

**DE STIKSTOFHUISHOUDING VAN HET MELKRUND
EN DE BETEKENIS VAN DE GLUCONEOGENESE
UIT AMINOZUREN**

Dit proefschrift met stellingen van

HENRICUS ARNOLDUS BOEKHOLT

landbouwkundig ingenieur, geboren te Afferden (Gem. Bergen, L.), op 15 juni 1939, is goedgekeurd door de promotoren Dr. Ir. A. J. H. van Es, buitengewoon lector in de Energiehuishouding der Dieren, en Prof. Dr. P. W. M. van Adrichem, hoogleraar in de Algemene- en Landbouwhuisdierfysiologie.

De Rector Magnificus van de Landbouwhogeschool,

J. P. H. VAN DER WANT

Wageningen, 19 oktober 1976

nn 8201

668



636.2.034:591.05:546.17

H. A. BOEKHOLT

**DE STIKSTOFHUISHOUDING VAN
HET MELKRUND EN DE BETEKENIS
VAN DE GLUCONEOGENESE UIT
AMINOZUREN**

(with a summary in English)

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWWETENSCHAPPEN,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS,
DR. IR. J. P. H. VAN DER WANT,
HOGLERAAR IN DE VIROLOGIE,
IN HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN
OP VRIJDAG 3 DECEMBER 1976
DES NAMIDDAGS TE VIER UUR IN DE AULA
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN

H. VEENMAN & ZONEN B.V. - WAGENINGEN - 1976

104068

Ontwerp omslag:
Ernst van Cleef

**BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN**

Dit proefschrift verschijnt ook als
Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 76-10 (1976)

8201 658

STELLINGEN

I

Het berekenen van een regressie tussen het geproduceerde en het opgenomen eiwit heeft slechts zin als een beperkte hoeveelheid eiwit en voldoende energie wordt verstrekt.

MÖLLER, P. D., 1968. *Z. Tierphysiol., Tierernährg. Futtermittelk.* **23**: 224-238.

HASHIZUME, T., T. HARYU, M. ITOH, S. TANABE en H. MORIMOTO, 1969. *Bull. Nat. Inst. Animal Ind., Japan*, no 19, p. 9-18.

KING, J. C., D. H. CALLOWAY en S. MARGEN, 1973. *J. Nutr.* **103**: 772-785.

PROTHRO, J., I. MACKELLAR, N. REYES, M. LINZ en CH. CHOU, 1973. *J. Nutr.* **103**: 786-791.

Dit proefschrift.

II

De veronderstelling, dat de eiwitbehoefte voor onderhoud van volwassen runderen vier maal de endogene-urine-stikstof uitscheiding bedraagt, berust op onjuiste uitgangspunten.

REID, J. T., 1961. In: *The mammary gland and its secretion*, II, p. 47-87, Acad. Press, New York.

FRENS, A. M. en N. D. DIJKSTRA, 1959. *Versl. Landbk. Ond.* 65-9, p. 1-39.

Dit proefschrift.

III

De bewering, dat aminozuren nodig zijn om in de glucosebehoefte van de lacterende herkauwer te voorzien, berust meestal op een onjuiste interpretatie van proefuitkomsten.

Dit proefschrift.

IV

De door REID c.s. en PAQUAY c.s. geadviseerde verhoging van de eiwitvoorziening per kg melk bij een hogere melkproductie, ter compensatie van de lagere verteerbaarheid van het eiwit, is overbodig als gevolg van het lagere eiwitgehalte van de melk.

REID, J. T., P. W. MOE en H. F. TYRRELL, 1966. *J. Dairy Sci.* **49**: 215-223.

PAQUAY, R., E. TELLER, R. DE BAERE en A. LOUSSE, 1974. *Landb. Tijdschr.* **27**: 269-283.

Dit proefschrift.

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGeningen

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWROGESCHOOL
WAGENINGEN

*Aan Miek,
Frank en
Véronique*

VOORWOORD

Het verschijnen van dit proefschrift is voor mij een welkome gelegenheid om allen te danken die een bijdrage hebben geleverd aan het tot stand komen ervan.

Hooggeleerde Frens, U bood mij de gelegenheid aan Uw afdeling het onderzoek dat tot dit proefschrift leidde te beginnen. U wist mij deelgenoot te maken van Uw belangstelling voor de gluconeogenese uit aminozuren bij de herkauwers.

Weledelzergeleerde van Es, hooggeachte promotor, U vooral wil ik danken voor de begeleiding bij de voorbereiding van dit proefschrift. Ik ben U zeer erkentelijk voor de tijd en moeite die U hebt gegeven aan mijn onderzoek en aan de beoordeling en vormgeving van het manuscript. De diepgaande discussies en Uw waardevolle suggesties waren voor mij van grote betekenis.

Hooggeleerde van Adrichem, Uw warme belangstelling voor mijn onderzoek en Uw betrokkenheid bij de voorbereiding van dit proefschrift heb ik zeer gewaardeerd. Dat U tevens als mijn promotor wilt optreden stel ik zeer op prijs.

Aan het tot stand komen van dit proefschrift hebben velen hun bereidwillige medewerking verleend.

De heer J. E. Vogt en zijn medewerkers voelden zich persoonlijk betrokken bij de uitvoering van de proeven. Door de nauwkeurigheid waarmee zij hun taak uitvoerden gaven zij blijk van hun verantwoordelijkheid.

De chemische analyses werden met zorg uitgevoerd onder leiding van de heren H. J. Nijkamp en N. F. M. Thielen.

De heer C. van Eden zorgde ervoor dat naast de 2425 getekende punten ook het overige tekenwerk tot in de puntjes werd uitgevoerd.

Voor mej. E. I. de Smidt en mej. A. J. Leissner is de tekst van dit proefschrift zeker niet onbekend.

Miek, je aanmoediging en geduld en je bijdrage aan de correctie en vormgeving van het manuscript hebben het mij mogelijk gemaakt tot het einde toe een goed humeur te bewaren. Frank en Véronique, te vaak moesten jullie een bijdrage leveren in dit grote spel door alleen je spelletje te spelen.

Tenslotte betuig ik gaarne mijn dank aan allen die door hun hulp of belangstelling een bijdrage hebben geleverd aan het tot stand komen van dit proefschrift.

INHOUD

Lijst met symbolen en afkortingen

1. INLEIDING	1
2. LITERATUUR OVER HET STIKSTOFMETABOLISME	3
2.1 Inleiding	3
2.2 De eiwitafbraak in de voormagen	4
2.3 De resorptie van ammoniak uit de voormagen	7
2.4 De resorptie van aminozuren uit de voormagen	8
2.5 De synthese van microbiel eiwit in de voormagen	8
2.6 Het eiwitaanbod in de dunne darm	11
2.7 De vertering in de dunne darm	12
2.8 Processen in de blinde en dikke darm	13
2.9 De invloed van de eiwitafbraak en de eiwitsynthese in de voormagen op de eiwitvoorziening van het dier	14
3. LITERATUUR OVER DE BEPALING VAN DE EIWITBEHOEFTE BIJ MELKKOEIEN	17
3.1 Inleiding	17
3.2 Metabolisch faecaal stikstof (MFN)	18
3.2.1 De bepaling van de MFN	19
3.2.2 De invloed van ruwe celstof op de MFN	25
3.2.3 Resultaten van MFN-bepalingen	26
3.2.4 Metabolisch faecaal N en endogene faecaal N	28
3.3 Endogene urine stikstof (EUN)	29
3.3.1 De bepaling van de EUN	30
3.3.2 Resultaten van EUN-bepalingen	34
3.4 Stikstofverliezen met haren en schilfers	36
3.5 Retentie van stikstof voor groei en drachtigheid	36
3.6 De uitscheiding van stikstof met de melk	39
3.7 De eiwitbehoefte voor de gluconeogenese	41
3.8 De netto-eiwitbehoefte	41
3.9 De biologische waarde	42
3.10 De eiwitvoorziening van het dier	46
3.10.1 Het ruw eiwit, het schijnbaar verteerd ruw eiwit en het beschikbaar eiwit	46
3.10.2 De verteerbaarheid van het eiwit	50
3.10.2.1 De invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid van het eiwit	57
3.10.2.2 Het verschil in verteerbaarheid tussen runderen en schapen	59
3.10.3 De eiwitbehoefte voor onderhoud en produktie	61
3.10.4 Metaboliseerbaar eiwit	64
4. LITERATUUR OVER DE GLUCONEOGENESE UIT AMINOZUREN	68
4.1 Inleiding	68
4.2 De glucosevoorziening	69
4.2.1 De hoeveelheid α -glucosepolymeren in het duodenum	69
4.2.2 De produktie van propionzuur	76
4.2.3 De glucosevoorziening	77
4.3 De glucosebehoefte	78
4.3.1 De glucosebehoefte voor onderhoud	79
4.3.2 De glucosebehoefte voor de vorming van melksuiker en glycerol	80

4.3.3	De glucosebehoefte voor de synthese van vetzuren	81
4.4	Een vergelijking tussen glucosevoorziening en glucosebehoefte	85
4.5	De gluconeogenese	86
4.5.1	De regulering van de gluconeogenese	89
4.5.2	Precursors voor de gluconeogenese	90
4.6	De gluconeogenese uit aminozuren	97
4.6.1	De noodzaak van de gluconeogenese uit aminozuren	99
4.6.2	Het gebruik van ¹⁴ C in onderzoeken betreffende de gluconeogenese	99
4.6.3	Resultaten van onderzoeken	105
4.6.4	Gluconeogenese uit aminozuren en eiwitbehoefte	112
5. ONDERZOEK NAAR DE GLUCONEOGENESE UIT AMINOZUREN		113
5.1	Inleiding	113
5.2	Dierproeven	114
5.2.1	Algemene proefopzet	114
5.2.2	Glucose-infuus	116
5.2.3	Wegen en bemonsteren	116
5.2.4	Analysmethoden	118
5.2.5	Correctie voor toegevoegde conserveermiddelen	118
5.2.6	Proefdieren	118
5.2.7	Rantsoenen	119
5.3	Resultaten	119
5.3.1	De energie- en eiwitvoorziening	121
5.3.2	Het glucosegehalte in het bloed en de aanwezigheid van glucose in de urine	121
5.3.3	De melkproductie	121
5.3.3.1	Het melkeiwit	126
5.3.3.2	Het melkvet	126
5.3.3.3	De lactose	126
5.3.4	De uitscheiding van N in de urine	127
5.4	Discussie en conclusie	129
6. ONDERZOEK NAAR DE STIKSTOFHUISHOUDING		132
6.1	Inleiding	132
6.2	De invloed van processen in de dikke darm op de eiwitbenutting	133
6.2.1	Algemene proefopzet	133
6.2.2	Wegen, bemonsteren en analyseren	135
6.2.3	Proefdieren	135
6.2.4	Rantsoenen	135
6.2.5	Resultaten	135
6.2.6	Discussie	142
6.3	De benutting van het eiwit bij een verschillend eiwitniveau	145
6.3.1	Algemene proefopzet	145
6.3.2	Wegen, bemonsteren en analyseren	146
6.3.3	Proefdieren	146
6.3.4	Rantsoenen	146
6.3.5	Resultaten en discussie	148
6.4	Verwerking van beschikbare gegevens van N- en energiebalansproeven met melkvee	150
6.4.1	Beschikbare gegevens	150
6.4.2	Berekening van het verteerbaar ruw eiwit en het metabolisch faecaal eiwit	151
6.4.2.1	De werkelijke verteerbaarheid van het eiwit	155
6.4.2.2	De metabolische faecaal stikstof	156
6.4.3	Verschillen in werkelijke verteerbaarheid en MFN tussen ruwvoer en krachtvoer	156

