t. 0,035 voor f1pH voor de snelheid van vethydrolyse; figuur 3.2).

In de vorm van een vergelijking kan bovenstaande als volgt worden weergegeven:

$$\text{Fractionele hydrogeneringsnelheid LKVZo (/d)} = \text{ksopa} \times \text{khydro} \times \text{f2pH} \times \text{functie (fNDF; f1LKVZo)} \quad [3.2]$$

Microbieel vet

Bij de hydrolyse van microbieel vet (**MV**) (predatie en afsterven van micro-organismen; Dijkstra et al., 1992) wordt aangenomen dat deze volledig hydrolyseert tot LKVZ in de pens. Deze microbiële LKVZ kunnen zowel LKVZv (**MLKVZv**) als LKVZo (**MLKVZo**) betreffen en om de verdeling tussen beide typen LKVZ te berekenen werden de volgende aannames gemaakt: 0,7 g LKVZ / g microbieel vet (Reichl & Baldwin, 1975), 0,8 g LKVZv / g microbiële LKVZ (Harfoot & Hazlewood, 1997) en 143 g ongehydrolyseerd vet in 1000 g polysaccharide-vrije microbiële massa (**MM**; Dijkstra et al., 1992). Deze aannames komen in de volgende vergelijkingen tot uitdrukking:

Synthese MV (g vet/d)	=	synthese MM x 0,143	[3.3]
Synthese MLKVZo (g LKVZ/d)	=	synthese MV x 0,7 x 0,2	[3.4]
Synthese MLKVZv (g LKVZ/d)	=	synthese MV x 0,7 x 0,8	[3.5]

Verder is aangenomen dat 20% van deze MLKVZv en MLKVZo gevormd worden met uit de pensvloeistof opgenomen LKVZ (Harfoot & Hazlewood, 1997). Een controle is ingebouwd in het model die ervoor zorgt dat de berekende LKVZ opname niet groter wordt dan de beschikbaarheid van LKVZ in pensvloeistof.

Invloed LKVZ op microbiële metabolisme

De LKVZ hebben een remmende werking op de activiteit van micro-organismen in de pens. De mate waarin de micro-organismen beïnvloed worden hangt af van het type LKVZ en het soort micro-organisme. De LKVZo hebben in het algemeen een veel sterker remmende werking dan LKVZv, en celwandafbrekende bacteriën en protozoën zijn in het algemeen gevoeliger dan de amylolytische bacteriën (reviews van Jenkins, 1993; Doreau & Ferlay, 1995; Harfoot & Hazlewood, 1997). Om deze reden is in het model aangenomen dat alleen de groei van celwandafbrekende bacteriën en protozoën wordt geremd door LKVZ.

Voor celwandafbrekende bacteriën werd aangenomen dat zij alleen door LKVZo geremd worden in hun activiteit (geen aparte invloed van ongehydrolyseerd vet). Dit effect werd in het model weergegeven door vermenigvuldiging van de afbraaksnelheid van potentieel afbreekbare NDF met een fractie (**f2LKVZo**). Deze fractie wordt berekend met een sigmoïdaal verband met de LKVZo-concentratie in de pens. Het verband geeft bij een LKVZo-concentratie van 0,015 mmol/l een afname van de NDF-afbraaksnelheid van 20% ten opzichte van de maximaal mogelijke afbraaksnelheid (figuur 3.3). Dit verband werd afgeleid op basis van *in vitro* gegevens van Maczulak et al. (1981) voor de remmende werking van oliezuur op de groei van celwandafbrekende micro-organismen. Deze waarnemingen werden representatief verondersteld voor alle LKVZo.

In de vorm van een vergelijking kan de remmende invloed van LKVZo op de NDF-afbraaksnelheid als volgt worden weergegeven:

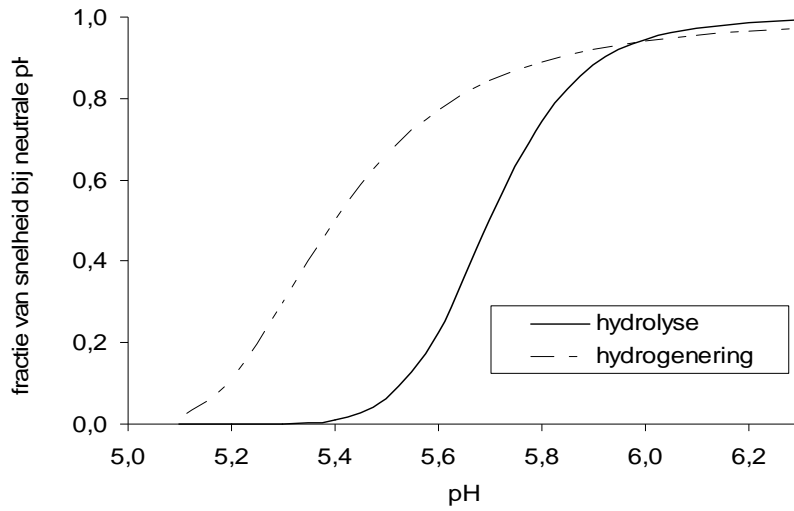
$$\text{Door LKVZo geremde afbraaksnelheid NDF (g/d)} = \text{functie (afbraaksnelheid NDF vlg. Dijkstra et al. (1992); f2LKVZo)} \quad [3.6]$$

De toevoeging van vet veroorzaakt eveneens een afname van de populatie protozoën in de pens maar er is geen duidelijkheid over de effecten van de mate van verzadiging of van de LKVZ-ketenlengte (review Doreau & Ferlay, 1995). Om deze reden is in het model aangenomen dat zowel LKVZv als LKVZo het metabolisme van protozoën remt. Deze remmende werking is weergegeven door middel van een lineaire afname van de fractie protozoën in de "pool" amylolytische micro-organismen bij een toename van de LKVZ-gehalten in voer boven de 40 g / kg drogestof. Deze afname is weergegeven door vermenigvuldiging van de fractie protozoën (**fpoma** in model Dijkstra et al., 1992) te vermenigvuldigen met een fractie **f3LKVZ**.

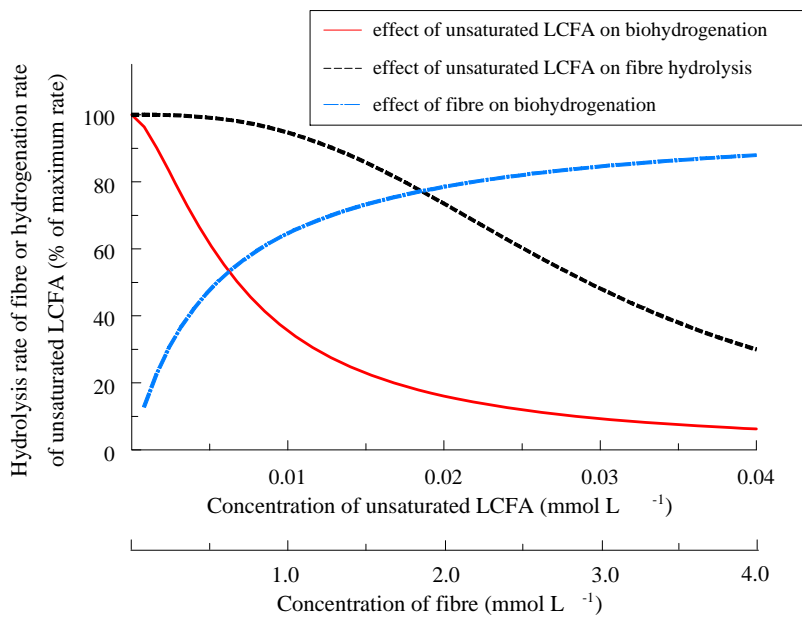
In de vorm van vergelijking 3.7 is de remmende invloed van LKVZ op de fractie protozoën in de "pool" amylolytische micro-organismen weergegeven, waarbij f3LKVZ een negatieve waarde heeft en bij meer dan 150 gram vet en LKVZ in het rantsoen een uitsterven van de protozoële populatie geeft

$$\text{verlaagde fpoma door LKVZ (onder condities van LKVZ-gehalte > 40)} = \text{fpoma vlg. Dijkstra et al. (1992)} + (\text{LKVZ-gehalte voer} - 40) \times \text{f3LKVZ} \quad [3.7]$$

Figuur 3.2 Het effect van pH op de snelheid van vethydrolyse en biohydrogenering van onverzadigde LKVZ, uitgedrukt als fractie van de snelheid bij neutrale pH



Figuur 3.3 Effect van de concentratie van onverzadigde LKVZ en van NDF in de pens op de hydrogeneringssnelheid van onverzadigde LKVZ, en van de concentratie van onverzadigde LKVZ op de afbraaksnelheid van NDF als aanpassing van het pensmodel van Dijkstra et al. (1992). Figuur is overgenomen uit Dijkstra et al. (2000)



3.4 Gevoeligheidsanalyse & evaluatie

Een gevoeligheidsanalyse werd uitgevoerd door Dijkstra et al. (2000) waarin het modelgedrag werd bestudeerd op wijzigingen van het aandeel ruwvoer in het rantsoen, het vetgehalte in het rantsoen en de verzadigingsgraad van LKVZ. De rantsoenen bestonden uit verschillende hoeveelheden hooi en krachtvoer met een dagelijkse opname van 17 kg drogestof per dag. De gehalten (g / kg drogestof) aan NDF, zetmeel, suikers en N waren in hooi 520, 0, 100 en 22, en in krachtvoer 200, 350, 100 en 28. Voor het vetgehalte werd een normale waarde van 40 en een arbitraire hoge waarde van 80 g vet/kg drogestof aangehouden, met overeenkomende hoeveelheden LKVZ van 28 en 62 g/kg drogestof. Ook voor de verzadigingsgraad van de LKVZ werd een arbitraire lage en hoge waarde gekozen van 20 en 80%. Deze berekeningen zijn uitgevoerd zonder de invloed van de pH (f1pH en f2pH beide op 1,0 gesteld; tabel 3.1).

De modeluitkomsten (tabel 3.1) geven aan dat vet een aanzienlijke invloed heeft op het voorspelde verloop van de pensfermentatie. Het effect van vet blijkt afhankelijk van het aandeel ruwvoer in het rantsoen en van de verzadigingsgraad van LKVZ. Dit is in overeenstemming met de algemene bevindingen in de literatuur (reviews van Jenkins, 1993; Doreau & Ferlay, 1995). De schijnbare hydrogenering van LKVZo was relatief gering wanneer het rantsoen weinig LKVZo bevatte (laag hoeveelheid vet met hoge verzadigingsgraad) vanwege de aanname dat LKVZo in microbiel vet worden ingebouwd volgens een vaste verhouding LKVZv : LKVZo.

Bij het ruwvoerarme rantsoen had een verdubbeling van het gehalte aan vet met een lage verzadigingsgraad (20%) een sterk remmende werking (> 10% afname) op de NDF-afbraak. Bij het ruwvoerrijke rantsoen was hier geen sprake van (< 3% afname). Verdubbeling van het gehalte aan vet met een hoge verzadigingsgraad (80%) gaf juist een toename van de NDF-afbraak vanwege een remming van het aandeel protozoën (maar niet van celwandafbrekende bacteriën) en een verminderde predatie door protozoën op celwandafbrekende bacteriën. Het gevolg hiervan was een grotere hoeveelheid NDF-afbrekende bacteriën en als gevolg daarvan een hogere NDF-afbraak. Ook nam de efficiëntie van microbiële eiwitsynthese neemt toe (uitstroom microbiële N ; NDF-afbraak, tabel 3.1). Dergelijke effecten op de efficiëntie van microbiële groei worden eveneens gemeld in literatuuroverzichten (Doreau & Ferlay, 1995).