6.4.4	Verschillen in verteerbaarheid tussen koeien en schapen en de invloed van het voederniveau	157
6.4.5	De benutting van het eiwit	160
6.4.5.1	De selectie van gegevens	161
6.4.5.2	De minimale eiwitbehoefte	164
6.4.5.3	Vergelijking van de minimumlijn met andere gegevens	166
6.4.5.4	Verteerbaar ruw eiwit voor onderhoud en produktie	167
6.4.5.5	Berekening van de endogene urine-N	168
6.4.6	Vergelijking van de benutting van het vre tussen rantsoenen met een verschillende hoeveelheid vre	169
6.4.7	Vergelijking van de melkeiwitproduktie en de CVB-norm	172
6.4.7.1	Het eiwitgehalte van de melk in verband met de eiwitbehoefte	173
6.4.8	Slotbeschouwing	175
SAMENVATTING		179
SUMMARY		186
REFERENTIES		193
CURRICULUM VITAE		207

CONTENTS

List of symbols and abbreviations

1. INTRODUCTION	1
2. LITERATURE ON THE NITROGEN METABOLISM	3
2.1 Introduction	3
2.2 Protein degradation in the forestomachs	4
2.3 Absorption of ammonia in the forestomachs	7
2.4 Absorption of amino acids in the forestomachs	8
2.5 Synthesis of microbial protein in the forestomachs	8
2.6 Protein supply in the small intestine	11
2.7 Digestion in the small intestine	12
2.8 Processes in the caecum and colon	13
2.9 Influence of the degradation and synthesis of protein in the forestomachs on the protein supply of the animal	14
3. LITERATURE ON THE ESTIMATION OF THE PROTEIN REQUIREMENT OF LACTATING COWS	17
3.1 Introduction	17
3.2 Metabolic faecal nitrogen (MFN)	18
3.3 Endogenous urinary nitrogen (EUN)	29
3.4 Nitrogen losses in hair and scurf	36
3.5 Nitrogen retention for growth and pregnancy	36
3.6 Excretion of nitrogen in milk	39
3.7 Protein required for gluconeogenesis	41
3.8 Net protein requirement	41
3.9 Biological value	42
3.10 Protein supply of the animal	46
4. LITERATURE ON THE GLUCONEOGENESIS FROM AMINO ACIDS	68
4.1 Introduction	68
4.2 Glucose supply	69
4.3 Glucose requirement	78
4.4 Comparison between glucose supply and glucose requirement	85
4.5 Gluconeogenesis	86
4.6 Gluconeogenesis from amino acids	97
5. EXPERIMENTS CONCERNING THE GLUCONEOGENESIS FROM AMINO ACIDS	113
5.1 Introduction	113
5.2 Experiments with animals	114
5.3 Results	119
5.4 Discussion and conclusion	129
6. EXPERIMENTS CONCERNING THE NITROGEN METABOLISM	132
6.1 Introduction	132
6.2 The influence of processes in the caecum and colon on the utilization of protein	133
6.3 The utilization of protein at a different protein level	145
6.4 Processing of data available from N- and energy-balance experiments	150
SUMMARY	186
REFERENCES	193

LIJST MET SYMBOLEN EN AFKORTINGEN

SYMBOLEN VOOR HOEVEELHEDEN

Symbolen die kunnen worden gebruikt met een subscript ter aanduiding van een chemisch bestanddeel of voedingsbestanddeel zijn aangeduid met het subscript B.

SUBSCRIPTS

Een hoofdletter gebruikt als subscript duidt op een chemisch bestanddeel of voedingsbestanddeel. Kleine letters geven een nadere aanduiding van een gedeelte van de totale hoeveelheid (zie EUN, MFN).

AFKORTINGEN

Afkortingen komen zowel voor met hoofdletters als met kleine letters.

De term gehalte duidt op een hoeveelheid van een bestanddeel in een totale hoeveelheid (b.v. droge stof of organische stof).

Voorbeeld: I_{XP}/I_T = ruw eiwitgehalte in de (opgenomen) droge stof

F_N/F_T = N-gehalte in de faecaal droge stof

app	schijnbaar	apparent(ly)
av	beschikbaar	available
AMP	adenosine monofosfaat	adenosine monophosphate
ADP	adenosine difosfaat	adenosine diphosphate
ATP	adenosine trifosfaat	adenosine triphosphate
B	aanduiding van een bestanddeel, b.v. N, O, T, XP	indication of a component, e.g. N, O, T, XP
BW	biologische waarde (= v_N)	biological value (= v_N)
C	koolstof	carbon
CVB	Centraal Veevoeder Bureau	Centraal Bureau for Livestock Feeding
d_B	(schijnbare) verteringscoëfficiënt	coefficient of (apparent) digestibility
ds	droge stof (= T), kg/d	dry matter (= T), kg/d
D_B	(schijnbaar) verteerde hoeveelheid, g/d	(apparently) digested quantity, g/d
DAPA	diaminopimelinezuur	diaminopimelic acid
DNA	desoxyribonucleïnezuur	desoxyribonucleic acid
e_B	efficiëntie van de beputting	efficiency of utilization
end	endogeen	endogenous
E	energie, kcal/d	energy, kcal/d
EUN	endogene urine-N (= $U_{N, end}$), g/d	endogenous urinary N (= $U_{N, end}$), g/d
F_B	faecale hoeveelheid, g/d	faecal quantity, g/d
FCM	melk, gecorrigeerd naar 4% vet, g/d	fat-corrected milk (4% fat), g/d
gZW	gram zetmeelwaarde	grams starch equivalent
GDP	guanosinedifosfaat	guanosinediphosphate
GTP	guanosine trifosfaat	guanosine triphosphate
H	waterstof	hydrogen
I_B	opgenomen hoeveelheid, hoeveelheid in rantsoen, g/d	consumed quantity, intake of component, g/d
L	hoeveelheid melk, g/d	milk quantity, g/d
L_B	hoeveelheid van een bestanddeel in melk, g/d	quantity of a component in milk, g/d
m	onderhoud	maintenance
met	metabolisch	metabolic
M_E	beschikbare energie, kcal/d	metabolizable energy, kcal/d
MFN	metabolisch faecaal N (= $F_{N, met}$), g/d	metabolic faecal N (= $F_{N, met}$), g/d
n	aantal	number
N	stikstof, g/d	nitrogen, g/d
NAD	nicotinamide-adenine-dinucleotide	nicotinamid adenine dinucleotide

LIST OF SYMBOLS AND ABBREVIATIONS

SYMBOLS FOR QUANTITIES

Symbols that can be used with a subscript to represent a chemical or nutrient component are indicated by the subscript B.

SUBSCRIPTS

Capital letters used as a subscript indicate chemical or nutrient components. Lower case letters indicate parts of a total quantity (see EUN, MFN).

ABBREVIATIONS

Abbreviations appear both as capital letters and as lower case letters.

The term content indicates a quantity of a component in the total quantity (e.g. dry matter or organic matter).

Example: I_{XP/I_T} = crude protein content in the (ingested) dry matter

F_N/F_T = N content in the faecal dry matter

NADP	nicotinamide-adenine-dinucleotide-fosfaat	nicotinamid adenine dinucleotide phosphate
NAN	niet-ammoniak-N	non-ammonia-N
os	organische stof (= O), g/d	organic matter (= O), g/d
O	organische stof, g/d	organic matter, g/d
	zuurstof	oxygen
p(rod)	produktie	production
P	fosfor	phosphorus
PEP	fosfo-enolpyrodruivenzuur	phospho-enolpyruvate
q	% beschikbare energie (= M_E/I_E)	% metabolizable energy (M_E/I_E)
r	correlatie coëfficiënt	coefficient of correlation
rc	ruwe celstof (= XF)	crude fibre (= XF)
re	ruw eiwit (= $6,25 \cdot N = XP$)	crude protein (= $6,25 \cdot N = XP$)
req	behoefte	requirement
R	multiple correlatie coëfficiënt	coefficient of multiple correlation
R_B	retentie van een bestanddeel	retention of a component
RNA	ribonucleïnezuur	ribonucleic acid
RSD	rest standaard afwijking	residual standard deviation
S	haren, schilfers, hoeven enz.	hair, scurf etc.
tr	werkelijk(e)	true/truly
T	droge stof, kg/d	dry matter, kg/d
TDN	totaal verteerbare bestanddelen, g/d	total digestible nutrients, g/d
U_B	hoeveelheid bestanddeel in urine, g/d	urinary component, g/d
v_N	biologische waarde	biological value
vos	verteerbare organische stof (= D_0), g/d	digestible organic matter (= D_0), g/d
vre	verteerbaar ruw eiwit, g/d (= $6,25 \cdot D_N = D_{XP}$)	digestible crude protein, g/d (= $6,25 \cdot D_N = D_{XP}$)
VC	variatie coëfficiënt	coefficient of variation
W	lichaamsgewicht, kg	body weight, kg
W^{3/4}	metabolisch gewicht	metabolic body size
X	onafhankelijke variabele	independent variable
XF	ruwe celstof, g/d	crude fibre, g/d
XL	ruw vet, g/d	crude lipid, g/d
XP	ruw eiwit (= $6,25 \cdot N$), g/d	crude protein (= $6,25 \cdot N$), g/d
XX	N-vrije extract stoffen, g/d	N-free extract, g/d
Y	afhankelijk variabele	dependent variable
	opbrengst	yield
ZW	zetmeelwaarde	starch equivalent
•	vermenigvuldigingsteken	multiplication sign

1. INLEIDING

De belangrijkste voedingsstoffen die het dierlijk lichaam nodig heeft zijn: eiwitten, koolhydraten en vetten. Deze stoffen dragen tevens zorg voor de energievoorziening van het lichaam. Het eiwit neemt een belangrijke plaats in daar het behalve als energiebron ook als zodanig, dat wil zeggen als bouwsteen, een onmisbaar bestanddeel van het rantsoen vormt voor het instandhouden van het lichaam en voor de produktie van melk, eieren en vlees.

De eiwitten zijn nauw betrokken bij de diverse fasen van chemische en fysische activiteit van de levende cel daar de meeste enzymen in belangrijke mate uit aminozuren zijn opgebouwd. De eiwitten vervullen in het lichaam diverse taken o.a. als biologische katalysatoren (enzymen), als structurelementen (haar, wol, bindweefsel, spieren), als hormonen, als anti-lichamen en als transporteiwit.

Kwantitatief maken de eiwitten een belangrijk deel uit van het lichaam. Voorts spelen zij in tegenstelling tot het vet een rol in bijna elk belangrijk fysiologisch proces. Het is daarom niet verwonderlijk dat bijna 150 jaar geleden aan het eiwit een eerste plaats in de stofwisseling werd toegekend zoals blijkt uit de naamgeving: PROTEINE, (protos = eerste).

Reeds in de eerste helft van de 19e eeuw onderzocht de Nederlandse chemicus GERRIT-JAN MULDER een serie N-rijke organische verbindingen van dierlijke en plantaardige oorsprong. Hij kwam tot de slotsom dat alle dierlijke en plantaardige eiwitstoffen een gemeenschappelijke N-houdende basiscomponent bevatten die hij de naam proteïne gaf (BROUWER, 1946, 1952). MUNRO (1964) geeft een uitgebreid overzicht van de historische ontwikkeling van de kennis over het eiwitmetabolisme.

Het onderscheid tussen N-houdende en niet-N-houdende stoffen werd het eerst duidelijk onderkend door MAGENDIE (1783-1855). MULDER gaf op grond van zijn elementairanalysen aan het eiwit de formule: $C_{40}H_{62}N_{10}O_{12}$. Berekent men hieruit het N-gehalte dan komt men op 16% of anders uitgedrukt: eiwit = $6,25 \cdot N$. Nog steeds wordt het N-gehalte gehanteerd als een maat voor de berekening van het eiwitgehalte, terwijl 6,25 een veel gebruikte omrekeningsfactor is.

Rond 1900 kwam men tot een beter inzicht in de samenstelling van het eiwit door de ontdekking van de aminozuren als structurele componenten van het eiwit. Door de vele onderzoeken die hierop volgden is het duidelijk geworden dat, in het bijzonder voor de eenmagigen, het aminozurenpatroon de belangrijkste factor is die de kwaliteit van het eiwit als dierlijk voedsel bepaalt.

In de dertiger jaren verrichtte ROSE onderzoeken met rantsoenen waarin het eiwit geheel door aminozuurmengsels vervangen was. Dit leidde tot de indeling van de aminozuren in essentiële en niet-essentiële aminozuren (ROSE, 1938). Reeds in het begin van deze eeuw maakte KARL THOMAS gebruik van biologische methoden voor de bestudering van verschillen in eiwitkwaliteit. De

biologische methode is tot heden actueel gebleven. THOMAS (1909) voerde als eerste de term biologische waarde in om de voedingswaarde van eiwitten aan te duiden. Zijn methode om deze waarde te bepalen werd verbeterd door MITCHELL (1924) en staat nu bekend als de bepaling van de biologische waarde volgens THOMAS-MITCHELL. Door de verdere vereenvoudiging van de aminozuuranalyse kwamen ook chemische methoden voor de bepaling van de biologische waarde (BW) in zwang.

Voor de eenmagigen wordt de hoeveelheid en de samenstelling van het eiwit dat de maag bereikt geheel bepaald door de kwaliteit (BW) en de kwantiteit van het in het voedsel aanwezige eiwit.

De meermagigen nemen wat de eiwitvoorziening betreft een uitzonderingspositie in door de afbraak- en opbouwprocessen die plaatsvinden in de voormagen ten gevolge van de activiteit van bacteriën en protozoën. De overeenkomst in kwaliteit en kwantiteit van het voedsleiwit dat opgenomen wordt en het eiwit dat de echte maag bereikt is daardoor bij de herkauwers veel kleiner dan bij de eenmagigen. Dit betekent in het bijzonder dat het aminozurenpatroon van het voedsleiwit bij herkauwers minder bepalend is voor de eiwitvoorziening dan bij eenmagigen het geval is.

De behoefte aan eiwit kan men vaststellen door na te gaan welke hoeveelheid eiwit in het voedsel voldoende is voor het in stand houden van het lichaam (onderhoud) of voor het handhaven van een bepaald produktieniveau.

Veelal wordt ook een andere weg bewandeld, namelijk die van de factoriële benadering. Hierbij wordt de bijdrage aan de totale behoefte van elk van de afzonderlijke onderdelen (factoren) van de stikstofhuishouding gemeten of afgeleid waarna alle bijdragen gesommeerd worden.

In dit proefschrift zal een overzicht worden gegeven van de literatuur over de algemene aspecten van de stikstofhuishouding. Vervolgens zullen de factoren die de eiwitbehoefte van melkkoeien bepalen nader in ogenschouw worden genomen. Voor de belangrijkste factoren zal de literatuur besproken worden, mede in het licht van de resultaten van eigen onderzoek. Tot slot zal aan de hand van de beschikbare gegevens getracht worden een uitspraak te doen over de N-behoefte van melkvee.

2. LITERATUUR OVER HET STIKSTOFMETABOLISME

2.1. INLEIDING

Het N-metabolisme van de herkauwers heeft de laatste decennia een grote belangstelling genoten. Verschillende auteurs hebben een overzicht gegeven van de diverse aspecten van de N-stofwisseling: CHALMERS en SYNGE (1954), ANNISON en LEWIS (1959), LEWIS (1961), VAZ PORTUGAL (1964), PHILLIPSON (1964), BLACKBURN (1965), WALDO (1968), SMITH (1969), HATFIELD (1970), PURSER (1970), CHALUPA (1972) en MERCER en ANNISON (1976).

Voorts vermeldden veel artikelen resultaten van onderzoeken met betrekking tot het gebruik van diverse eiwitbronnen in de rantsoenen voor rundvee en schapen.

De microbiologische aspecten van de pensfermentatie genoten een grote belangstelling. Daarnaast werd ruime aandacht geschonken aan biochemische en fysiologische processen van het N-metabolisme, waarbij dikwijls verband werd gelegd tussen eiwit en andere voedingsstoffen of intermediairen. Tesaamen geeft de literatuur een vrij goed beeld van de kwalitatieve aspecten van de N-huishouding van het rundvee en de schapen.

Schaarser is de literatuur met betrekking tot de interpretatie van deze kwalitatieve gegevens in een kwantitatieve benadering van de eiwitbehoefte. Niet-herkauwers voorzien in hun eiwitbehoefte door opname van eiwitten die in het maagdarmkanaal worden afgebroken tot peptiden en vervolgens tot aminozuren die in het maagdarmkanaal worden geresorbeerd. De waarde van het eiwit voor het dier wordt bepaald door de verteerbaarheid en de aminozurenstelling van het eiwit. Bij herkauwers is de situatie duidelijk anders. Hier worden de opgenomen eiwitten en andere voedingsstoffen eerst onderworpen aan een microbiële fermentatie in de voormagen.

Oorspronkelijk werden de voormagen slechts gezien als een opslagplaats van voedsel dat er voorgeweekt en bewaard werd. De eigenlijke vertering zou plaats hebben in de lebmaag en het darmkanaal. De functie van de pens als voorraadschuur valt niet te ontkennen, maar belangrijker zijn de omzettingen van het opgenomen voer en de betekenis van de daarbij gevormde produkten. De pens en de netmaag mogen we beschouwen als een functionele eenheid, in het vervolg korthedshalve pens genoemd. In deze ruimte leven ontelbare bacteriën en protozoën. Per ml pensvloeistof komen bij normale voeding ongeveer 10^9 bacteriën en 10^6 protozoën voor (VAN ADRICHEM, 1966).

De koolhydraatfractie van het voer wordt onder invloed van microbiële enzymen in de pens gesplitst in di- en monosacchariden. Deze worden voornamelijk afgebroken tot de vluchtige vetzuren azijnzuur, propionzuur en boterzuur, waarbij als eindprodukten tevens methaan en koolzuur ontstaan. De hierbij vrijkomende vrije energie wordt door de bacteriën gebruikt voor hun onderhoud en groei. Het grootste gedeelte van de vluchtige vetzuren wordt

door de wand van de voormagen geresorbeerd.

De vluchtige vetzuren vormen de belangrijkste energiebron voor de herkauwers.

De N-houdende bestanddelen van het voedsel vormen de voornaamste bron van N voor de pensmicroben. Daarom is de aard van de N-bevattende componenten van het voer van belang voor de processen die plaatsvinden in de pens.

De omzettingen van de stikstofhoudende bestanddelen in de pens kan men onderscheiden in:

- de hydrolyse van voedereiwit tot peptiden en aminozuren
- de desaminering van vrije aminozuren, waarbij ammoniak en zuren ontstaan
- de afbraak van andere N-houdende verbindingen
- de synthese van microbiel eiwit.

Figuur 1 geeft een overzicht van de processen die plaatsvinden bij het N-metabolisme van de herkauwers. Het model vertoont een grote overeenkomst met de schema's opgesteld door CHALMERS en SYNGE (1954), ANNISON en LEWIS (1959), LEWIS (1961), NOLAN en LENG (1972) en MERCER en ANNISON (1976).