De schijnbare verzadigingsgraad van LKVZ die uitstromen naar de darm was lager bij een hoger aandeel LKVZo in het rantsoen. Dit is het gevolg van een remming de hydrogenering van LKVZo bij een overmaat aan LKVZo in het rantsoen. Dergelijke resultaten worden eveneens veelvuldig gerapporteerd in de literatuur (Nobel et al., 1974; Fellner et al., 1995; Kalscheur et al., 1997b). Een hoger aandeel ruwvoer in het rantsoen gaf eveneens een hogere NDF-concentratie in de pens en hogere mate van hydrogenering van LKVZo in de pens. Als gevolg hiervan nam eveneens de schijnbare verzadigingsgraad van LKVZ die uistromen naar de darm toe. De grootte van deze effecten was echter gering (steeds minder dan 2 percentage-eenheden verschil) maar kwam qua richting overeen met de waargenomen effect van ruwvoer door Latham et al. (1972), Gerson et al. (1985) en Pantoja et al. (1994).

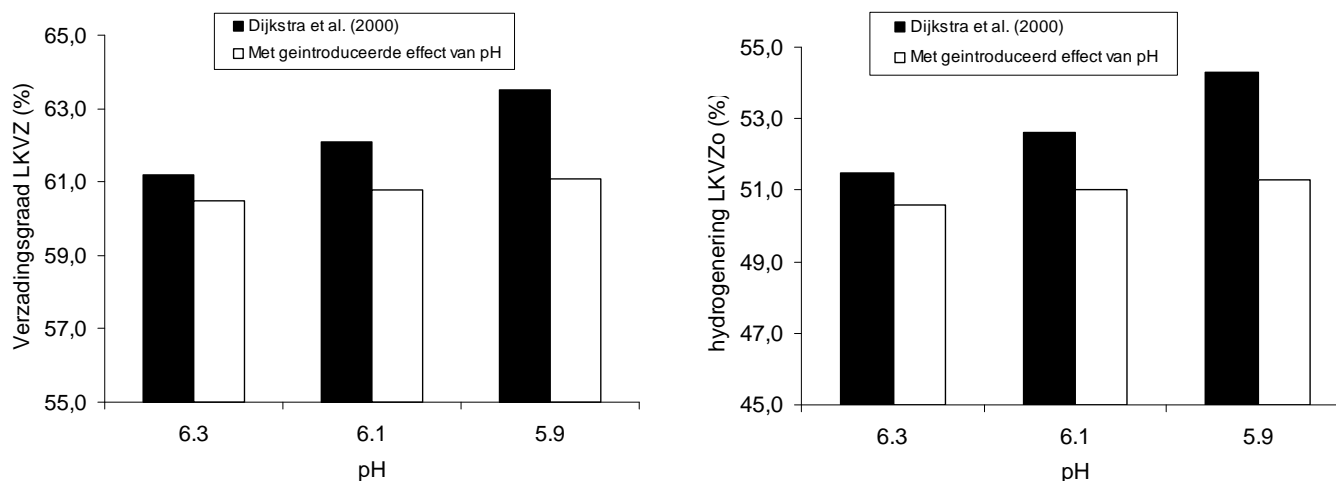
Tabel 3.1 Berekende afbraak van NDF en de ratio van azijnzuur en propionzuur in de pens, de uitstroom van vet en microbiële niet-ammoniak-N (NAN) naar de dunne darm, de schijnbare verzadigingsgraad van LKVZ die naar de dunne darm uitstromen, en de hydrogenering van onverzadigde LKVZ in melkkoeien op rantsoenen met een laag ruwvoergehalte (33% hooi, 67% krachtvoer op drogestof basis) of een hoog ruwvoergehalte (80% hooi, 20% krachtvoer op drogestof basis) die 40 of 80 g vet per kg drogestof bevatten met 20 of 80% van de LKVZ verzadigd. Gegevens zijn overgenomen uit Dijkstra et al. (2000).
Er waren geen effecten van pH op de snelheid van hydrolyse van vet en de hydrogenering van LKVZo vanwege een gelijke gemiddelde pH van 6.3

	Rantsoen							
	Laag ruwvoergehalte				Hoog ruwvoergehalte			
	Vetgehalte				Vetgehalte			
	40 (g kg ⁻¹ DS)		80 (g kg ⁻¹ DS)		40 (g kg ⁻¹ DS)		80 (g kg ⁻¹ DS)	
	Verzadigingsgraad van LKVZ		Verzadigingsgraad van LKVZ		Verzadigingsgraad van LKVZ		Verzadigingsgraad van LKVZ	
20%	80%	20%	80%	20%	80%	20%	80%	
Pensverteerbaarheid NDF (%)	55.3	55.5	50.0	56.5	66.6	66.6	65.0	66.8
Ratio azijnzuur : propionzuur	2.4	2.4	2.3	2.4	4.7	4.7	4.7	4.7
Uitstroom naar dunne darm								
Vet (g/d)	890	890	1489	1499	911	912	1514	1520
Microbiële N (g/d)	251.4	251.8	249.6	260.6	289.1	289.2	290.0	295.6
Schijnbare Verzadigingsgraad van LKVZ in de dunne darm (%)	71.9	88.8	61.7	90.4	72.8	88.5	62.7	90.5
Hydrogenering van onverzadigde LKVZ (%)	64.9	43.9	52.2	52.1	66.0	42.2	53.4	52.5

Eveneens werden berekeningen uitgevoerd om de invloed van een pH-waarde van 6.3, 6.1 en 5.9 te testen. Om het modelgedrag op verandering van de pH te bestuderen werd een constante fractie protozoën van 0.35 aangenomen (i.t.t. tot vergelijking 3.6). Uitkomsten met het model van Dijkstra et al. (2000) werden vergeleken met de aangepaste versie van het model waarbij de factoren f1pH en f2pH voorspeld werden uit de pH (figuur 3.2).

De uitkomsten in figuur 3.4 laten zien dat, ondanks de remmende invloed van een dalende pH op de hydrolyse- en hydrogeneringsnelheid, er juist een lichte toename was van de verzadigingsgraad van LKVZ die uitstromen naar de dunne darm en van de hydrogenering van onverzadigde LKVZ (figuur 3.4). Met de dalende pH nam eveneens de NDF-vertering af (van 62% naar 45%) waardoor meer NDF aanwezig was in de pens. Omdat NDF een stimulerende uitwerking heeft op biohydrogenering (figuur 3.3) werd het remmende effect van een lage pH volledig gecompenseerd (figuur 3.4). Het remmende effect blijkt wel uit het grotendeels uitblijven van de toename in hydrogenering zoals deze was voorspeld met het model van Dijkstra et al. (2000).

Figuur 3.4 Voorspelde invloed van een dalende pH op de schijnbare verzadigingsgraad van LKVZ die uitstromen naar de dunne darm en de hydrogenering van onverzadigde LKVZ (LKVZo). Berekeningen zijn uitgevoerd inclusief het effect van pH op hydrolyse en hydrogenering (volgens Figuur 3.2; □) en exclusief dit effect (model Dijkstra et al., 2000; ■). Aangenomen werd een opname van 20 kg DS per dag, 60 gram vet per kg DS met 80% verzadigingsgraad van LKVZ, 40% NDF en 25% snel afbreekbare koolhydraten. Parameters voor passagesnelheden en pH-karakteristieken werden afgeleid volgens Mills et al. (2001).



3.5 Conclusions

De resultaten in deze studie geven aan dat vergelijkbare effecten op vetzuurmetabolisme in de pens worden voorspeld als vermeld in de literatuur. Dit betekent dat de aanpassingen in het model van Dijkstra et al. (1992) de mogelijkheid bieden om het gecombineerde effect door te rekenen van het ruwvoeraandeel, het vetgehalte in het rantsoen en de verzadigingsgraad van vet. Tevens worden de interacties tussen vet, het microbiële metabolisme en de daaraan gerelateerde NDF-vertering en microbiële eiwitsynthese weergegeven. Met name deze laatste aspecten zijn van belang voor het kunnen inschatten van de uitwerking van voerstrategieën met rantsoenen met een hoog gehalte aan vet. Het model is niet ontwikkeld of bedoeld voor het doorrekenen van dynamiek van diverse typen onverzadigde vetzuren (trans- versus cis-vorm; meervoudig versus enkelvoudig onverzadigd, etc).

3.6 Literatuur hoofdstuk 3

- Ashes, J.R., S.K. Gulati & T.W.Scott, (1993) Potential to alter the content and composition of milk fat through nutrition. *Journal of Dairy Science* 80: 2204-2212.
- Baldwin, R.L., H.L. Lucas & R. Cabrera (1970) Energetic relationships in the formation and utilization of fermentation end-products. Pages 319-334 *in* *Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant* (Eds. A.T. Phillipson, E.F. Annison, D.G. Armstrong, C.C. Balch, R.S. Comline, R.S. Hardy, P.N. Hobson & R.D. Keynes). Oriël Press, Newcastle-upon-Tyne.
- Baldwin, R.L., L.J. Koong & M.J. Ulyatt (1977) A dynamic model of ruminant digestion for evaluation of factors affecting nutritive value. *Agricultural Systems* 2: 255-288.
- Baldwin, R.L., J.H.M. Thornley & D.E. Beever (1987) Metabolism of the lactating cow. II. Digestive elements of a mechanistic model. *Journal of Dairy Research* 54: 107-131.
- Baldwin, R.L. (1995) *Modeling Ruminant Digestion and Metabolism*. Chapman & Hall, London, UK.
- Bauchart, D., F. Legay-Carmier, M. Doreau & B. Gaillard (1990) Lipid metabolism of liquid-associated and solid-associated bacteria in rumen contents of dairy cows offered lipid-supplemented diets. *British Journal of Nutrition* 63: 563-578.
- Black, J.L., D.E. Beever, G.J. Faichney, B.R. Howarth & N.McC. Graham (1981) Simulation of the effects of rumen function on the flow of nutrients from the stomach of sheep: part 1 - description of a computer program. *Agricultural Systems* 6: 195-219.
- Danfær, A. (1990) A dynamic model of nutrient digestion and metabolism in lactating dairy cows. PhD thesis, National Institute of Animal Science, Foulum, Denmark.
- Dijkstra, J., H.D.St.C. Neal, D.E. Beever & J. France, J. (1992) Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: model description. *Journal of Nutrition* 122: 2239-2256.
- Dijkstra, J. (1994) Simulation of the dynamics of protozoa in the rumen. *British Journal of Nutrition* 72: 679-699.
- Dijkstra, J., J. France, H.D.St.C. Neal, A.G. Assis, L.J.M. Aroeira & O.F. Campos (1996a) Simulation of digestion in cattle fed sugar cane: model development. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 127: 231-246.
- Dijkstra, J., Gerrits, W.J.J., Bannink, A. & J. France, 2000. Modelling lipid metabolism in the rumen. Pages 25-236. *in* *Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals* (Eds. J.P. McNamara, J. France & D.E. Beever) CAB International, Wallingford, UK.
- Doreau, M., A. Ferlay & Y. Elmeddah (1993) Organic matter and nitrogen digestion by dairy cows fed calcium salts of rapeseed oil fatty acids or rapeseed oil. *Journal of Animal Science* 71: 499-504.
- Doreau, M. & A. Ferlay (1995) Effect of dietary lipids on nitrogen metabolism in the rumen: a review. *Livestock Production Science* 43: 97-110.
- Ferlay, A., J. Chabrot, Y. Elmeddah & M. Doreau (1993) Ruminal lipid balance and intestinal digestion by dairy cows fed calcium salts of rapeseed oil fatty acids or rapeseed oil. *Journal of Animal Science* 71; 2237-2245.
- Fellner, V., F.D. Sauer & J.K.G. Kramer (1995) Steady-state rates of linoleic acid biohydrogenation by ruminal bacteria in continuous culture. *Journal of Dairy Science* 78: 1815-1823.
- France, J., J.H.M. Thornley & D.E. Beever (1982) A mathematical model of the rumen. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 99: 343-353.
- Gerson, T., A. John & A.S.D. King (1985) The effects of dietary starch and fibre on the in vitro rates of lipolysis and hydrogenation by sheep rumen digesta. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 105: 27-30.