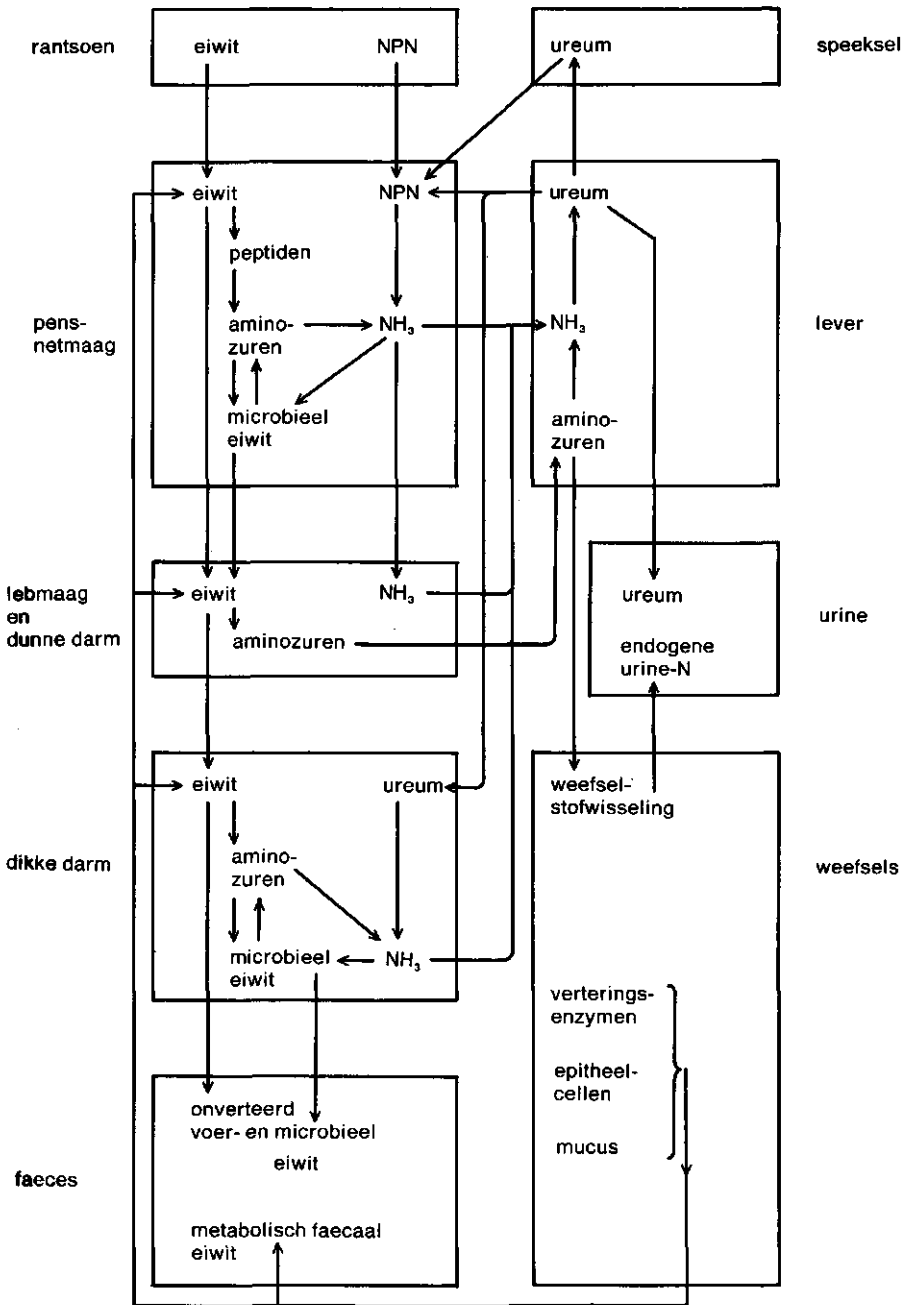
2.2. DE EIWITAFBRAAK IN DE VOORMAGEN

Zoals figuur 1 laat zien verlaat een gedeelte van het eiwit in het voedsel de pens onaangetast. Een groot gedeelte van het eiwit in de pens wordt echter door de bacteriën gehydrolyseerd tot peptiden en aminozuren, die vervolgens kunnen worden gedesineerd onder vorming van ammoniak en organische zuren (ANNISON, 1965; HOBSON, 1963; VAN ADRICHEM, 1966). De protozoën leveren eveneens een aandeel in de proteolytische activiteit van de pensinhoud. Vele protozoën kunnen wel eiwitten afbreken tot peptiden en aminozuren, maar geen ammoniak vormen (ABOU AKKADA, 1965; VAN ADRICHEM, 1966).

Zou de afbraak van het eiwit hoofdzakelijk bestaan uit de hydrolyse van de eiwitten dan zou de aminozuurvoorziening van het dier er slechts weinig door beïnvloed worden, daar de hydrolyse, indien zij niet zou plaatsvinden in de pens, later toch zou gebeuren in de lebmaag en dunne darm. De desaminering van de aminozuren speelt echter een belangrijke rol in het N-metabolisme van de pens (PEARSON en SMITH, 1943; HUNGATE, 1966; McDONALD 1948a, 1952).

Voor het vaststellen van de mate van eiwitafbraak in de pens is het nodig inzicht te krijgen in de hoeveelheid eiwit in het duodenum die afkomstig is van het voedsel en die welke resulteert uit de microbiële eiwitsynthese. Het laatste vereist het vaststellen van de hoeveelheid microbiel eiwit. Het is derhalve niet verwonderlijk dat men methoden trachtte te ontwikkelen om een onderscheid te kunnen maken tussen het eiwit van de bacteriën en protozoën en het voeder-eiwit.

De eerste poging daartoe betrof de voeding van zeine (maiseiwit). Zeine bevat geen lysine en is oplosbaar in alcohol, terwijl microbiel eiwit niet oplos-



Figuur 1. Een model van het N-metabolisme van de herkauwer.
 Figure 1. A model of the N metabolism of the ruminant.

baar is in alcohol en 7% lysine bevat. McDONALD (1948b, 1954) maakte hier- van gebruik om te berekenen welke fractie van het eiwit dat de lebmaag ver- laat aanwezig was in microbiëel eiwit en in zeïne.

De moeilijkheden die men aanvankelijk ondervond bij het onderscheiden van plantaardig en microbiëel eiwit werden langzamerhand gedeeltelijk opge- lost door de toepassing van nieuwe analysetechnieken.

WELLER et al. (1958) gebruikten de hoeveelheid diaminopimelinezuur (DAPA) als maat voor de hoeveelheid bacterie-eiwit die gevormd werd. Zij namen aan dat het gehalte aan DAPA in bacteriën vrij constant is en dat DAPA niet voorkomt in het voer.

MCALLAN en SMITH (1968), SMITH et al. (1968, 1969) en SMITH en MCALLAN (1969, 1971) maakten gebruik van de aanwezigheid van nucleïnezuren in bacterieel eiwit om de bijdrage van de microben aan de totaal aanwezige N te schatten. De hoeveelheid nucleïnezuren in de pens was veel groter dan die in het voer, terwijl bovendien werd waargenomen dat het overgrote deel van de nucleïnezuren in het voer snel werd afgebroken.

PILGRIM et al. (1969) bepaalden de hoeveelheid microbiëel eiwit die gevormd werd via $\text{NH}_3\text{-N}$ met behulp van de isotoop ^{15}N .

Voor het bepalen van de hoeveelheid protozoën lijkt tot heden slechts het gehalte aan 2-aminoethylfosfonzuur een uitgangspunt te vormen (zie ALLISON, 1970).

Afhankelijk van de aard van het rantsoen-eiwit werden voor de mate van eiwitafbraak in de pens cijfers gevonden die variëren van 40 tot bijna 100%.

McDONALD (1948b, 1952) vond dat caseïne en gelatine snel verdwenen, ter- wijl maiseiwit (zeïne) slechts voor 40 à 50% werd afgebroken in de pens. In latere onderzoeken vonden McDONALD en HALL (1957) dat 97% van de caseïne werd afgebroken voor het de lebmaag bereikte. WELLER et al. (1958) vonden m.b.v. DAPA dat 60 tot 80% van de N in de pens aanwezig was als microbiële N. Zij namen aan dat deze cijfers ook een maat vormden voor de omzetting van plantaardig (niet microbiëel) in microbiëel eiwit. MCALLAN en SMITH (1968), SMITH et al. (1968, 1969) en SMITH en MCALLAN (1969, 1971) stelden vast dat 40–80% van de N in de pensvloeistof van microbiële oorsprong was. Zij gebruikten rantsoenen bestaande uit ruwvoer plus krachtvoer of een grasrantsoen. PILGRIM et al. (1969) vonden bij schapen dat deze omzetting 73% bedroeg bij een eiwitarm rantsoen bestaande uit gemengd ruwvoer en bijna 60% bij een rantsoen dat uit enkel luzernehooi bestond.

McDONALD (1948a) toonde aan dat er onder normale voedingsomstandig- heden grote hoeveelheden ammoniak worden gevormd. De hoeveelheid ge- vormde ammoniak is sterk afhankelijk van de aard van het eiwit, in het bijzon- der van de oplosbaarheid en fysische structuur, zoals werd aangetoond door onderzoeken van PEARSON en SMITH (1943), McDONALD (1948a, 1952), ANNISON et al. (1954) en HENDERICKX (1962). Onderzoeken van WHITELAW en PRESTON (1963) en van HENDERICKX (1962) benadrukken de moeilijkheid om eiwitten te karakteriseren naar hun oplosbaarheid, daar de aard van het op-

losmiddel een duidelijke invloed heeft op de oplosbaarheid.

Dat de mate van eiwitafbraak voor een groot deel bepaald wordt door de oplosbaarheid van het eiwit, houdt in dat de proteolyse niet eiwit-specifiek is, en dat er voor de pensflora en -fauna geen adaptatie vereist is voor een bepaald eiwit (ANNISON en LEWIS, 1959; HUNGATE 1966).

Volgens BLACKBURN (1965) en HUNGATE (1966) is de desaminering iets langzamer dan de eiwithydrolyse, waardoor er onmiddellijk na het voeren een stijging te zien is in de concentratie van peptiden en aminozuren. Uiteindelijk wordt het merendeel van de aminozuren gedesamineerd waardoor de ammoniakconcentratie zijn maximum ongeveer drie tot vier uur na het voeren bereikt.

De hoogte van de ammoniak-concentratie geeft geen goede aanwijzing omtrent de grootte van de totale eiwitafbraak, daar de ammoniak langs verschillende wegen uit de pens wordt verwijderd: 1) door de benutting van ammoniak door bacteriën voor de aminozuursynthese, 2) door de passage van de digesta van de voormagen naar de lebmaag, 3) door de resorptie van ammoniak uit de voormagen. Voorts kan de ammoniakconcentratie nog enigszins beïnvloed worden door de toevoer van ureum met het speeksel en de terugresorptie van ureum uit het bloed via de penswand.

De proteolytische werking in de pens strekt zich niet alleen uit tot het voedereiwit. Ook het in de pens gevormde microbiële eiwit is onderhevig aan de afbraak tot aminozuren en ammoniak. Op deze wijze ontstaat er dus een interne recirculatie in de pens (NOLAN en LENG, 1972), zoals figuur 1 laat zien.

De boekmaag speelt naar alle waarschijnlijkheid slechts een ondergeschikte rol bij de afbraak van het eiwit. Feitelijke gegevens zijn hierover niet bekend.

2.3. DE RESORPTIE VAN AMMONIAK UIT DE VOORMAGEN

MCDONALD (1952) en LEWIS et al. (1957) toonden aan dat ammoniak via de penswand wordt geresorbeerd in het bloed. Men mag aannemen dat naast de pens ook de netmaag en boekmaag een belangrijke functie vervullen bij de resorptie van ammoniak. De aanwezigheid van slechts uiterst geringe hoeveelheden ammoniak in het perifere bloed leidde tot de veronderstelling dat de ammoniak in de lever werd omgezet in ureum.

De ammoniak die met het poortaderbloed naar de lever wordt gebracht kan in de lever met α -ketoglutaarzuur of glutaminezuur reageren onder vorming van glutaminezuur of glutamine. Hoewel dit bij herkauwers slechts sporadisch voorkomt, kunnen in de nier met behulp van het glutamine ammoniumzouten worden gevormd voor de regeling van de pH van het bloed. Het glutamine kan ook fungeren als NH_2 -donor voor de vorming van glutaminezuur uit α -ketoglutaarzuur. Een klein gedeelte van de geresorbeerde ammoniak kan in de lever worden benut bij de synthese van niet-essentiële aminozuren door aminering van passende koolstofketens. Het grootste gedeelte van de ammoniak wordt echter door de lever in de ornithinecyclus omgezet in ureum.

De koolhydraten vormen in de pens het grootste deel van het substraat voor de bacteriën, ze dienen als energieleverend materiaal en vormen tevens een belangrijke bouwstof voor de cellen. De produktie van ATP per mol hexose is in het anaërobe milieu van de voormagen veel geringer dan in een aëroob systeem. HUNGATE (1966) schat dat de produktie van bacteriën onder anaërobe omstandigheden 10–20 g droge stof per 100 g gefermenteerd substraat bedraagt. Uitgaande van de gemiddelde waarde (15%) en een eiwitgehalte in de biomassa van 65,6% (zie HUNGATE, 1966) en aannemend dat het in de pens gefermenteerde materiaal gelijk is aan 65% van de schijnbaar verteerde organische stof (vos) kan men hieruit berekenen dat 6,4 g eiwit geproduceerd wordt per 100 g vos. Onderzoekingen van HOGAN en WESTON (1970) met schapen, ad libitum gevoerd met diverse rantsoenen, resulteerden in een eiwitsynthese van 3,7 g N (23 g eiwit) per 100 g in de voormagen gefermenteerde organische stof. KAUFMANN en HAGEMEISTER (1973) vonden bij melkkoeien dat per 100 g in de pens gefermenteerde organische stof 18 tot 22 g bacterie-eiwit werd gevormd. Dit komt overeen met 13 g bacterie-eiwit per 100 g vos. Opgemerkt dient te worden dat de omrekening op vos slechts een zeer globale, sterk aan variatie onderhevige, schatting oplevert. HVELPLUND et al. (1976) berekenden de microbiële eiwitsynthese met behulp van een mathematisch model. Zij vonden voor koeien 13,3 g eiwit per 100 g opgenomen droge stof en voor schapen op diverse rantsoenen 6,8–12,3 g per 100 g ds.

Dikwijls wordt de produktie van bacteriën aangeduid met Y (van het Engelse woord yield) en uitgedrukt in gram droog organisme per mol substraat ($Y_{\text{substraat}}$) of per mol ATP (Y_{ATP}). Volgens BAUCHOP en ELSDEN (1960) zou de Y_{ATP} voor alle micro-organismen vrijwel constant zijn en 10,5 bedragen. Deze veronderstelling werd later door verschillende auteurs onjuist geacht (zie PURSER, 1970). Volgens STOUTHAMER (1975) zijn de verschillen in celproduktie voor een groot deel een gevolg van de verschillen in het vermogen tot ATP-produktie. Gedurende de evolutie zouden er soorten micro-organismen zijn ontstaan met verschillende ATP-leverende systemen. De behoefte aan ATP voor de vorming van één gram biomassa zou volgens STOUTHAMER voor de verschillende organismen veel minder uiteenlopen.

STOUTHAMER (1975) neemt aan dat er weliswaar een maximale opbrengst aan celmateriaal per mol ATP bestaat die constant is, maar hij veronderstelt dat die zelden wordt bereikt. Naast de eerdergenoemde genetische verschillen in ATP-produktie noemt STOUTHAMER een tweede belangrijke factor die verschillen in celproduktie veroorzaakt: de hoeveelheid ATP die de bacteriën nodig hebben voor hun onderhoud. Alleen de daarboven resterende hoeveelheid ATP zou beschikbaar zijn voor de syntheseprocessen. Bij een ruime ATP-voorziening zou er dus relatief veel ATP voor synthese beschikbaar zijn, resulterend in een vrij hoge waarde voor Y_{ATP} . Evenals bij de beschouwingen over efficiënties bij groeiende dieren dient men dus ook bij de bacteriegroei rekening te houden met de onderhoudsstofwisseling.

De aard van het substraat heeft uiteraard een grote invloed op de groeisnelheid, al was het alleen maar in verband met de geschiktheid als ATP-bron. De

bacterieflora in de pens leeft op een voedingsbodem die bovendien tussen de voertijden voortdurend aan verandering onderhevig is. Voor een gunstig verloop van de eiwitsynthese is het van belang dat tijdens de afbraak van het substraat de ammoniak en de energie gelijktijdig beschikbaar komen. Zowel de aard van de N-bron als van het energieleverend substraat zijn dus van invloed op de omvang van de synthese van bacteriemassa.

2.6. HET EIWITAANBOD IN DE DUNNE DARM

Het eiwit dat de dunne darm bereikt bestaat voor een deel uit voedsleiwit dat onafgebroken de pens en lebmaag passeert. Voor een ander deel bestaat het uit eiwit dat in de voormagen gesynthetiseerd wordt en endogeen eiwit dat aan de digesta wordt toegevoegd vóór deze het duodenum bereikt, zoals het eiwit in verteringsenzymen en in afgestoten epitheelcellen. De overeenkomst tussen de hoeveelheid eiwit in het voer en de hoeveelheid die het duodenum bereikt is bij de meermagigen veel kleiner dan bij de eenmagigen.

Bij een hoog eiwitgehalte van het rantsoen is de kans groot dat er meer eiwit wordt afgebroken dan er gesynthetiseerd wordt. Bij een laag eiwitgehalte is de kans hierop minder groot en is het zelfs mogelijk dat er meer eiwit het duodenum bereikt dan met het voedsel wordt opgenomen. Dit is mogelijk indien er een netto toevoeging van eiwit plaats heeft door synthese van eiwit uit N afkomstig van de recirculatie, door secretie van pepsine en door afstoting van epitheelcellen.

HOGAN en WESTON (1970) vonden in hun onderzoekingen dat de hoeveelheid niet-ammoniak-N (NAN) die de lebmaag van schapen passeerde groter was dan de N-opname als de hoeveelheid voedsel-N minder bedroeg dan 4% (25% re) van de hoeveelheid vos, terwijl deze relatief afnam als het voedsel meer N bevatte. In een latere publicatie legt HOGAN (1975) de grens bij 3,5 g vos per g eiwit. Een gelijke trend werd gevonden met melkkoeien door VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT (1972) en TAMMINGA (1975). VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT vonden tevens dat de hoeveelheid NAN in het voer per 100 g vos een aanzienlijk grotere spreiding vertoonde dan de hoeveelheid NAN in de duodenuminhoud per 100 g vos. Dit demonstreert duidelijk het nivellerende effect van het microbiële eiwitmetabolisme op de hoeveelheid eiwit die het duodenum bereikt.

ELLIS en PFANDER (1965), SMITH et al. (1968) en SMITH en MCALLAN (1970, 1971) vonden dat 8-15% van de totale N in de duodenuminhoud en pensvloeistof aanwezig was in de vorm van N in ribonucleïnezuur (RNA) en desoxyribonucleïnezuur (DNA). De microbiële eiwit-N bestaat voor bijna 20% uit N aanwezig in de nucleïnezuren (SMITH et al., 1968; SMITH en MCALLAN, 1970).

De nucleïnezuren kunnen door de herkauwers voor een groter deel verteerd worden in de dunne darm dan door de eenmagigen daar het pancreassap van herkauwers een hoog gehalte aan ribonuclease bevat (BARNARD, 1969). SMITH et al. (1969) en SMITH en MCALLAN (1971) vonden bij herkauwende kalveren dat

tussen duodenum en ileum 85% en 75% van resp. RNA en DNA verdween. SMITH en McALLAN (1971) nemen aan dat 20-30% van de verteerde nucleïnezuur-N in de urine wordt uitgescheiden als allantoïne, terwijl ook uitscheiding als ureum mogelijk wordt geacht. De verteerde nucleïnezuren kunnen dus slechts een bijdrage leveren aan de eiwitvoorziening van de herkauwer indien de N als ammoniak of ureum wordt opgenomen in de N-kringloop of als de afbraakprodukten van de nucleïnezuren een precursor vormen voor de hernieuwde synthese van nucleïnezuren die nodig zijn voor de synthese van dierlijk eiwit. Ten aanzien van het laatste aspect nog het volgende. Het gehalte aan nucleïnezuren in dierlijk eiwit is veel kleiner dan in microbieel eiwit. Uit gegevens van STRUNZ en LENKEIT (1963) kon berekend worden dat het aandeel van DNA-N en RNA-N in de totaal-N van de skeletmusculatuur resp. 0,5 en 2,3% bedraagt voor biggen van 8 weken. De quotiënten DNA/N en RNA/N vertoonden bovendien een dalend verloop met het toenemen van de leeftijd. Het gehalte aan nucleïnezuren in microbieel eiwit ligt rond de 20% en is dus een veelvoud van het gehalte in dierlijk eiwit. De behoefte van het dierlijk lichaam aan nucleïnezuren is dus laag. De voorziening van het dier met verteerde nucleïnezuren is daardoor veel groter dan de behoefte voor de synthese in het lichaam.

2.7. DE VERTERING IN DE DUNNE DARM

In het algemeen neemt men aan dat de vertering in de dunne darm van herkauwers niet duidelijk verschilt van de vertering door eenmagigen. (CHALMERS en SYNGE, 1954; ANNISON en LEWIS, 1959; McDONALD, 1969).

In onderzoekingen door VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT (1972) met koeien was de netto resorptie van de niet-ammoniak-N in de dunne darm gemiddeld 65% en van de α -amino-N 70%. Deze resultaten komen goed overeen met de gegevens van TAMMINGA (1975); hij vond bij koeien een resorptie van 66% voor de totaal-N en van 73% voor de aminozuur-N.

COELHO DA SILVA et al. (1972) vonden bij schapen eveneens een resorptie van ongeveer 70% van de totale aminozuur-N. KAUFMANN en HAGEMESTER (1973) vonden verteerbaarheden van 66-75% in het darmkanaal vanaf de lebmaag.

Aanwijzingen voor een preferentie voor de resorptie van essentiële aminozuren tegenover niet-essentiële aminozuren werden gevonden bij schapen door BEN-GHEDALIA et al. (1974) en door COELHO DA SILVA et al. (1972) en bij koeien door VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT (1972).

BEN-GHEDALIA et al. (1974) toonden aan dat bij schapen in het gebied van 7-15 m na de pylorus de meest intensieve resorptie van aminozuren en N optrad terwijl water en as beter werden geresorbeerd in het eerste gedeelte van de dunne darm.

2.8. PROCESSEN IN DE BLINDE EN DIKKE DARM

Bij de herkauwers is er geen duidelijk verschil in structuur tussen de blinde en de dikke darm. Veelal wordt daarom slechts gesproken over de dikke darm (PHILLIPSON, 1964). De N voor de microbiële groei in de dikke darm is afkomstig van onverteerd voedsel-N, N van microben uit de pens, endogeen eiwit, ammoniak en ureum afkomstig uit het ileum en wellicht van ureum dat direct uit het bloed de dikke darm binnenkomt (NOLAN et al., 1973).

De hoeveelheid N die de dikke darm bereikt is gewoonlijk gelijk aan of groter dan de hoeveelheid die in de mest verschijnt. VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT (1972) vonden dat bij koeien 3,5–5,6% van de niet-ammoniak-N die aanwezig was in het duodenum in de dikke darm werden geresorbeerd. Voor grasrantsoenen was dit percentage hoger. Veel hogere resorptiepercentages werden gevonden door COELHO DA SILVA et al. (1972) bij schapen op een rantsoen bestaande uit luzerne. Van de totale hoeveelheid verteerde N werd 19–35% verteerd na het ileum.

In de meeste gevallen zullen de N-houdende bestanddelen aanzienlijke veranderingen ondergaan. De slijmstoffen en andere N-houdende bestanddelen die aan de digesta in de dikke darm worden toegevoegd vormen een compensatie voor de verliezen ten gevolge van resorptie. Voorts zijn er, evenals in de pens, ook in de dikke darm grote aantallen bacteriën en protozoën aanwezig (PHILLIPSON, 1964) die N-verbindingen afbreken en opbouwen.