- Grundy, S.M. (1990) Trans monounsaturated fatty acids and serum cholesterol levels. *The New England Journal of Medicine* 323: 480-481.
- Harfoot, G.C., R.C. Noble & J.H. Moore (1973) Food particles as a site for biohydrogenation of unsaturated fatty acids in the rumen. *Biochemical Journal* 132: 829-832.
- Harfoot, C.G. & G.P. Hazlewood (1997) Lipid metabolism in the rumen. Pages 382-426 *in* *The Rumen Microbial Ecosystem, Second Edition* (Eds. P.N. Hobson & C.S. Stewart). Blackie Academic & Professional, London.
- Henderson, C. (1973) The effects of fatty acids on pure cultures of rumen bacteria. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 81; 107-112.
- Jenkins, T.C. (1993) Lipid metabolism in the rumen. *Journal of Dairy Science* 76; 3851-3863.
- Kalscheur, K.F., B.B. Teter, L.S. Piperova, R.A. & Erdman (1997a) Effect of dietary forage concentration on duodenal flow of trans-C18:1 fatty acids and milk fat production in dairy cows. *Journal of Dairy Science* 80; 2104-2114.
- Kalscheur, K.F., B.B. Teter, L.S. Piperova & R.A. Erdman (1997b) Effect of fat source on duodenal flow of trans-C18:1 fatty acids and milk fat production in dairy cows. *Journal of Dairy Science* 80: 2115-2126.
- Klasmeyer, T.H. & J.H. Clark (1991) Effects of dietary fat and protein on fatty acid flow to the duodenum and in milk produced by dairy cows. *Journal of Dairy Science* 74: 3055-3067.
- Klasmeyer, T.H., G.L. Lynch, J.H. Clark & D.R. Nelson (1993) Effects of calcium salts of fatty acids and protein source on ruminal fermentation and nutrient flow to duodenum of cows. *Journal of Dairy Science* 74: 2206-2219.
- Latham, M.J., J.E. Storry & M.E. Sharpe (1972) Effect of low-roughage diets on the microflora and lipid metabolism in the rumen. *Applied Microbiology* 24: 871-877.
- Lescoat, P. & D. Sauvant (1995) Development of a mechanistic model for rumen digestion validated using the duodenal flux of amino acids. *Reproduction Nutrition Developpement* 35: 45-70.
- Maczulak, A.E., B.A. Dehority & Palmquist, D.L. (1981) Effects of long-chain fatty acids on growth of rumen bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 42: 856-862.
- Mills, J.A.N., J. Dijkstra, A. Bannink, S.B. Cammell, E. Kebreab & J. France (2001) A mechanistic model of whole-tract digestion and methanogenesis in the lactating cow: model development, evaluation, and application. *Journal of Animal Science* 79: 1584-1597.
- Moate, P.J., W. Chalupoa, T.C. Jenkins & R.C. Boston (2004) A model to describe ruminal metabolism and intestinal absorption of long chain fatty acids. *Animal Feed Science & Technology* 112: 79-105.
- Neal, H.D.St.C., J. Dijkstra & M. Gill (1992) Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: model evaluation. *Journal of Nutrition* 122: 2257-2272.
- Noble, R.C., J.H. Moore & C.G. Harfoot (1974) Observations on the pattern of biohydrogenation of esterified and unesterified linoleic acid in the rumen. *British Journal of Nutrition* 31: 99-108.
- National Research Council (2001) Nutrient requirements of dairy cattle, 7th revised edition. National Academy Press, Washington, DC, USA
- O'Kelly, J.C. & W.G. Spiers (1991) Influence of host diet on the concentrations of fatty acids in rumen bacteria from cattle. *Australian Journal of Agricultural Research* 42; 243-252.
- Palmquist, D.L. & T.C. Jenkins (1980) Fat in lactation rations: a review. *Journal of Dairy Science* 63: 1-14.
- Pantoja, J., J.L. Firkins, M.L. Eastridge & B.L. Hull (1994) Effects of fat saturation and source of fiber on site of nutrient digestion and milk production by lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* 77; 2341-2356.

Pantoja, J., J.L. Firkins, M.L. Eastridge & B.L. Hull (1996) Fatty acid digestion in lactating dairy cows fed fats varying in degree of saturation and different fiber sources. *Journal of Dairy Science* 79: 575-584.

Parodi, P.W. (1997) Cows' milk fat components as potential anticarcinogenic agents. *Journal of Nutrition* 127: 1055-1060.

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

Troegeler-Meynadier, A., M.C. Nicot, C. Bayourthe, R. Moncoulon & F. Enjalbert (2003) Effects of pH on concentrations of linoleic and linolenic acids on extent and intermediates of ruminal biohydrogenation in vitro. *Journal of Dairy Science* 86: 4054-4063.

Van Nevel, C. & D. DeMeyer (1996). *Reproduction Nutrition & Development*.

Qiu, X., M.L. Eastridge, K.E. Griswold & J.L. Firkins (2004) Effects of substrate, passage rate, and pH in continuous culture on flows of conjugated linoleic acid and trans C_{18:1}. *Journal of Dairy Science* 87: 3473-3479.

4 Empirische vergelijkingen voor darmvertering en melkproductie op basis van melksamenstelling

4.1 Inleiding

Er zijn slechts enkele voorbeelden van mechanistische modellen die de melkproductie voorspellen aan de hand van de vertering van voer, en het nutriëntenaanbod aan melkkoe en uier. De eerste poging betreft een model van Baldwin et al. (1987a, 1987b, 1987c) waarbij een verteringsmodule werd gekoppeld aan een module voor de intermediaire stofwisseling, om de respons van een melkkoe op een voerstrategie te voorspellen. Sindsdien zijn aanpassingen aan het model doorgevoerd (Baldwin, 1995) echter in essentie is de weergave van de invloed van vertering op nutriëntenaanbod en vervolgens op melkproductie nog steeds gelijk aan die van Baldwin et al. (1987a, 1987b, 1987c). Recente reviews (bijv. Johnson et al. 2005) maken duidelijk dat een daadwerkelijke voorspelling van de respons van een melkkoe op nutriëntenaanbod vraagt om een weergave van de intermediaire stofwisseling en de nutriëntenomzettingen in het uier.

Ook het masterplan voor een op nutriënten gebaseerd voederwaarderingssysteem voor melkvee (Tamminga et al. 1999; Gerrits et al., 2000; Bannink & Gerrits, 2004a & 2004b) voorziet in een mechanistische weergave van de processen in de intermediaire stofwisseling en de productieorganen. De huidige studie voorziet echter nog niet in een dergelijke gedetailleerde aanpak en vooralsnog wordt een meer empirische benadering gekozen voor het voorspellen van melkproductie, analoog aan de huidige behoeftesystemen die in de praktijk gebruikt worden. Het doel van het derde onderdeel van deze studie is om 1. een inschatting te maken van de vertering in de darm, en 2. op basis van melksamenstelling (eiwit, lactose, vet) een inschatting te maken van de mate waarin glucogene, aminogene of ketogene nutriënten een beperking geven van de melkproductie die mogelijk is op basis van het aanbod aan metaboliseerbare energie. Dijkstra et al. (1996) hebben reeds een dergelijke aanpak ontwikkeld om te toetsen in hoeverre toegevoegde supplementen aan suikerrietranstsoenen de melkproductie door Braziliaans melkvee kunnen stimuleren. In de huidige studie werd dezelfde methode als uitgangspunt genomen, en dit hoofdstuk bevat een discussie over de achtergrond en toepasbaarheid van deze empirische vergelijkingen.

4.2 Beschrijving empirische vergelijkingen

Het aangepaste pensmodel levert als uitkomsten de uitstroom van verteerbaar materiaal naar de dunne darm en de absorptie van vluchtige vetzuren. Om het volledige nutriëntenaanbod aan de melkkoe te voorspellen is het dus noodzakelijk om rekenregels toe te voegen die een inschatting geven van 1. de hoeveelheid koolhydraten, eiwit en vet die enzymatisch verteerd wordt in de dunne darm, en van de hoeveelheid fermenteerbaar substraat dat uitstroomt naar de dikke darm, en van 2. de hoeveelheid substraat dat gefermenteerd wordt in de dikke darm. Deze rekenregels geven in combinatie met het pensmodel een voorspelling van de hoeveelheid en het type nutriënt dat geabsorbeerd wordt door het maagdarmkanaal en dat beschikbaar komt voor de intermediaire stofwisseling.

Darmvertering: enzymatisch in dunne darm

Voor drie afzonderlijke fracties worden aanvullende berekeningen uitgevoerd voor de vertering in de dunne darm: eiwit, zetmeel en vet. Voor de eiwitvertering in de dunne darm is verondersteld dat oplosbaar en afbreekbaar eiwit dat uit de pens de dunne darm instroomt met 100% wordt verteerd. Microbieel eiwit wordt verondersteld voor 53% de massa uit te maken van uitstromend microbieel materiaal (exclusief microbieel zetmeel; Dijkstra et al., 1992) en voor 85% te verteren conform de aanname in het DVE/OEB-systeem (Tamminga et al. 1994). De zetmeelvertering is op 100% gesteld voor oplosbare koolhydraten en microbieel zetmeel dat de pens verlaat. Uitstromend zetmeel in oplosbare (of uitwasbare) vorm of van microbiële oorsprong wordt verondersteld voor 100% te verteren, terwijl uitstromend afbreekbaar zetmeel (in niet-oplosbare of -uitwasbare vorm) verteerd met een verteringcoëfficiënt gelijk aan 75% van de schijnbare pensverteerbaarheid van voerzetmeel zoals het pensmodel die als uitkomst oplevert (Dijkstra et al., 1996). De aanname wordt gemaakt dat er geen sprake is van een geremde zetmeelvertering bij toename in zetmeelaanbod aan de dunne darm, en dat de intrinsieke eigenschappen van de pensafbreekbaarheid van het zetmeel eveneens bepalend zijn voor de mate van vertering van de bestendige fractie in de dunne darm.

Voor de vertering vet wordt aangenomen dat de totale fractie van niet-gehydrolyseerd voervet, microbiel vet en vrije LKVZ met 90% verteert in de dunne darm, en bijdraagt aan de hoeveelheid ketogene nutriënten voor de melkkoe.

Hieronder worden de vergelijkingen gegeven voor de vertering in dunne darm. Eenheden voor de linker- en rechterterm van de vergelijking zijn gelijk, echter ze worden alleen voor de linkerterm aangegeven.

$$\begin{aligned} \text{hoeveelheid eiwit verteerd in de dunne darm (g/d)} &= & [4.1] \\ &0.85 \times (\text{pensuitstroom microbiel massa} \times 0.53) + \\ &\text{pensuitstroom oplosbaar eiwit} + \text{pensuitstroom afbreekbaar eiwit} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{hoeveelheid zetmeel verteerd in de dunne darm (g/d)} &= & [4.2] \\ &0.75 \times (\text{pensuitstroom afbreekbaar zetmeel} \times \text{penszetmeelverteerbaarheid}) + \\ &\text{pensuitstroom oplosbare koolhydraten} + \text{pensuitstroom oplosbaar zetmeel} + \\ &\text{pensuitstroom microbiel zetmeel} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{hoeveelheid vet verteerd in de dunne darm (g/d)} &= & [4.3] \\ &0.90 \times (\text{pensuitstroom vet}) \end{aligned}$$

Darmvertering: fermentatief in dikke darm

Dikke darmfermentatie beïnvloedt het nutriëntenaanbod aan de melkkoe uitsluitend door een aanvullende hoeveelheid VVZ die geabsorbeerd worden. Deze VVZ ontstaan bij fermentatie van voornamelijk zetmeel en NDF. Voor NDF wordt aangenomen dat de dikke darm voor 10% bijdraagt aan fecale vertering van NDF (Dijkstra et al., 1996). Dit betekent dat de NDF-fermentatie in de dikke darm 11.1% bedraagt van de voorspelde NDF-fermentatie in de pens. Uitstromend zetmeel dat niet verteerd wordt in de dunne darm wordt verondersteld voor 100% te fermenteren in de dikke darm, aangezien gangbare zetmeelbronnen een fecale verteerbaarheid van 100% dicht naderen (Nocek & Tamminga, 1991; Mills et al., 1999).

Uit de totale hoeveelheid gefermenteerde NDF en zetmeel werd uiteindelijk een VVZ-productie berekend onder aanname dat 75% van de gefermenteerde organische stof omgezet wordt in VVZ, en dat de molaire opbrengst aan azijnzuur, propionzuur, boterzuur uit gefermenteerde hexose-eenheden verdeeld is volgens 0.7 : 0.2 : 0.1 (Dijkstra et al., 1996). Hierbij komt 1 mol hexose-eenheden overeen met 162 gram zetmeel of NDF.

Hieronder worden de vergelijkingen gegeven voor de fermentatie en VVZ-absorptie vanuit de dikke darm. Eenheden voor de linker- en rechterterm van de vergelijking zijn gelijk, echter ze worden alleen voor de linkerterm aangegeven.

$$\begin{aligned} \text{hoeveelheid organische stof gefermenteerd in de dikke darm (mol/d)} &= & [4.4] \\ &0.25 \times \text{pensuitstroom afbreekbare NDF} + \\ &0.25 \times (\text{pensuitstroom afbreekbaar zetmeel} \times \text{schijnbare pensverteerbaarheid}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{absorptie [azijnzuur, propionzuur, boterzuur] -vorming in de dikke darm (mol/d)} &= & [4.5] \\ &0.75 \times \text{gefermenteerde organische stof in dikke darm} \times [1.273, 0.364, 0.182] \end{aligned}$$

Nutriëntenmetabolisme maagdarmkanaal

Het nutriëntmetabolisme door weefsels in de wand van het maagdarmkanaal wordt in de huidige studie volledig aan de intermediaire stofwisseling toegerekend. Ieder nutriëntenverbruik door de maagdarmwand valt daarmee onder de post onderhoudsbehoefte. Ook voor het eiwitgebruik ten behoeve van de productie van endogeen eiwit wordt hierop geen uitzondering gemaakt. Dit verbruik wordt toegerekend aan de onderhoudsbehoefte aan eiwit, hoewel deze enigszins varieert met de darmdoorstroming van drogestof, en daarmee met het niveau van voeropname en verteerbaarheid van organische stof en as (CVB, 1991; Tamminga et al., 1994).

Het propionzuur- en glucoseverbruik door de maagdarmwand wordt, in tegenstelling tot Dijkstra et al. (1996) niet in mindering gebracht op het berekende glucoseaanbod voor de koe. Aangenomen wordt dat dit verbruik onderdeel is van de 4 gram glucose per kg metabool gewicht die in de huidige studie wordt aangenomen. Het is echter waarschijnlijk dat het verbruik van propionzuur en glucose varieert en dat verbruikpercentages mede

afhankelijk zijn van het aanbod van overige nutriënten aan de weefsels in de maagdarwand (bijvoorbeeld invloed boterzuur op propionzuurverbruik door de penswand; Bannink et al., 2000). Ook zal het verbruik afhankelijk zijn van de toestand van het pensepitheel (weefselmassa, mate van proliferatie, snelheid van weefsel-“turnover”; Bannink et al., 2005). Op dit moment is het echter lastig om de invloed van de bepalende factoren op een eenvoudige wijze weer te geven en vooralsnog wordt het verbruik van propionzuur en glucose door het maagdar kanaal, en de daaraan verbonden organen, aan de onderhoudsbehoefte van glucose toegerekend.

Nutriëntenbeschikbaarheid voor intermediaire stofwisseling en melkproductie

In het voorgaande zijn aanvullende berekeningen besproken die nodig zijn voor het voorspellen van de totale hoeveelheid en het type nutriënten dat geabsorbeerd wordt uit het maagdar kanaal. Het is vervolgens niet mogelijk om de melkproductie te voorspellen als respons op het voorspelde nutriëntenaanbod. Wel is het mogelijk om nutriëntenaanbod te spiegelen aan de energiebeschikbaarheid en een algemene nutriëntenbehoefte op basis van melksamenstelling (eiwit, lactose en vet) en lichaamsgewicht. Alvorens in te gaan op de rekenregels, is eerst verduidelijking van de gevolgde methode nodig.

In de huidige studie wordt de methode volgens Dijkstra et al. (1996) toegepast waarbij melkproductie wordt voorspeld op basis van een veronderstelde behoefte aan nutriënten en energie, en op basis van de waargenomen melksamenstelling. Zoals recent verwoord door Cant (2005), wordt hierbij in feite de berekening van behoefte op basis van waargenomen productie (vergelijking 4.6a) omgedraaid in een berekening van productie op basis van aanbod (vergelijking 4.6b). Ook de laatste vergelijking heeft zijn oorsprong echter in behoefteberekeningen, en voorspelt niet de nutriënt interacties en de consequenties van verschuivingen in nutriëntenaanbod aan het uier voor melkproductie.

$$\text{behoefte} = \text{behoefte voor onderhoud} + \text{productie} \times \text{behoefte per eenheid product} \quad [4.6a]$$

$$\text{productie} = (\text{aanbod} - \text{behoefte voor onderhoud}) / \text{behoefte per eenheid product} \quad [4.6b]$$

Dit betekent dat de efficiëntie van nutriëntenverbruik voor melkproductie niet wordt voorspeld, maar dat op basis van een vooraf gemaakte veronderstelling rondom deze efficiëntie de potentiële melkproductie wordt voorspeld (Cant, 2005). Omdat deze efficiëntie varieert met wisselende voeromstandigheden kunnen de berekeningen in de huidige studie dan ook slechts een indicatie geven van een mogelijke beperking van deze nutriënten voor melkproductie. De berekeningen geven de potentieel haalbare melkproductie aan voor ieder afzonderlijk nutriënt, welke gespiegeld kunnen worden aan de melkproductie die haalbaar is op basis van energie-opname.

Hierna worden de vergelijkingen gegeven voor de voorspelling van de potentiële melkproductie uit aminozuren (**AA**), glucose, vet en geabsorbeerde energie (gemakshalve met **ME** aangegeven, hoewel het feitelijk niet identiek aan is Metaboliseerbare Energie). Eenheden voor de linker- en rechterterm van de vergelijking zijn gelijk, echter ze worden allen voor de linkerterm aangegeven.

Potentiële melkproductie uit AA (PMA). De veronderstelde efficiëntie van 71.6% waarmee geabsorbeerde AA worden omgezet in melkeiwit is een indicatie van een maximale AA-benutting van 1.4 gram eiwit per gram melkeiwit gesynthetiseerd. Het doel van deze berekening is niet om melkproductie te voorspellen (Cant, 2005), maar om op basis van een veronderstelde maximale eiwitbenutting aan te geven welke grenzen eiwit aanbod stelt aan melkeiwitproductie.

Er kan eveneens rekening worden gehouden met gluconeogenese uit AA bij een eventueel glucosetekort. Voor de vorming van 1 mol glucose uit pyruvaat zijn 2 mol AA nodig (1 pyruvaat per AA; aanname van volledige recycling in de citroenzuurcyclus van het gelijktijdig gevormde α -ketonzuur uit een extra AA). Onder aanname van een gemiddeld molecuulgewicht van 110 gram per mol AA betekent dit een vorming van 180 gram glucose uit 220 gram AA als precursor met gluconeogenese (ongeveer 1.25 g AA per / g glucose). Indien glucose het meest beperkende nutriënt blijkt te zijn (PMG het kleinste), dan wordt een AA verbruik t.b.v. gluconeogenese uit AA berekend dat nodig is om dit glucosetekort op te heffen (vergelijking 4.10). Deze vergelijking is vooralsnog niet meegenomen in de berekening van PMA (vergelijking 4.11), maar kan als controle gebruikt worden voor het inschatten van extra AA-verbruik en de ruimte die daarvoor is in de AA beschikbaarheid.

De potentiële melkproductie uit geabsorbeerde AA wordt als volgt weergegeven

$$\begin{aligned} \text{AA beschikbaar (g/d)} &= \text{AA verteerd in de dunne darm} + \text{AA mobilisatie} && [4.7] \\ \text{AA onderhoud (g/d)} &= 2.3 \times (\text{gewicht})^{0.75} && [4.8] \\ \text{AA behoefte melk (g/l melk)} &= \text{Melkeiwitproductie (g/l melk)} / 0.716 && [4.9] \end{aligned}$$

Als PMG < PMA, PMG < PME en PMG < PMV dan AA verbruik i.v.m. gluconeogenese

$$\text{AA behoefte gluconeogenese (g/d)} = \text{Melklactose (g/l melk)} / 0.95 \times 1.25 \times (\text{MIN[PMA; PMV; PME]}) - \text{PMG} \quad [4.10]$$

$$\text{PMA (l/d)} = (\text{AA beschikbaar} - \text{AA onderhoud}) / \text{AA behoefte melk} \quad [4.11]$$

Potentiële melkproductie uit glucose (PMG). Met een glucoseverbruik van 0.3116 en 0.5008 gram glucose per gram melkvet (wel en geen LKVZ beschikbaar voor melkvet synthese; Dijkstra et al., 1996) en 95% efficiëntie voor het glucoseverbruik met 1.0526 gram per gram lactose (Dijkstra et al., 1996). Dit betekent dat voor een kg melk met 40 gram vet en 45 gram lactose 60 en 67 gram glucose nodig zou zijn. In een literatuuroverzicht stelt Reynolds (2005) dat de synthese van lactose circa 70% van het glucoseverbruik door het uier uitmaakt. Dit houdt in dat voor bovengenoemde melkproductie 64 gram glucose nodig zou zijn. Beide schattingsmethoden leveren dus vergelijkbare waarden op.

Voor melkkoeien wordt dikwijls een onderhoudsbehoefte van 200 gram glucose per dag genoemd, overeenkomend met 1.6 gram glucose per kg metabool gewicht. Er zijn echter ook indicaties dat het verbruik mogelijk aanzienlijk hoger kan zijn (Reynolds et al., 1991). Dijkstra et al. (1996) nemen een veel hogere waarde van 4.0 gram glucose per dag per kg metabool gewicht aan.

In het algemeen is er een nauwe relatie tussen de hoeveelheid geabsorbeerde propionzuur, de synthese van glucose door de lever, het totale glucoseaanbod aan de melkkoe en de inbouw van glucose in melkcomponenten. Om deze reden is het probleem van de omkering van behoefteberekeningen ten behoeve van voorspelling van de melkproductie wellicht minder problematisch in het geval van glucose (Reynolds, 2005) dan verwoord door Cant (2005). Ook de glucoseproductie met gluconeogenese uit AA is weergegeven (vergelijking 4.13) maar deze is vooralsnog niet meegenomen in de berekening van PMG (vergelijking 4.16).

De potentiële melkproductie uit glucose wordt door de volgende vergelijkingen weergegeven

$$\begin{aligned} \text{Glucose beschikbaar (g/d)} &&& [4.12] \\ &= \text{hoeveelheid zetmeel verteerd in dunne darm (g/d)} + \\ &\quad \text{hoeveelheid geabsorbeerde propionzuur (mol/d)} \times 0.5 \times 180 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Glucose gluconeogenese (g/d)} &&& [4.13] \\ &= \text{Melklactose (g/l melk)} / 0.95 \times 1.25 \times (\text{MIN [PMA; PMV; PME]}) - \text{PMG} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Glucose onderhoud (g/d)} &&& [4.14] \\ &= 4.0 \times (\text{gewicht})^{0.75} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Glucose behoefte melk (g/l melk)} &&& [4.15a] \\ &= \text{Melklactose (g/l melk)} / 0.95 + \text{Melkvet (g/l melk)} \times 0.3116 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{of, indien geen LKVZ aanwezig zijn (als PMV < PMG),} &&& [4.15b] \\ &= \text{Melklactose (g/l melk)} / 0.95 + \text{Melkvet (g/l melk)} \times 0.5008 \end{aligned}$$

$$\text{PMG (l/d)} = (\text{Glucose beschikbaar} - \text{Glucose onderhoud}) / \text{Glucose behoefte melk} \quad [4.16]$$

Potentiële melkproductie uit vet (**PMV**). Dijkstra et al. (1996) maakten de algemene aanname dat geabsorbeerd vet met een efficiëntie van 47.42% wordt omgezet in melkvet. De bijdrage van geabsorbeerd vet en van gemobiliseerd lichaamsvet varieert echter sterk met de voeding en het lactatiestadium. Een inschatting van mobilisatie is dus nodig om het totale aanbod aan ketogene nutriënten in te kunnen schatten evenals de hoeveelheid ME die beschikbaar is. Om deze reden is de hoeveelheid gemobiliseerde lichaamsreserves een extra modelinvoer die nodig is.