THORNTON et al. (1970) toonden aan dat ureum werd gebonden in de dikke darm van schapen als een infuus van glucose werd gegeven aan het einde van het ileum. De faecaal N nam toe, terwijl de uitscheiding van de urine-N in gelijke mate afnam. De auteurs nemen aan dat de uitscheiding van N eerder via pens en blinde darm geschiedt dan via de urine.

NOLAN et al. (1973) vonden m.b.v. isotopen-verdunningstechnieken dat een derde gedeelte van de ammoniak in de dikke darm afkomstig was van ureum uit het bloed. ORSKOV en FOOT (1969) infundeerden via een ileumfistel zetmeel in de dikke darm van twee schapen. De faecaal N en de faecaal droge stof namen t.g.v. het infuus aanzienlijk toe. De hoeveelheid koolhydraten die de dikke darm bereikt kan dus van invloed zijn op de hoeveelheid N in de faeces en tevens op de verteerbaarheid van de N en wel des te meer naarmate die koolhydraten een betere energiebron voor de bacteriën zijn.

Dat de hoeveelheid organische stof die de dikke darm bereikt nog aanzienlijk kan zijn blijkt uit proeven van THOMSON et al. (1972) met schapen, die een luzerne rantsoen ontvingen. Zij constateerden dat 20–24% van de schijnbaar verteerde organische stof verdween in de dikke darm.

Op grond van literatuuronderzoek concludeert VAN DER HONING (1975) dat de bijdrage van de dikke darm in de energievoorziening bij melkkoeien minder belangrijk lijkt dan bij schapen.

Met behulp van de isotopen-verdunningstechniek konden NOLAN en LENG (1972) slechts 2% van de intraveneus als ureum of ammoniumsulfaat toegevoerde ^{15}N terugvinden in de faecaal N over een periode van drie dagen. Indien

toch aanzienlijke hoeveelheden endogene ureum-N in de dikke darm door micro-organismen worden gebonden zoals uit hun latere proeven (zie boven) blijkt, is het resultaat slechts te verklaren als het geproduceerde microbiële eiwit weer wordt afgebroken en de afbraakproducten vervolgens worden gere- sorbeerd.

2.9. DE INVLOED VAN DE EIWITAFBRAAK EN DE EIWITSYNTHESE IN DE VOORMAGEN OP DE EIWITVOORZIENING VAN HET DIER

Om een indruk te krijgen van de kwantitatieve invloed en betekenis van de eiwitafbraak en de microbiële eiwitsynthese in de pens op de eiwitvoorziening zal een modelberekening worden uitgevoerd. Hiertoe worden de volgende uitgangspunten aangenomen:

1. de energiebehoefte van een 550 kg zware koe bedraagt 3500 g vos voor het onderhoud en 320 g vos per kg melk,
2. met het voer wordt zoveel eiwit verstrekt als nodig is volgens de norm van het Centraal Veevoeder Bureau in Nederland (CVB, 1975), 368 g vre voor onderhoud en 63 g vre per kg melk met 4% vet,
3. de schijnbare verteerbaarheid van het voedereiwit en het eiwit dat het duodenum binnenkomt bedraagt 70%,
4. het voedereiwit wordt in de pens voor 40, 60 of 80% afgebroken, de rest bereikt het duodenum,
5. er wordt 10, 15 of 20 g microbieel eiwit gevormd per 100 g vos, d.i. resp. 7, 10,5 of 14 g verteerbaar eiwit.

Aan de hand van deze uitgangspunten kan berekend worden hoeveel onafgebroken verteerbaar voereiwit het duodenum bereikt en hoe groot de bijdrage van het microbiële eiwit is. De resultaten zijn weergegeven in tabel 1 en tabel 2.

In de veronderstelde omstandigheden is geen rekening gehouden met een eventuele eiwitsynthese uit N afkomstig van de recirculatie. De totale hoeveelheid eiwit in het duodenum is daardoor nooit groter dan de met het voer opgenomen hoeveelheid. Bij deze maximale hoeveelheden is de hoeveelheid N dus de beperkende factor. De behoefte aan vre op het niveau van het duodenum hoeft niet gelijk te zijn aan de totale vre-behoefte van het dier. De percentages in tabel 1 zijn derhalve niet bedoeld als dekkingspercentages maar geven enkel de kwantitatieve relatie met de hoeveelheid vre in het voer.

De voorziening op het niveau van het duodenum wordt duidelijk slechter naarmate meer eiwit wordt afgebroken en minder eiwit wordt gesynthetiseerd. Daar de produktie van melk een nauwere eiwit/energie verhouding vraagt dan het onderhoud wordt de situatie bovendien slechter naarmate de melkproduktie toeneemt. Als de hoeveelheid eiwit in het duodenum kleiner is dan in het rantsoen (getallen kleiner dan 100) is niet de aanwezigheid van N in het voer de beperkende factor maar wordt het eiwitaanbod bepaald door de energievoorziening (vos). Een kleinere opname van vos zou hier tevens resulteren in een

Tabel 1. Een modelberekening van de hoeveelheid verteerbaar eiwit die het duodenum bereikt, uitgedrukt als percentage van het gevoerde verteerbare eiwit. De veronderstelde omstandigheden zijn een eiwitafbraak van 40, 60 of 80% en een eiwitsynthese van 10, 15 of 20 g per 100 g vos, mits voldoende N aanwezig is.

Table 1. A model calculation of the quantity of digestible protein reaching the duodenum, expressed as a percentage of D_{XP} . The assumed conditions are a protein degradation of 40, 60 or 80% and a protein synthesis of 10, 15 or 20 g per 100 g D_0 , if sufficient N is present.

melkproductie, L, kg	0	10	20	30	40
vre in het voer, D_{XP} , g	368	998	1628	2258	2888
vos in het voer, D_0 , g	3200	6400	9600	12800	16000

eiwit afbraak <i>protein degradation</i>	eiwit synthese <i>protein synthesis</i>					
		%		g/100 g D_0		
%	g/100 g D_0					
40	20	100	100	100	100	100
	15	100	100	100	100	100
	10	100	100	100	100	100
60	20	100	100	100	100	100
	15	100	100	100	100	99
	10	100	87	83	81	80
80	20	100	100	100	100	99
	15	100	90	84	81	79
	10	87	67	63	61	60

Tabel 2. De hoeveelheid microbieel eiwit als percentage van de totale hoeveelheid eiwit die het duodenum bereikt.

Table 2. The quantity of microbial protein as a percentage of the total amount of protein reaching the duodenum.

melkproductie, L, kg	0	10	20	30	40
eiwit afbraak <i>protein degradation</i>	eiwit synthese <i>protein - synthesis</i>				
%	g/100 g D_0			%	
40	20	40	40	40	40
	15	40	40	40	40
	10	40	40	40	40
60	20	60	60	60	60
	15	60	60	60	60
	10	60	54	52	51
80	20	80	80	80	80
	15	80	78	76	75
	10	77	70	68	67

kleinere hoeveelheid eiwit in het duodenum. De opname van voldoende voedsel is hier dus van groot belang.

De aangenomen uitgangspunten vormen slechts een mogelijke benadering van de werkelijkheid en behoeven hiermee niet overeen te komen. Uit de berekening volgt duidelijk dat de mate van eiwitafbraak en eiwitsynthese een grote invloed kan uitoefenen op de eiwitvoorziening. Deze invloed is nog meer van belang indien het dier niet voldoende voedsel opneemt. De benutting van de opgenomen N door herkauwers hangt af van de aard van de energie maar evenzeer van de hoeveelheid energie (BALCH, 1968; HOGAN en WESTON, 1970; CHALUPA, 1968, 1972). Vooral bij een hoge melkproductie is de opname van voldoende energie van groot belang.

Daar de voedselopname niet onbeperkt kan toenemen, kan de hoeveelheid eiwit die nodig is voor onderhoud en een hoge melkproductie gemakkelijk groter zijn dan de hoeveelheid bacterie-eiwit die gesynthetiseerd wordt. Alleen de aanwezigheid in het duodenum van een grotere hoeveelheid onafgebroken voedsleiwit kan er onder die omstandigheden voor zorgen dat de eiwitbehoefte van het dier toch gedekt wordt. Dit betekent dat een des te grotere hoeveelheid onafgebroken eiwit de darm moet bereiken naarmate de melkproductie hoger is (CHALUPA, 1972; KAUFMANN en HAGEMEISTER, 1973).

Uit de modelberekening komt naar voren dat de omstandigheden voor de toepassing van niet-eiwit-N (NPN) het gunstigste zijn als een geringe eiwitafbraak gepaard gaat met een hoge synthesecapaciteit bij een lage melkproductie. Naarmate meer voedsleiwit wordt vervangen door NPN neemt de kans toe dat bij een hoge produktie de som van onafgebroken voedereiwit en bacterie-eiwit onvoldoende is voor een optimale produktiviteit.

3. LITERATUUR OVER DE BEPALING VAN DE EIWITBEHOEFTE BIJ MELKKOEIEN

3.1. INLEIDING

De processen in het maagdarmkanaal genieten in de literatuur een ruime belangstelling. Minder talrijk zijn de besprekingen gewijd aan de processen die zich afspelen in de intermediaire stofwisseling. Eiwit is in de eerste plaats vereist voor de vorming van weefsel en enzymen. Bij een tekort aan energie kan eiwit evenwel ook gebruikt worden als energiebron. Bij het zoeken naar de minimale eiwitbehoefte dient men dus te zorgen voor een voldoende energievoorziening uit niet-eiwit bronnen.

De meeste gegevens betreffende de eiwitbehoefte van melkgevende koeien zijn afkomstig van voederproeven. In deze proeven wordt vaak het effect van twee of meer eiwitniveaus op de produktie vergeleken bij een of meer energieniveaus. BROSTER (1972) geeft een uitgebreid literatuuroverzicht van dit soort proeven. De resultaten van dergelijke voederproeven kunnen een bijdrage leveren voor het vaststellen van de eiwitbehoefte en tevens informatie geven over de invloed van het eiwitniveau op de hoogte van de melkproduktie in een later stadium van de lactatie. Deze proeven verschaffen echter slechts weinig inzicht in de aard en omvang van de afzonderlijke factoren die de behoefte bepalen. Meer inzicht kan verkregen worden m.b.v. N-balansproeven, waarbij de diverse onderdelen van de balans afzonderlijk worden bepaald. Door hun korte duur verschaffen deze evenwel geen informatie over invloeden op lange termijn.

Een andere benadering van de eiwitbehoefte vormt de factoriële methode. Hierbij tracht men de eiwitbehoefte vast te stellen door het bepalen van de afzonderlijke elementen (factoren) die samen de behoefte vormen. Door het sommeren van de hoeveelheden eiwit die in het lichaam worden vastgelegd, of die het lichaam langs de diverse wegen verlaten, bepaalt men de netto-eiwitbehoefte. Indien men de netto-eiwitbehoefte deelt door de efficiëntie waarmee het eiwit in het lichaam geresorbeerd en gesynthetiseerd wordt, verkrijgt men de hoeveelheid eiwit die in het voedsel aanwezig dient te zijn om in de behoefte te voorzien.