Hieronder zijn de rekenregels voor de voorspelde melkproductie op basis van geabsorbeerd vet weergegeven

$$\text{Vet beschikbaar (g/d)} = \text{Vet geabsorbeerd} + \text{Vet gemobiliseerd} \quad [4.17]$$

$$\text{Vet behoefte melk (g/ l melk)} = \text{Melkvet (g/l melk)} \times 0.4742 \quad [4.18]$$

$$\text{PMV (l/d)} = \text{Vet beschikbaar} / \text{Vet behoefte melk} \quad [4.19]$$

Potentiële melkproductie uit ME (PME). Voor de berekening van de melkproductie uit de hoeveelheid ME wordt de energiewaarde van alle geabsorbeerde nutriënten opgeteld. Deze hoeveelheid wordt vermeerderd of verminderd met de hoeveelheid ME die betrokken is bij mobilisatie of depositie van lichaamsreserves, en verminderd met de hoeveelheid die nodig is voor onderhoud. Vervolgens wordt uit de resterende hoeveelheid ME die beschikbaar is de potentiële melkproductie berekend onder aanname van een efficiëntie van 65% (Dijkstra et al., 1996). Hieronder zijn de rekenregels voor de voorspelde melkproductie op basis van beschikbare ME (berekend als nutriëntenaanbod x energiewaarde in MJ/g nutriënt) en de gehalten aan lactose, eiwit en vet in melk weergegeven (Dijkstra et al., 1996):

$$\begin{aligned} \text{ME geabsorbeerd (MJ/d)} = & \quad [4.20] \\ & \text{geabsorbeerde AA} \times 0.0184 + \\ & \text{geabsorbeerde glucose} \times 0.0156 + \\ & \text{geabsorbeerd vet} \times 0.0390 \text{ (in MJ/g)} \\ & + \\ & \text{geabsorbeerd azijnzuur} \times 0.875 + \\ & \text{geabsorbeerd propionzuur} \times 1.527 + \\ & \text{geabsorbeerd boterzuur} \times 2.184 + \\ & \text{geabsorbeerde vertakketenvetzuren} \times 2.854 \text{ (in MJ/mol)} \end{aligned}$$

$$\text{ME beschikbaar (MJ/d)} = \text{ME geabsorbeerd} + \text{ME mobilisatie} \quad [4.21]$$

$$\text{ME onderhoud (MJ/d)} = 0.45 \times (\text{gewicht})^{0.75} \quad [4.22]$$

$$\begin{aligned} \text{ME behoefte melk (MJ/l melk)} = & \quad [4.23] \\ & ((16.53 \times \text{g lactose} / \text{l melk} + 24.52 \times \text{g eiwit} / \text{l melk} + 38.12 \times \text{l melk}) / 0.65 \end{aligned}$$

$$\text{PME (l/d)} = (\text{ME beschikbaar} - \text{ME onderhoud}) / \text{ME behoefte melk} \quad [4.24]$$

4.3 Evaluatie van vertering en melkproductie

De hiervoor besproken empirische vergelijking voor de beschrijving van de vertering in de darm en de potentiële melkproductie uit AA, glucose, vet en ME, werden geëvalueerd in combinatie met het ongewijzigde pensmodel van Dijkstra et al. (1992). Een beperkte evaluatie werd uitgevoerd aan de hand van praktijkgegevens uit het project Bioveem (Smolders et al., 2006) en van het proefbedrijf De Marke (Šebek et al., 2006). Hoewel de bedrijfssituaties niet representatief zijn voor de gangbare praktijk in de melkveehouderij, leveren ze interessant materiaal voor evaluatiedoeleinden. Voeropname, voersamenstelling, voercharacteristieken en de melkproductie werden nauwgezet geregistreerd. Op basis van het aantal dagen in lactatie werd aangenomen dat mobilisatie/depositie geen grote invloed heeft gehad op de ME-beschikbaarheid voor melkproductie. Problematisch is het inschatten van de afbraakcharacteristieken van grasproducten op basis van de beschikbare praktijkanalyses. Er is rekening gehouden met de invloed van gerapporteerde voederwaardekenmerken (VCOS, chemische samenstelling, VEM-waarde) en de groeiomstandigheden van het gras. Simulaties zijn uitgevoerd met het oorspronkelijke pensmodel (Dijkstra et al., 1992) en VZ-coëfficiënten van Bannink et al. (2000).

Evaluatie met praktijkgegevens van biologische melkveehouders (Bioveem)

Uit de rapportage van het monitoringsproject Bioveem werden vier bedrijven geselecteerd die sterk verschilden wat betreft rantsoen en graslandmanagement (tabel 4.1). Uit de beschikbare gegevens werd de modelinvoer afgeleid zoals weergegeven in appendix 1, en simulatiestudies werden uitgevoerd (Bannink et al., 2004) waarvan de uitkomsten in appendix 2 zijn opgesomd. Hieruit bleek dat bij bedrijven 1, 6 en 9 het glucoseaanbod beperkend was voor de melkproductie, terwijl bij bedrijf 11 het eiwitaanbod als beperkend werd voorspeld (appendix 2).

Tabel 4.1 Rantsoensamenstelling en – kenmerken voor een viertal biologische melkveebedrijven die deelnamen aan het bedrijfsmonitoringsproject Bioveem

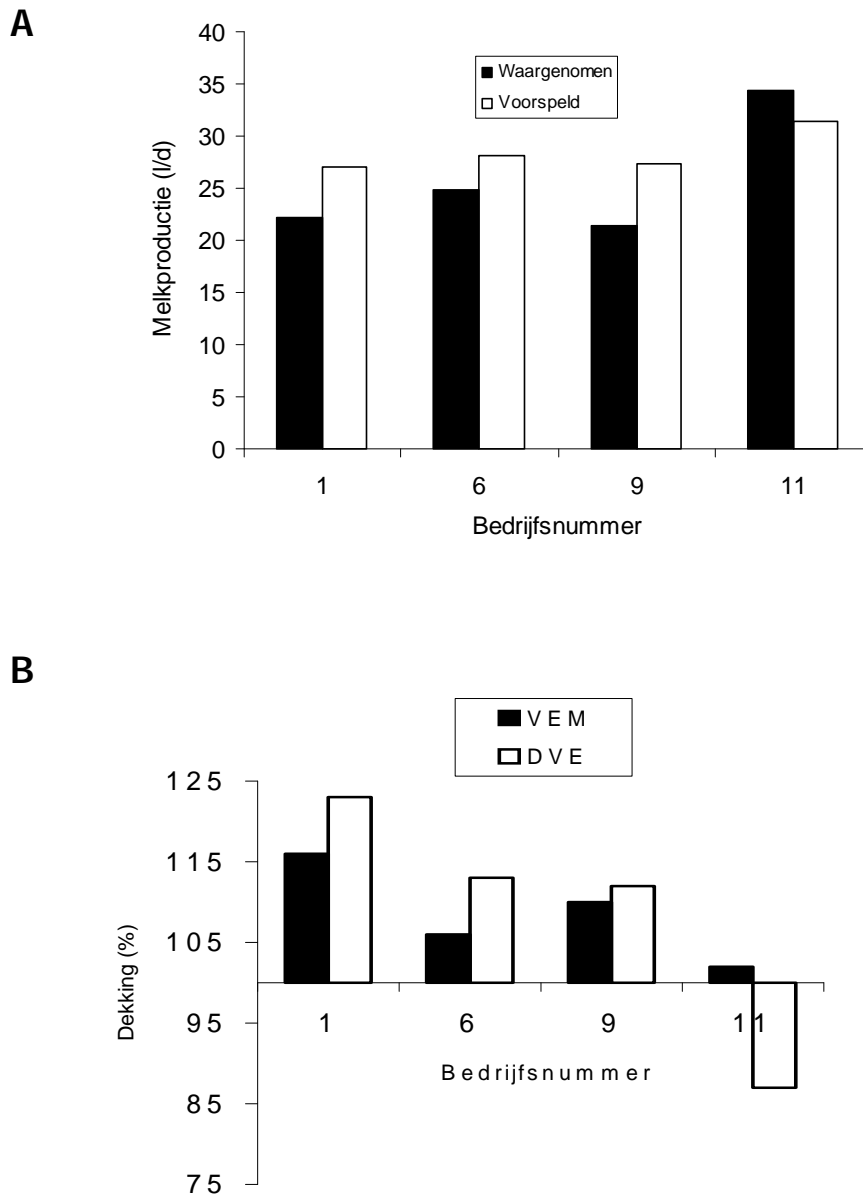
	Bedrijf ¹	1	6	9	11
	DIM	156	156	59	135
Typering rantsoen²					
DS-aandeel graskuil		0.66	0.65	0.85	0.37
DS-aandeel snijmaïs		0.07	0.08		0.16
DS-aandeel aardappelen					0.17
DS-aandeel granen				0.15	
DS-aandeel krachtvoer		0.27	0.27		0.30
Rantsoencharacteristieken²					
Voeropname (kg DS/d)		20.7	19.6	19.5	22.7
Chemische fracties (g/kg DS)³					
Suiker		65	88	60	49
Zetmeel		101	104	88	267
Ruw eiwit		158	154	150	127
Voederwaarde Rantsoen (/kg DS)²					
VEM		892	907	844	964
DVE		76	81	68	77
OEB		34	8	27	12

¹Nummering aangehouden in Bioveem0rapportage (Smolders et al., 2006)

²Opgave in rapportage Bioveem (Smolders et al., 2006)

³Berekend uit rapportage Bioveem (Smolders et al., 2006)

Figuur 4.1 Evaluatie van de situatie op vier biologische melkveebedrijven die deelnamen aan het bedrijfsmonitoingsproject Bioveem. (A) Vergelijking tussen de modelvoorspelling en waargenomen melkproducties, en (B) de gerapporteerde VEM en DVE-dekking op basis van waargenomen voeropname, rantsoensamenstelling en voederanalyse (Smolders et al., 2006). Bij bedrijf 9 speelde mogelijk ook VEM-benutting voor aanzet een rol omdat het melkvee hier een dubbel doel diende (melk & vlees). Het oorspronkelijke pensmodel is gebruikt (Dijkstra et al., 1992) met coëfficiënten voor VZ productie van Bannink et al. (2000)



De voorspelde melkproductie voor bedrijven 1, 6 en 9 (figuur 4.1A) volgt de gemeten melkproductie maar werd systematisch overschat met enkele liters/dag. De modeloverschatting van de melkproductie op bedrijven 1 en 6 lag het dichtst bij elkaar (resp. 4.9 en 2.7 kg melk per dag) en lijkt redelijk in overeenstemming met de minder goede benutting van het rantsoen zoals blijkt uit het de 10% hoger VEM-dekkingspercentage dat gerapporteerd werd voor bedrijf 1 (figuur 4.1B). Voor bedrijf 9 was er sprake van een forse modeloverschatting met 6 l per dag wat niet in overeenstemming is met het gemiddelde VEM-dekkingspercentage. Omdat het veebeslag op dit bedrijf een gecombineerd doel diende van zowel melk- als vleesproductie, en een minder efficiënte benutting van metaboliseerbare energie voor melkproductie verwacht mag worden, kunnen ook nadrukkelijk vraagtekens geplaatst worden bij de nauwkeurigheid van de gerapporteerde gegevens voor VEM-opname en VEM-dekking. Met het atypische rantsoen op bedrijf 11 (slechts 37% graskuil in de DS) werd de melkproductie redelijk voorspeld. De gerapporteerde VEM-dekking was echter slechts 3% lager (gelijk aan ongeveer 0.5 l melk) dan die voor bedrijf 6 terwijl de afwijkingen tussen waargenomen en voorspelde melkproductie met 5.7 l verschillen. Deze simulaties geven aan dat het model een andere koerespons voorspelt dan de verwachting op basis van VEM-opname en VEM-behoefte.

Ook een vergelijking van de modelvoorspelling met de gerapporteerde DVE-dekking geeft een verschillend beeld. Voor bedrijf 11 werd een dekking gerapporteerd die maar liefst 15% onder het niveau van 100% DVE-dekking ligt en een ruw eiwitgehalte in het rantsoen beneden de 13% (figuur 4.1B). Deze beperking ging kennelijk niet gepaard met een verlaagde benutting van de opgenomen VEM-opname (figuur 4.1B). Het model voorspelde voor deze situatie een beperking van de melkproductie door AA-aanbod met 3.9 l, maar de gerapporteerde melkproductie viel voor dit bedrijf juist hoger uit en er lijkt (net) geen sprake te zijn geweest van een eiwitbeperking (figuur 4.1A).

Evaluatie van praktijkgegevens van proefbedrijf De Marke

Op proefbedrijf De Marke wordt voortdurend geëxperimenteerd met aanpassingen in de voeding en in het bedrijfsmanagement qua bemesting, ruwvoerwinning, type ruwvoerders en krachtvoersamenstelling (appendix 3). Op basis van de meetgegevens verzameld in vier meetweken in de jaren 2003, 2004 en 2005 zijn modelberekeningen uitgevoerd. Chemische samenstelling en voederwaardekenmerken waren beschikbaar voor alle voeders. Op basis van de door de fabrikant opgegeven krachtvoersamenstelling werden de afbraakarakteristieken ingeschat. Overige parameters (pH, passagesnelheid, volume) werden ingeschat aan de hand van de vergelijkingen van Mills et al. (2001). Het model gaf vooral een te hoge voorspelling van de melkproductie (figuur 4.2A) in die meetweken waarvoor eveneens een hoge VEM-dekking ver boven de 100% werd gerapporteerd (figuur 4.2B). De 4% hogere VEM-dekking in meetweek week 33 in 2004 ten opzichte van meetweek 41 in 2003 is redelijk te rijmen met de ongeveer 1 l melk grotere voorspellingsfout van het model. Voor de meetweken waarin de VEM-dekking rondom 100% voorspelde het model nauwkeurig. De 1.4 l lagere melkproductie in meetweek 5 in 2005 ten opzichte van meetweek 33 in 2004 is echter niet in overeenstemming met de slechts 3% lagere VEM-dekking. Overeenkomstig de uitkomsten voor de Bioveebedrijven (met uitzondering van bedrijf 9 met ander veebeslag) worden de modelvoorspellingen nauwkeuriger met een afnemend VEM-dekkingspercentage tot een niveau rondom de 100% (voorspellingsfout was resp. 6.4, 5.5, 1.6 en 0.2 l melk bij een VEM-dekking van 115, 111, 101 en 98%).

Er waren grote verschillen in gerapporteerde DVE-dekking (tot 30% verschil). Het model voorspelde geen sterke beperking van melkproductie door eiwitaanbod. Een lichte AA-beperking werd voorspeld voor meetweek 13 in 2004 met een gerapporteerde DVE-dekking van ongeveer 100% (appendix 3). Echter, voor zowel meetweek 41 in 2003 als meetweek 13 in 2004 werd voorspeld dat ME- en AA-aanbod in ongeveer gelijke mate beperkend waren voor melkproductie, wat niet overeenstemt met de gerapporteerde DVE-dekkingspercentages voor beide weken. In meetweek 33 in 2004 en meetweek 5 in 2005 werd voorspeld dat het ME-aanbod beperkend was voor melkproductie.

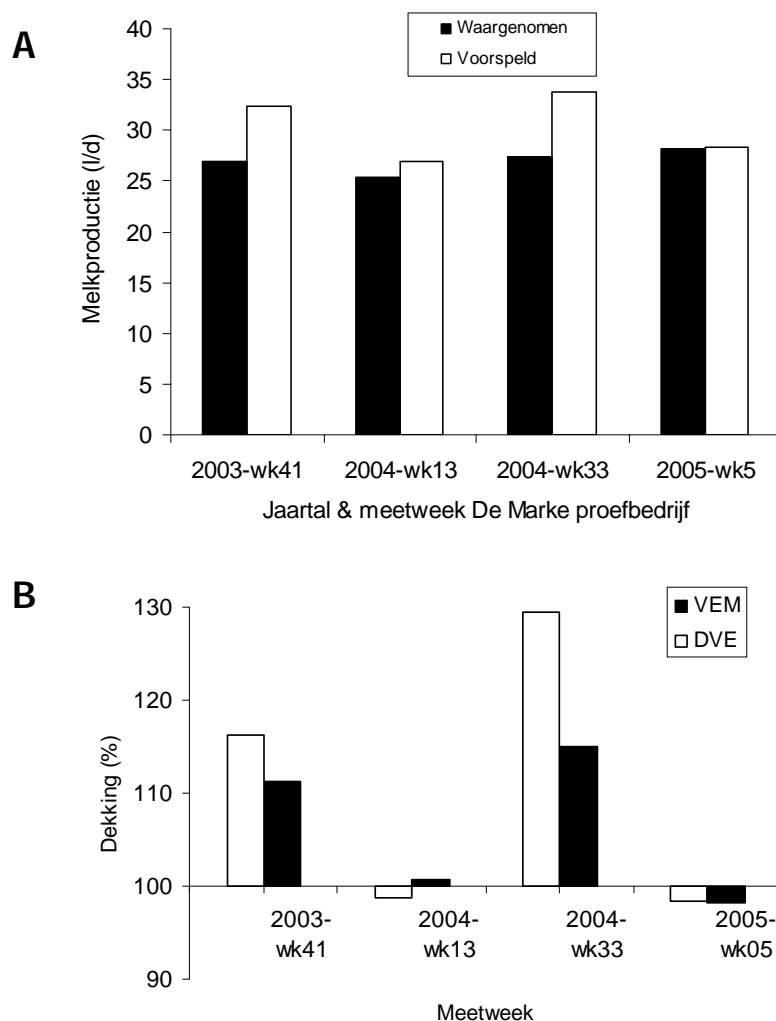
Tabel 4.2 Rantsoensamenstelling en – kenmerken voor een viertal meetweken op proefbedrijf De Marke in de jaren 2003, 2004 en 2005

	Meetweek DIM	2003-wk41	2004-wk13	2004-wk33	2005-wk05
Opname (kg DS/d)¹					
Weidegras				4.8	
Graskuil ²		7.8	8.7	4.6	10.3
Snijmais ²		4.2	4.5	5.0	2.8
GPS ²		2.0	1.9	2.1	1.5
MKS ²		2.2		1.2	2.9
Krachtvoer ²		6.4	5.9	5.5	4.2
(% krachtvoer)		(28)	(28)	(24)	(19)
Totaal		22.6	21.0	23.2	21.6
Voederwaarde (per kg DS)¹					
VEM		941	890	920	901
DVE		84	73	87	78

¹Ontleend aan rapportage van De Marke (Šebek et al., 2006)

²In de vier afzonderlijke meetweken werden verschillende ruwvoerders en krachtvoerders verstrekt

Figuur 4.2 Evaluatie van vier meetweken op het proefbedrijf De Marke met wisselende rantsoensamenstelling en voercomponenten. (A) Vergelijking tussen de modelvoorspelling en waargenomen melkproducties, en (B) de gerapporteerde VEM en DVE-dekking op basis van waargenomen voeropname, rantsoensamenstelling en voederanalyse (Šebek et al., 2006). Het oorspronkelijke pensmodel is gebruikt (Dijkstra et al., 1992) met coëfficiënten voor VZ productie van Bannink et al. (2000)



4.4 Conclusies

Voornamelijk op basis van een eerdere studie van Dijkstra et al. (1996) zijn relaties afgeleid voor 1. de vertering van NDF, eiwit, zetmeel (inclusief oplosbare koolhydraten) en vet (incl. langketen vetzuren) in de dunne darm, voor 2. de fermentatie van eiwit, NDF en zetmeel in de dikke darm, voor 3. de absorptie van AA, glucose, vet en ME, en voor 4. de potentiële melkproductie die mogelijk is op basis van uitsluitend de beschikbaarheid van AA, glucose, vet en ME. Tevens is aangegeven hoe mobilisatie/depositie meegenomen kan worden bij de berekeningen op basis van ME. Met deze rekenregels wordt het mogelijk om de beschikbaarheid van individuele nutriënten tegen elkaar af te wegen, en om een kosten-baten analyse uit te voeren naar mogelijkheden om via aanpassing van de voeding het glucose dan wel AA-aanbod aan te passen. Hierbij werd de samenstelling van de melk als een gegeven beschouwd.

Uit een beperkte evaluatie op basis van enkele resultaten van bedrijfsmonitoring op praktijkbedrijven met atypische rantsoenen blijkt dat in nagenoeg alle gevallen de energiebeschikbaarheid als beperkend voor melkproductie werd voorspeld. Slechts in incidentele gevallen werd een indicatie verkregen voor een mogelijke glucose- en/of eiwitbeperking. Tijdens een negatieve energiebalans (en een hogere energiebeschikbaarheid voor melkproductie) zouden deze nutriënten echter in sterkere mate beperkend kunnen zijn. Dergelijke omstandigheden werden echter niet getoetst.

De modelvoorspellingen lijken de uitkomsten volgens het VEM-systeem redelijk te volgen voor zowel de meetweken op proefbedrijf De Marke als de situatie op de biologische melkveebedrijven. Bij een toename van gerapporteerde VEM-dekkingspercentages werd ook door het model in toenemende mate een hogere melkproductie voorspeld dan gerapporteerd. Grotere verschillen lijken aanwezig met resultaten op basis van het DVE/OEB-systeem en incidenteel suggereren de resultaten een lagere eiwitbehoefte dan aangenomen op basis van het DVE/OEB-systeem. De modelvoorspellingen maken een nuancering mogelijk ten aanzien van factoren die mogelijk beperkend zijn voor melkproductie. Ook geeft het model incidenteel een duidelijk andere koerespons dan verwacht op basis van VEM- en DVE-gegevens.

Voor de inzet van het model onder praktijkomstandigheden is het inschatten van de afbraakgegevens uit beschikbare praktijkanalyses een onzekere factor. Het is van belang dat er een methodologie ontwikkeld wordt voor een vertaling van praktijkgegevens naar invoergevens voor het pensmodel.

4.5 Literatuur hoofdstuk 4

Baldwin, R.L., J. France, D.E. Beever, M. Gill & J.H.M. Thornley (1987a) Metabolism of the lactating cow. I. Animal elements of mechanistic model. *Journal of Dairy Research* 54: 77-107.

Baldwin, R.L., J.H.M. Thornley & D.E. Beever (1987b) Metabolism of the lactating cow. II. Digestive elements of a mechanistic model. *Journal of Dairy Research* 54: 107-131.

Baldwin, R.L., J. France, D.E. Beever, M. Gill & J.H.M. Thornley (1987c) Metabolism of the lactating cow. III. Properties of mechanistic models suitable for evaluation of energetic relationships and factors involved in partitioning of nutrients. *Journal of Dairy Research* 54: 133-145.

Baldwin, R.L. (1995). *Modeling Ruminant Digestion and Metabolism*. Chapman & Hall, London, UK.

Bannink, A., J. Kogut, J. Dijkstra, J. France, S. Tamminga & A.M. van Vuuren (2000) Modelling production and portal appearance of volatile fatty acids in cows. Pages 87-102. *In* *Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals* (Eds. J.P. McNamara, J. France & D.E. Beever) CAB International, Wallingford, UK.

Bannink, A., H. Valk & J. Dijkstra (2004) Een nadere analyse van de invloed van voeding op de productieresultaten en de mestsamenvatting op enkele biologische melkveehouderijbedrijven binnen BIOVEEM1. Rapport 04/100565, Nutrition & Food, Animal Sciences Group, Lelystad.