De factoren die de eiwitbehoefte van het lichaam bepalen zijn:

1. de onvermijdelijke verliezen van het lichaam via mest, urine, huid en haar,
2. de retentie van eiwit in het lichaam tijdens groei en dracht,
3. de vorming van melkeiwit,
4. de vorming van glucose uit aminozuren indien er onvoldoende andere precursors aanwezig zijn,
5. de biologische waarde van het geresorbeerde eiwit,
6. de verteerbaarheid van eiwit: de hoeveelheid eiwit die geresorbeerd kan worden uit het in het rantsoen aanwezige eiwit.

De factoren zullen hierna afzonderlijk aan een beschouwing worden onderworpen. Extra aandacht wordt besteed aan de vorming van glucose uit aminozuren omdat een belangrijk deel van het verrichte onderzoek betrekking heeft op dit onderwerp.

3.2. METABOLISCH FAECAAL STIKSTOF (MFN)

Het is bekend dat er in het maagdarmkanaal niet alleen resorptie van N-houdende stoffen plaatsvindt, maar ook excretie. De N-fractie van de mest bevat niet alleen resten van het voer, maar ook produkten afkomstig van het maagdarmkanaal (MITCHELL, 1926; SCHNEIDER, 1935; BLAXTER en MITCHELL, 1948; EL SAMMAN, 1961; MASON, 1971).

De N-fractie in de mest bestaat uit:

- onverteerbare eiwitbestanddelen van het voer,
- residuen van het maag- en darmsap, de gal en het pancreassap,
- epitheelcellen en slijm afkomstig van de wand van het maagdarmkanaal,
- residuen van de microbiële fermentatie in het maagdarmkanaal.

De eerstgenoemde eiwitfractie is direct afhankelijk van de werkelijke verteerbaarheid van het eiwit in het voedsel. Het resterende gedeelte van de N-fractie in de mest noemt men de metabolische faecaal N (MFN), omdat het afkomstig is van het metabolisme van het dier en de bacteriën van het maagdarmkanaal. Slechts een gedeelte van de MFN is van endogene oorsprong.

Het in de mest aanwezige bacterie-eiwit kan gevormd zijn uit de voedsel-N of uit N van endogene oorsprong. Een groot gedeelte van de faecaal-N is aanwezig in de vorm van bacterie-eiwit. Het grootste gedeelte hiervan is niet afkomstig uit de pens, maar wordt gevormd in de dikke darm (HUISMAN, 1946; MASON, 1969). De metabolische fractie wordt voornamelijk bepaald door de hoeveelheid voedsel die het maagdarmkanaal passeert. Dit is aannemelijk daar de passage van het voedsel gepaard gaat met de secretie van verteringssappen en slijtage van het epithelium van het maagdarmkanaal (MITCHELL, 1926). Meestal relateert men de MFN dan ook aan de hoeveelheid opgenomen droge stof (ds). Naast een duidelijke invloed van de opgenomen ds neemt men aan dat bij eenmagigen ook het ruwe-celstofgehalte van het rantsoen van invloed is op de MFN.

Sommige auteurs brengen de MFN echter in verband met opgenomen verteerbare droge stof, opgenomen organische stof, verteerbare organische stof of droge stof in de faeces (zie HUISMAN, 1946 en EL SAMMAN, 1961). Dat de genoemde grootheden allen een basis kunnen vormen voor de bepaling van MFN is niet verwonderlijk daar er een zeer nauw verband bestaat tussen de afzonderlijke grootheden. Bij eenmagigen heeft men een invloed gevonden van de onverteerde bestanddelen op de MFN en daardoor in sommige gevallen een betere relatie met de faecaal droge stof. In de meeste gevallen wordt geen argumentatie gegeven voor de gekozen grootheid.

De opgenomen droge stof blijkt onder de meeste omstandigheden een goede maatstaf te zijn en is algemeen aanvaard. Deze maatstaf heeft bovendien als voordeel dat zij veel eenvoudiger te bepalen is dan de overige. In het navolgende zal derhalve meestal de opgenomen droge stof als basis voor de berekening van de MFN worden aangenomen.

3.2.1. De bepaling van de MFN

Er zijn diverse methoden om de hoeveelheid MFN te bepalen. De meeste methoden veronderstellen een direct verband met de hoeveelheid opgenomen droge stof. Voor een nadere bespreking van een aantal van de hierna aangehaalde methoden zij verwezen naar EL SAMMAN (1961). De meest toegepaste methoden zijn:

1. De vertering in vitro en in vivo.

a. Men bepaalt de werkelijke verteerbaarheid van het eiwit van een rantsoen door vertering in vitro met behulp van pepsine-HCl, eventueel na een voorafgaande microbiële vertering. Nu geldt:

$$D_{N, \text{ur}}/I_T = d_{N, \text{ur}} * I_N/I_T \quad (1)$$

(voor de betekenis van de gebruikte symbolen wordt verwezen naar het overzicht vooraan in dit proefschrift).

De schijnbare verteerbaarheid wordt bepaald in een in vivo verteringsproef:

$$D_{N, \text{I}}/I_T = d_N * I_N/I_T \quad (2)$$

Het verschil tussen de werkelijk verteerde en de schijnbaar verteerde N-fractie vormt de MFN:

$$F_{N, \text{met}}/I_T = D_{N, \text{ur}}/I_T - D_{N, \text{I}}/I_T \quad (3)$$

b. Men bepaalt de hoeveelheid eiwit in de faeces die nog verteerd kan worden in een in vitro vertering met pepsine-HCl. De hoeveelheid wordt verondersteld gelijk te zijn aan het metabolisch faecaal eiwit.

Bij deze bepalingwijzen (1a en 1b) gaat men ervan uit dat de in vitro vertering met pepsine-HCl een juist beeld geeft van het werkelijk verteerde eiwit respectievelijk dat alle metabolisch faecaal eiwit in de faeces verteerbaar is. Elke afwijking van deze aanname betekent een afwijking in de hoeveelheid metabolisch faecaal eiwit.

2. De directe bepaling d.m.v. een eiwitvrij rantsoen.

De dieren ontvangen een rantsoen dat geen of nauwelijks N bevat. De N in de mest bestaat dan enkel uit MFN.

$$F_{N, \text{met}}/I_T = F_N/I_T \quad (4)$$

Deze methode verschaft goede resultaten voor niet-herkauwers. Herkauwers nemen een eiwitvrij rantsoen slechts moeizaam op en dikwijls daalt de eetlust na enkele dagen. De pensfermentatie wordt bovendien verstoord en er treedt

een depressie op in de vertering van de organische stof.

3. Het gebruik van eiwitvrije rantsoenen met toevoeging van een kleine hoeveelheid goed verteerbaar eiwit. Deze uitvoering lijkt veel op de onder 2 beschreven methode. De MFN wordt verkregen door de faecaal N, indien nodig, te corrigeren met een aangenomen hoeveelheid onverteerde resten van het toegevoegde eiwit.

$$F_{N, \text{met}}/I_T = F_N/I_T - (I_N - D_{N, \text{tr}})/I_T \quad (5)$$

4. Extrapolatie naar een eiwitvrij rantsoen.

a. Het eiwitgehalte van het rantsoen wordt gevarieerd terwijl de opgenomen hoeveelheid droge stof constant blijft. Deze methode werd geïntroduceerd door TITUS (1927) (zie EL SAMMAN, 1961). Men berekent een regressielijn met de faecaal N als afhankelijke variabele en de opgenomen N als onafhankelijke variabele:

$$F_N = p * I_N + q \quad (6)$$

Dit kan men interpreteren als:

$$F_N = (1 - d_{N, \text{tr}}) * I_N + F_{N, \text{met}} \quad (7)$$

Door extrapolatie naar een eiwitvrij rantsoen verkrijgt men de hoeveelheid MFN; deze is dus gelijk aan het intercept op de Y-as (figuur 2). Het zal duidelijk zijn dat precies dezelfde waarde wordt verkregen, als men in plaats van de faecaal N de schijnbaar verteerde N als afhankelijke variabele kiest (figuur 3):

$$I_N - F_N = I_N - (1 - d_{N, \text{tr}}) * I_N - F_{N, \text{met}} \quad (8)$$

$$D_N = d_{N, \text{tr}} * I_N - F_{N, \text{met}} \quad (9)$$

De hoeveelheid MFN per kg droge stof verkrijgt men door de na extrapolatie gevonden MFN te delen door de opgenomen hoeveelheid droge stof die constant werd gehouden.

b. Dezelfde waarde krijgt men als resultaat als men, in plaats van de totale hoeveelheden, de gehalten in de droge stof als variabelen voor de regressie neemt (figuur 4):

$$F_N/I_T = (1 - d_{N, \text{tr}}) * I_N/I_T + F_{N, \text{met}}/I_T \quad (10)$$

$$\text{of: } D_N/I_T = d_{N, \text{tr}} * I_N/I_T - F_{N, \text{met}}/I_T \quad (11)$$

Deze laatste benaderingswijze stelt ons in staat ook een regressieberekening toe te passen indien de hoeveelheid droge stof in de rantsoenen niet constant wordt gehouden.

5. Multiple regressie methode.

Varieert men zowel de opgenomen hoeveelheden N (I_N) als de opgenomen droge stof (I_T), dan kan men naast een benadering door toepassing van enkel-

Figuur 2. De faecaal N als afhankelijke van de opgenomen N bij een constante ds-opname:

$$F_N = (1-a) \cdot I_N + b.$$

Figure 2. The faecal N, dependent on the N intake at a constant dry matter intake:

$$F_N = (1-a) \cdot I_N + b.$$

Figuur 3. De verteerde N als afhankelijke van de opgenomen N bij constante ds-opname:

$$D_N = a \cdot I_N - b.$$

Figure 3. The digestible N, dependent on the N intake at a constant dry matter intake:

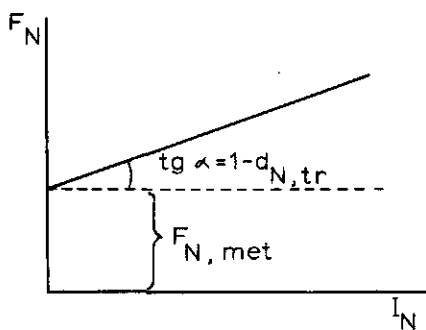
$$D_N = a \cdot I_N - b.$$

Figuur 4. Het gehalte aan verteerde N als afhankelijke van het N-gehalte in het rantsoen:

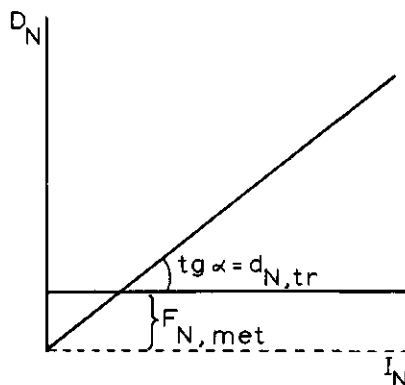
$$D_N/I_T = a \cdot I_N/I_T - b.$$

Figure 4. The digestible N content, dependent on the N content of the ration:

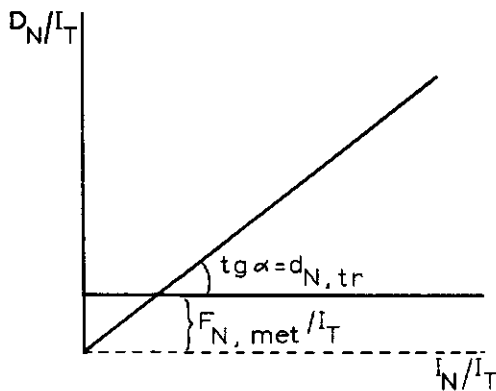
$$D_N/I_T = a \cdot I_N/I_T - b.$$



Figuur 2



Figuur 3



Figuur 4

voudige regressie, zoals voorgesteld in het voorgaande, ook een multiple regressie toepassen. Men relateert hier de MFN direct aan de hoeveelheid droge stof in het rantsoen :

$$D_N = a * I_N + b * I_T + c \quad (12)$$

De regressiecoëfficiënt (a) is hier gelijk aan de werkelijke verteerbaarheid van de N-fractie in het rantsoen. De MFN wordt hier verondersteld te bestaan uit een fractie die varieert met de droge stof in het rantsoen (b) en een eventuele constante fractie (c).