Bannink, A., Z. Mroz, S.J. Koopmans, A.J. Jansman & J. Dijkstra (2005) Nutriëntenverbruik door weefsels in het maag-darmkanaal. Rapport 05/100725, Nutrition & Food, Animal Sciences Group, Lelystad.

Bannink, A., J. Dijkstra, E. Kebreab & J. France (2006) Advantages of a dynamical approach to rumen function to help resolve environmental issues. Pages 281-298. *In* *Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals* (Eds. E. Kebreab, J. Dijkstra, J. France, A. Bannink & W.J.J. Gerrits). CAB International, Wallingford, UK.

Cant, J.P. (2005) Integration of data in feed evaluation systems. Pagina's 707-725 *In* *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. 2nd Edition (Eds J. Dijkstra, J.M. Forbes & J. France). CAB International, Wallingford, UK.

CVB (1991) Eiwitwaardering voor herkauwers: het DVE-systeem. CVB-reeks nr. 7, Lelystad.

De Visser, H (1993) Influence of carbohydrates on feed intake, rumen fermentation and milk performance in high-yielding dairy cows. PhD Thesis Wageningen Agricultural University, Wageningen, NL.

Dijkstra, J., H.D.St.C. Neal, D.E. Beever & J. France (1992) Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: model description. *Journal of Nutrition* 122: 2239-2256.

Dijkstra, J., J. France, A.G. Assis, H.D. St.C. Neal, O.F. Campos & L.J.M. Aroeira (1996) Simulation of digestion in cattle fed sugarcane: model development. *Journal of Agricultural Science* 127: 231-246.

Johnson, H.A., T.R. Famula & R.L. Baldwin (2005). Lactation: statistical and genetic aspects of simulating lactation data from individual cows using a dynamic, mechanistic model of dairy cow metabolism. Pages 551-582. *In* *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. 2nd Edition. (Eds J. Dijkstra, J.M. Forbes & J. France). CAB International, Wallingford, UK.

Gerrits, W.J.J., A. Bannink, J. Dijkstra, S. Tamminga, A.M. van Vuuren & G.A.L. Meijer (2000) Masterplan voor het ontwikkelen van een op nutriënten gebaseerd voederwaarderingssysteem. Rapport ID-Lelystad 00-2073, Lelystad.

Mills, J.A.N., J. France & J. Dijkstra (1999) A review of starch digestion in the lactating dairy cow and proposals for a mechanistic model. 1. Dietary starch characterisation and ruminal starch digestion. *Journal of Animal Feed Sciences* 8: 291-340.

- Mills, J.A.N., J. Dijkstra, A. Bannink, S.B. Cammell, E. Kebreab & J. France (2001) A mechanistic model of whole-tract digestion and methanogenesis in the lactating cow: model development, evaluation, and application. *Journal of Animal Science* 79: 1584-1597.
- Nocek, J.E. & S. Tamminga (1991) Site of digestion of starch in the gastrointestinal tract of dairy cows and its effect on milk yield and composition. *Journal of Dairy Science* 74: 3598-3629.
- Reynolds, C.K., H.F. Tyrrell & P.J. Reynolds (1991) Effects of diet forage-to-concentrate ratio and intake on energy metabolism by growing beef heifers: Net nutrient metabolism by visceral tissues. *Journal of Nutrition* 121: 1004-1015.
- Reynolds, C.K. (2005) Glucose Balance in Cattle. Pages 143-154 // *Proceedings Florida Ruminant Nutrition Symposium*.
- Šebek et al. (2006) De Marke bedrijfssysteemonderzoek. Persoonlijke mededeling.
- Smolders, G. & J. Wagenaar (2006) Rapportage monitoring Bioveem1-bedrijven. ASG-rapport, Lelystad.
- Tamminga, S., W.M. Van Straalen, A.P.J. Subnel, R.G.M. Meijer, A. Steg C.J.G. Wever & M.C. Blok (1994) The Dutch protein evaluation system: the DVE/OEB-system. *Livestock Production Science* 40: 139-155.
- Tamminga, S., A.M. van Vuuren, J. Dijkstra, G.A.L. Meijer, W.J.J. Gerrits & A. Bannink (1999) Verkenning naar een op nutriënten gebaseerde voederwaardering bij herkauwers. Rapport ID-DLO 99.041.

Appendix 1

Modelinvoer voor vier praktijksituaties binnen het bedrijfsmonitoringsproject Bioveem

Bedrijf ¹ DIM	1 156	6 156	9 56	11 135
Typering rantsoen				
Aandeel graskuil	0.66	0.65	0.85	0.37
Aandeel snijmais	0.07	0.08		0.16
Aandeel aardappelen				0.17
Aandeel granen			0.15	
Aandeel krachtvoer	0.27	0.27		0.30
Rantsoenkenmerken				
Voeropname (kg DS/d)	20.7	19.6	19.5	22.7
Fracties (g/kg DS)				
Oplosbare koolhydraten	60	79	76	43
Oplosbaar zetmeel	65	67	28	133
Afbreekbaar zetmeel	34	36	58	174
Afbreekbare NDF	384	390	382	308
Onafreekbare NDF	165	140	128	83
Ammoniakale N (g N/kg DS)	1.51	1.48	1.44	1.22
Oplosbaar ruw eiwit	31.7	31.3	37.5	30.3
Afbreekbaar ruw eiwit	101.2	99.5	91.3	79.6
Onafreekbaar ruw eiwit	16.2	15.9	14.6	12.7
Potentieel afreekbare organische stof (g/kg DS)	658	694	657	767
Afreakkinetiek (fractionele afreaksnelheden, /d)				
Zetmeel	4.41	4.35	5.28	3.07
NDF	0.87	1.13	0.95	1.16
Ruw eiwit	1.54	1.72	1.44	1.94
Overige relevante parameters				
Pens pH, gemiddeld	6.2	6.2	6.2	6.2
Pens pH, minimale waarde	6.0	6.0	6.0	6.0
Pens pH, periode pH<6.2 (h)	8.0	8.0	8.0	8.0
Pensvloestofvolume (l)	75	70	70	65
Passagesnelheid deeltjes (/d)	1.23	1.17	1.14	1.39
Passagesnelheid vloestof (/d)	3.22	3.21	3.38	3.14
Fractie protozoën	0.35	0.35	0.35	0.35
Melksamenstelling ²				
Eiwit (%)	3.41	3.33	3.25	3.53
Vet (%)	4.56	4.26	4.28	4.15
Lactose (%)	4.70	4.70	4.60	4.70
Dagen in lactatie (d)	156	156	56	135

¹ Nummering aangehouden in Bioveem-rapportage (Smolders et al., 2006)

² Het aantal dagen in lactatie is geen invoergegeven voor het pensmodel, maar uitsluitend gebruikt voor het afleiden van het lactosegehalte in de melk. De overig bestanddelen zijn waargenomen binnen Bioveem1

Appendix 2

Voorspelde versus waargenomen melkproducties op vier Bioveem-bedrijven

Bedrijf ¹	1	6	9	11
DIM	156	156	56	135
Waargenomen				
Voeropname (kg DS/d)	20.7	19.6	19.5	22.7
Melkproductie (l/d)	22.2	24.9	21.4	34.4
Voorspeld				
<i>Melkproductie (l/d)</i>	<i>27.0</i>	<i>27.6</i>	<i>27.3</i>	<i>31.4</i>
Geabsorbeerde nutriënten				
Eiwit (g AA/d)	2044	1849	1949	1825
Glucose (g/d)	2479	2526	2390	3835
Vet (g/d)	993	957	952	1058
'Metaboliseerbare' energie (MJ/d)	194	194	189	233
Potentiële melkproductie (l/d)				
PMA	37.1	33.8	36.8	31.4
PMG ²	28.4	27.6	27.9	42.7
PME	27.0	28.1	27.3	35.3
<i>Beperkend voor melkproductie ³</i>	E / G	G / E	E / G	A
<i>Eerstvolgende beperking</i>	A	A	A	E

¹ Nummering aangehouden in Bioveem-rapportage (Smolders et al., 2006)

² Effect gluconeogenese op beschikbaarheid glucose meegerekend (indien sprake van glucosetekort)

³ PMA = potentiële melkproductie uit beschikbare aminozuren; PMV = potentiële melkproductie uit beschikbaar vet; PMG = potentiële melkproductie uit beschikbaar glucose; PME = potentiële melkproductie uit beschikbare metaboliseerbare energie

Appendix 3

Voorspelde versus waargenomen melkproducties tijdens vier meetweken op De Marke in de jaren 2003, 2004 en 2005

	Meetweek DIM	2003-wk41 157	2004-wk13 199	2004-wk33 156	2005-wk05 175
Waargenomen					
Voeropname (kg DS/d)		21.8	20.2	22.5	20.9
Melkproductie (l/d)		26.9	25.4	27.4	28.1
<i>Vet (%)</i>		4.60	4.72	4.19	4.64
<i>Eiwit (%)</i>		3.44	3.50	3.24	3.46
<i>Lactose (%)</i>		4.49	4.60	4.61	4.60
VEM-dekking (%)		111	101	115	98
DVE-dekking (%)		116	99	129	98
Voorspeld					
<i>Melkproductie (l/d)</i>		32.4	27.0	33.8	28.3
Geabsorbeerde nutriënten					
Eiwit (g AA/d)		1852	1596	2034	1847
Glucose (g/d)		3304	2867	3121	3003
Vet (g/d)		1016	945	1061	966
Metaboliseerbare energie (MJ/d)		221	200	218	202
Potentiële melkproductie (l/d)					
PMA		32.7	27.0	38.8	32.4
PMG ¹		45.8	37.7	42.8	40.0
PME		32.4	27.7	33.8	28.3
<i>Beperkend voor productie</i> ²		E / A	A / E	E	E
<i>Eerstvolgende beperking</i>		G	G	A	A

¹ Effect gluconeogenese op beschikbaarheid glucose meegerekend (indien sprake van glucosetekort)

² PMA = potentiële melkproductie uit beschikbare aminozuren; PMV = potentiële melkproductie uit beschikbaar vet; PMG = potentiële melkproductie uit beschikbaar glucose; PME = potentiële melkproductie uit beschikbare metaboliseerbare energie.

5 Discussie & conclusies

In de huidige studie werden een aantal onderdelen van het pensmodel aangepast of toegevoegd. Ieder van deze onderdelen is in het voorgaande afzonderlijk vergeleken met gerapporteerde effecten in de literatuur. In hoofdstuk 4 werd de evaluatie gegeven voor de toevoeging van de empirische vergelijking voor de beschrijving van de vertering in de dunne darm, van de fermentatie in de dikke darm, en van de nutriëntenbenutting voor melkproductie en onderhoud. Deze evaluatie werd uitgevoerd met gegevens van waargenomen voeropname, voersamenstelling, melkproductie en melksamenstelling op enkele biologische melkveebedrijven en op proefbedrijf De Marke (figuren 4.1 & 4.2).

Een zelfde evaluatie werd uitgevoerd voor het op alle onderdelen aangepaste pensmodel. Deze evaluatie werd bemoeilijkt door het ontbreken van benodigde gegevens. Zo was er geen goed beeld van het maaltijdenpatroon. Omdat er normaal gesproken sprake is van een gemengd rantsoen, en een over de dag gespreide verstrekking van voer en van de voeropname door melkvee, werd aangenomen dat er sprake is geweest van een frequente en gelijkmatige voeropname. Uit de huidige studie is gebleken dat onder dergelijke omstandigheden de weergave van een constante voeropnamesnelheid volstaat. Ook benodigde invoergegevens voor het voorspellen van de pH ontbraken en de pH-parameters moesten geschat worden. Wel werd de aangepaste weergave van de pH-afhankelijke VVZ-productie toegepast, evenals de weergave van het vetmetabolisme.

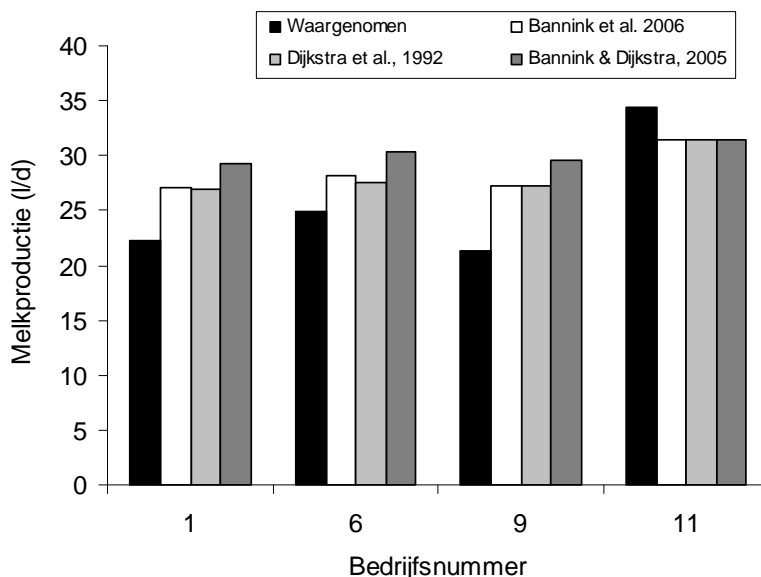
Figuren 5.1 en 5.2 geven de evaluatieresultaten voor resp. de biologische melkveebedrijven en het proefbedrijf De Marke. In deze figuren wordt gemeten melkproductie vergeleken met de voorspelde melkproductie door het aangepaste pensmodel. Ter illustratie zijn naast de uitkomsten met de VVZ-coëfficiënten volgens Bannink & Dijkstra (2005) ook de uitkomsten toegevoegd waarbij de VVZ-coëfficiënten van Bannink et al. (2000; geen afhankelijkheid van VVZ-vorming van pH) gebruikt zijn. Ten slotte worden ook de uitkomsten getoond met het oorspronkelijke pensmodel (Dijkstra et al., 1992) waarin de VVZ-coëfficiënten van Murphy et al. (1982) werden toegepast.

De verschillende varianten voor weergave van de VVZ-vorming resulteerde in grote verschillen in voorspelde propionzuurproductie. Uit de resultaten komt naar voren dat deze verschillen alleen een invloed hebben op de voorspelde melkproductie indien het glucoseaanbod beperkend is voor melkproductie. Hiervan was alleen sprake bij bedrijf 6 in figuur 5.1. Hoewel in principe ook vet en langketen vetzuren de microbiële activiteit en de pensvertering beïnvloeden, hadden alle geteste rantsoenen een relatief laag vetgehalte (rondom 40 g/kg DS). Het gevolg hiervan was dat de aangepaste weergave van het vetmetabolisme nauwelijks invloed had op de hier getoonde evaluatieresultaten.

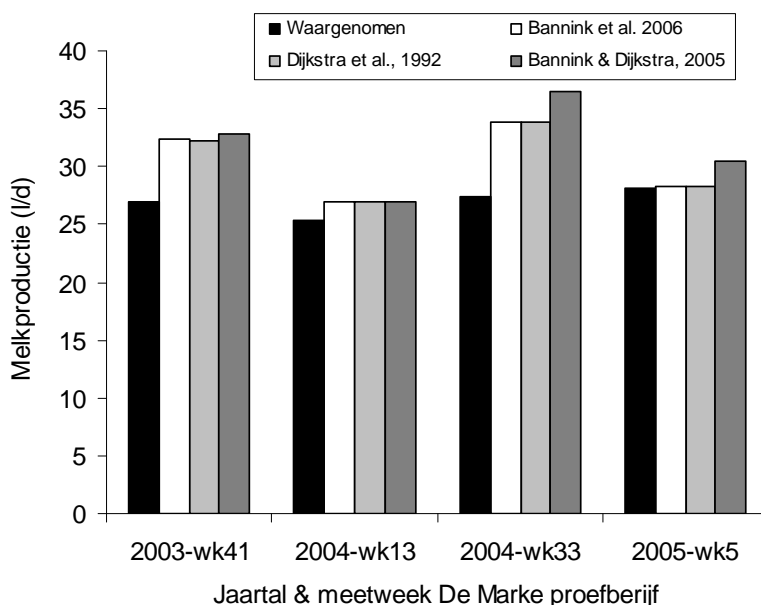
De voorspelde melkproductie door het aangepaste pensmodel vertoont een goede relatie met de gerapporteerde VEM-dekkingspercentages (figuren 4.1B & 4.2B). Voor die meetweken waar sprake was van een VEM-dekkingspercentage van nagenoeg 100% (meetweek 13 in 2004 en meetweek 5 in 2005) voorspelde het aangepaste pensmodel de melkproductie nauwkeurig. Voor bedrijven of meetweken met gerapporteerde VEM-dekkingspercentages die ver boven de 100% uitstijgen werd ook met het aangepaste pensmodel de melkproductie sterk overschat.

Geconcludeerd wordt dat het op verschillende onderdelen aangepaste pensmodel (deeltjeskinetiek, maaltijdpatronen, stoichiometrie VVZ-vorming, pH van pensvloeistof, empirische vergelijkingen voor darmvertering en nutriëntenverbruik voor melkproductie) een belangrijk instrument kan zijn om interacties in kaart te brengen tussen de talloze factoren die de pensfermentatie en de prestaties van melkvee kunnen beïnvloeden. De belangrijkste conclusies per modelonderdeel worden hieronder nog eens opgesomd.

Figuur 5.1 Een vergelijking tussen voorspelde en gemeten melkproductie op enkele biologische melkveebedrijven (deelnemers Bioveem) met het oorspronkelijke pensmodel (Dijkstra et al., 1992; VZ-coëfficiënten volgens Murphy et al., 1982) en met het in de huidige studie aangepaste pensmodel met VZ-coëfficiënten volgens Bannink & Dijkstra (2005) en Bannink et al. (2000 & 2006). Gegevens rondom voerverstrekking en maaltijdenpatroon, en parameterwaarden ten behoeve van de voorspelling van de pH ontbraken. Om deze reden werd in het aangepaste model alleen een aangepaste weergave van de vorming van VZ (Bannink & Dijkstra, 2005) en het vetmetabolisme (huidige studie) meegenomen



Figuur 5.2 Een vergelijking tussen voorspelde en gemeten melkproductie voor enkele meetweken op proefbedrijf De Marke met het oorspronkelijke pensmodel (Dijkstra et al., 1992; VZ-coëfficiënten volgens Murphy et al., 1982) en met het in de huidige studie aangepaste pensmodel met VZ-coëfficiënten volgens Bannink & Dijkstra (2005) en Bannink et al. (2000). Gegevens rondom voerverstrekking en maaltijdenpatroon, en parameterwaarden ten behoeve van de voorspelling van de pH ontbraken. Om deze reden werd in het aangepaste model alleen een aangepaste weergave van de vorming van VZ (Bannink & Dijkstra, 2005) en het vetmetabolisme (huidige studie) meegenomen



Deeltjesverkleining en voeropnamepatronen

Een grondige evaluatie van de weergave van het voeropnamepatroon aan de hand van *in vivo* gegevens werd bemoeilijkt door onvoldoende (complete) informatie in de literatuur. Details zijn nodig rondom de karakterisering van de rantsoensamenstelling en van de afbraakgegevens, evenals frequente waarnemingen rondom de invloed van maaltijdopname op pensfermentatie.

In de huidige studie werd een beperkte evaluatie uitgevoerd voor dit modelonderdeel met in literatuur gerapporteerde effecten van de verdeling van deeltjesgrootte in de pens en van het effect van het aantal voerverstrekkingen op een dag. De resultaten geven aan dat de modelvoorspellingen in dezelfde richting wijzen als de bevindingen in de literatuur. Bij een zeer gering aantal voerverstrekkingen (1 of 2 maal daags) werd een sterk effect op de zetmeelvertering gevonden in de huidige simulatiestudie, die in overeenstemming lijkt met de literatuur. Bij toename van het aantal maaltijden (of voerverstrekkingen), tot meer dan twee per dag, lijkt voerfrequentie geen grote invloed meer te hebben op de pensvertering. Onder dergelijke omstandigheden zijn de afbraakkenmerken en voeropname meer bepalend voor pensvertering dan het maaltijdpatroon.

Ten slotte werd geconcludeerd dat de weergave van de pensdynamiek als functie van het voeropnamepatroon van belang kan zijn bij onderzoek naar de dynamiek van NH_3 -absorptie en recycling van ureum-N naar de pens, de dynamiek van de pH van pensvloeistof en de VVZ-productie in de pens, en de fysieke vulling van de pens en de mate waarin eventuele grenzen aan deze vulling wordt bereikt. Het in kaart brengen van deze relaties vergt aanvullend onderzoek.

Vet(zuur)metabolisme

De weergave van vet en LKVZ metabolisme in de pens werd eerder beschreven en geëvalueerd door Dijkstra et al. (2000) en de belangrijkste principes daarvan zijn in deze studie beschreven. Het model lijkt de in de literatuur beschreven trends redelijk te reproduceren. Aanvullend werden relaties toegevoegd om het remmende effect van lage pH-waarden op de vethydrolyse en de LKVZ-hydrogenering weer te geven.

Dit modelonderdeel is van belang voor het voorspellen van het effect van vettoevoeging aan het rantsoen op pensfermentatie. Het model houdt rekening met meerdere relaties en interacties tussen voersubstraat, de aanwezige microbiële populatie, de fermentatieomstandigheden die heersen in de pens (passagesnelheden, volume en pH), en de samenstelling van vet en de aard van de langketenvetzuren die uitstromen naar de dunne darm. Daarmee kan dit modelonderdeel dienst doen als een strategisch instrument om de complexe relaties tussen microbiële activiteit en vet- en vetzuurmetabolisme in te schatten en verder te onderzoeken. Gezien de huidige belangstelling voor de invloed van voeding op de samenstelling van melkvet lijkt verdere evaluatie en uitbreiding van dit modelonderdeel (weergave afzonderlijke typen LKVZ) gewenst.

Empirische relaties voor vertering en melkproductie

Een evaluatie van de empirische relaties voor darmvertering en potentiële melkproductie op basis van AA, glucose, vet en geabsorbeerde energie geeft aan dat het model de uitkomsten volgens het VEM-systeem volgt. Deze uitkomst voldoet aan de verwachting omdat in de meeste onderzochte gevallen (bedrijven en meetweken) het energieaanbod beperkend was voor de melkproductie (of ongeveer even beperkend als glucose of eiwit-aanbod). In slechts enkele gevallen (Appendix 2) werd voorspeld dat er sprake was van een eiwit- of glucosebeperking, of dat deze dicht genaderd was. De voorspelling van de potentiële melkproductie op basis van individuele nutriënten geeft belangrijke aanvullende informatie rondom het eerst-limiterende nutriënt en geeft een indicatie voor de effectiviteit van aanpassingen in de voerstrategie om het eiwit- of glucoseaanbod, en daarmee de melkproductie, te sturen.

5.1 Literatuur voor hoofdstuk 5

Bannink, A., J. Kogut, J. Dijkstra, J. France, S. Tamminga & A.M. van Vuuren (2000) Modelling production and portal appearance of volatile fatty acids in cows. Pages 87-102. *In* Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals (Eds. J.P. McNamara, J. France & D.E. Beaver) CAB International, Wallingford, UK.

Bannink, A. & J. Dijkstra (2005) Schatting van de vorming van vluchtige vetzuren uit gefermenteerd substraat in de pens van melkvee. ASG rapport 05/1002371, Lelystad, NL.

Dijkstra, J., H.D.St.C. Neal, D.E. Beaver & J. France (1992) Simulation of nutrient digestion, absorption and outflow in the rumen: model description. *Journal of Nutrition* 122: 2239-2256.

Dijkstra, J., Gerrits, W.J.J., Bannink, A. & J. France (2000) Modelling lipid metabolism in the rumen. Pages 25-236. *In* Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals (Eds. J.P. McNamara, J. France & D.E. Beaver) CAB International, Wallingford, UK.

Murphy, M.R., Baldwin, R.L. & L.J. Koong, 1982. Estimation of stoichiometric parameters for rumen fermentation of roughage and concentrate diets. *J. Anim. Sci.*, 55, 411-421