Indien men de meestal kleine constante fractie verwaarloost en dus een regressie door de oorsprong berekent, kan men zich de vergelijking als volgt voorstellen :

$$D_N = d_{N, tr} * I_N + (F_{N, met}/I_T) * I_T \quad (13)$$

Deze methode heeft voorts als voordeel dat het aantal onafhankelijke variabelen niet beperkt hoeft te blijven tot deze twee, zodat er getoetst kan worden op de aanwezigheid van andere factoren, die de grootte van de afhankelijk variabele beïnvloeden. Het is echter in dat geval niet duidelijk of de invloed van een nieuwe variabele toegeschreven moet worden aan de beïnvloeding van de MFN of van de werkelijke verteerbaarheid.

De methoden beschreven onder 4b en 5 hebben als voordeel dat zij ook kunnen worden toegepast op resultaten van verteringsproeven die niet speciaal werden opgezet om de MFN te bepalen.

Enkele andere benaderingswijzen :

6. LOFGREEN et al. (1953) maakten gebruik van de isotoop ^{32}P voor het bepalen van de MFN bij jonge kalveren. Zij namen aan :
 - dat de ^{32}P uit de door hen gebruikte caseïne vrijkwam in evenredigheid met de werkelijke vertering van het eiwit.
 - dat het werkelijk onverteerde eiwit dezelfde N/ ^{32}P verhouding had als het gevoerde eiwit.
 - dat alle ^{32}P in de faeces direct afkomstig was van onverteerde caseïne.

Uit dit isotopenonderzoek leidden zij af dat de MFN 2,7 g N per kg droge stof bedroeg. Twijfels aan de juistheid van de veronderstellingen vormen wellicht mede de reden dat deze methode geen ingang gevonden heeft.

7. STROZINSKI and CHANDLER (1972) bepaalden de MFN in relatie met de faecaal droge stof bij stierkalveren van 100 kg. Het is niet duidelijk waarom de voorkeur werd gegeven aan faecaal ds boven opgenomen ds. Zij vervingen maizetmeel door polyethyleen plasticpoeder (10, 20 en 30%) en wel zodanig dat het eiwitgehalte van het rantsoen en de ds-opname constant werden gehouden. De hoeveelheid faecaal ds steeg met het toenemen van het plasticgehalte in het rantsoen. De grotere hoeveelheid plastic veroorzaakte tevens een tekort aan verteerbare energie, waardoor eiwit werd gebruikt als energiebron, dit kwam tot uiting door een toename van de hoeveelheid urine-N. Het achterwege

blijven van een stijging in de faecaal N werd toegeschreven aan een betere efficiëntie van de benutting van de metabolische N-fractie als gevolg van de grotere vraag naar energie en eiwit. Een verminderde microbiële activiteit in de pens werd eveneens als mogelijke oorzaak aangenomen.

In een tweede serie proeven werd de versterkte hoeveelheid verteerbare energie en eiwit constant gehouden en nam de opgenomen ds toe door toevoeging van plasticpoeder. Uit de resultaten werd berekend dat de faecaal-N toenam met 4,6 g N per kg faecaal ds.

Beschouwt men de door STROZINSKI and CHANDLER (1972) gevonden resultaten in samenhang met de opgenomen ds, dan is de gelijkblijvende hoeveelheid faecaal N in de eerste proefserie wel in overeenstemming met de verwachting, daar de opgenomen ds constant blijft. De toename van de faecaal N in de tweede proefserie beantwoordt eveneens aan de verwachtingen, daar de opgenomen ds in gelijke mate toenam als de faecaal ds als gevolg van de onverteerbaarheid van het plasticpoeder. De gevonden 4,6 g MFN per kg faecaal ds geldt dus eveneens per kg opgenomen ds. De gekozen benaderingswijze verklaart wellicht tevens waarom 4,6 g MFN per kg faecaal ds lager is dan de meeste door de auteurs verzamelde resultaten van MFN bepalingen die allen uitgedrukt werden per kg faecaal ds.

8. HEMBRY et al. (1975) bepaalden de MFN in verteringsproeven met volwassen hamels. Zij varieerden de eiwitgehalten in de rantsoenen die verstrekt werden op onderhoudsniveau. Zij voerden een regressieanalyse uit op de verkregen gegevens, uitgaande van de volgende formule:

$$F_N/I_T = a \cdot I_N + b \quad (14)$$

Zij berekenden dat de MFN gelijk was aan 3,4 g N per kg opgenomen ds. Deze benaderingswijze lijkt veel op de onder 4b beschreven methode (formule 10). Uit formule 10 blijkt duidelijk dat, indien men het eiwitgehalte van het rantsoen constant houdt, ook de faecaal N per kg opgenomen droge stof constant blijft, onafhankelijk van de grootte van de N-opname. Uit het feit dat bovenstaande formule (14) onder deze omstandigheden een variabele faecaal N per kg droge stof als resultaat geeft, mag men concluderen, dat de toegepaste methode als incorrect moet worden beschouwd. Alleen wanneer de droge stof opname nauwkeurig constant wordt gehouden, levert de toegepaste regressie analyse eenzelfde resultaat, daar immers bij extrapolatie naar $I_N/I_T = 0$ ook I_N nul is. In feite is dan slechts de schaal van de X-as gewijzigd, waardoor het Y-intercept niet verandert.

9. ARMAN et al. (1975) bestudeerden de N-verliezen in de faeces bij Oost-Afrikaanse herbivoren. De resultaten van N-balansproeven werden onderworpen aan drie regressieberekeningen:

$$F_N/I_T = b \cdot I_N/I_T + c \quad (10)$$

$$F_N/F_T = b \cdot I_N/F_T + c \quad (15)$$

$$F_N/F_T = b \cdot I_N/I_T + c \quad (16)$$

In de vergelijkingen 10 en 15 wordt als afhankelijk variabele de faecaal N uitgedrukt als gehalte van de opgenomen droge stof resp. van de faecaal droge stof, terwijl ook de onafhankelijke variabele (I_N) op deze wijze wordt uitgedrukt. In de derde vergelijking wordt het N-gehalte in de faecaal droge stof in verband gebracht met het N-gehalte in de opgenomen droge stof. De reststandaardafwijking, uitgedrukt als percentage van het niveau van de afhankelijke variabele, was het grootste voor de eerste vergelijking en het kleinste voor de derde. Hoewel de vergelijkingen per diersoort verschilden gold dit voor alle diersoorten. De auteurs concluderen hieruit dat de MFN derhalve beter kan worden bepaald per kg faecaal droge stof dan per kg opgenomen droge stof.

De eerste twee vergelijkingen zijn gebaseerd op de aanname van een gelijke werkelijke verteerbaarheid in alle rantsoenen. De conclusie van ARMAN et al. wordt mogelijk beïnvloed door verschillen in werkelijke verteerbaarheid in de door hen gebruikte rantsoenen, waardoor de regressiecoëfficiënt niet als een constante kan worden beschouwd. Een aanwijzing hiervoor ligt in het feit dat de derde vergelijking t.o.v. de tweede vergelijking in feite een correctie van de werkelijke verteerbaarheid inhoudt door deze te relateren met de onverteerbaarheid van de droge stof, zoals hierna wordt afgeleid.

$$F_N/F_T = b \cdot I_N/I_T + c \quad (16)$$

$$= b \cdot \frac{I_N}{F_T} \cdot \frac{F_T}{I_T} + c$$

$$= (b \cdot F_T/I_T) \cdot I_N/F_T + c \quad (17)$$

Voor een juiste vergelijking zou men een vierde formule moeten toevoegen waarin op gelijke wijze een relatie met de opgenomen droge stof wordt verkregen:

$$F_N/I_T = (b \cdot F_T/I_T) \cdot I_N/I_T + c$$

$$= b \cdot \frac{F_T}{I_T} \cdot \frac{I_N}{I_T} + c \quad (18)$$

10. MOIR en SWAIN (1972) bepaalden de MFN in faeces als de hoeveelheid N die oplost in 'neutral detergent reagents' (MASON, 1969). Het resultaat van verteringsproeven met rundvee en schapen ($0,60 \pm 0,026 \text{ gN}/100 \text{ g}$ opgenomen organische stof) werd vergeleken met het resultaat verkregen uit de lineaire regressiemethode ($0,60 \pm 0,063 \text{ gN}/100 \text{ g}$ opgenomen organische stof).

11. MUGERWA en CONRAD (1971) modificeerden de door TITUS (1926) geïntroduceerde methode (formule 6) ter bepaling van de MFN. Deze methode werd ook toegepast door STALLCUP et al. (1975). De door hen gebruikte vergelijking luidt:

$$I_N/I_T = a \cdot D_N/I_T + b \quad (19)$$

Zowel STALLCUP c.s. als MUGERWA en CONRAD zijn van mening dat b een schatting is voor de MFN.

Deze methode is om twee redenen onjuist. Het N-gehalte in het rantsoen is niet afhankelijk van het gehalte aan verteerbare N, maar juist het tegenovergestelde is het geval. Bovendien komt b niet overeen met de MFN zoals blijkt uit de volgende afleiding:

$$D_N/I_T = d_{N, ir} * I_N/I_T - F_{N, met}/I_T \quad (\text{zie formule 11})$$

$$I_N/I_T = (1/d_{N, ir}) * D_N/I_T + (1/d_{N, ir}) * F_{N, met}/I_T$$

3.2.2. De invloed van ruwe celstof op de MFN

Een invloed van het ruwe celstofgehalte van het rantsoen op de schijnbare verteerbaarheid van het eiwit kan verschillende oorzaken hebben:

- De ruwe celstof kan van invloed zijn op de vertering van het aanwezige eiwit indien het eiwit door de celwandbestanddelen wordt ingesloten of een bestanddeel vormt van de celwand.
- De ruwe celstof kan de vertering van het eiwit beïnvloeden, anders dan verondersteld onder a.
- De ruwe celstof kan van invloed zijn op de hoeveelheid MFN die geproduceerd wordt.

Bij eenmagigen werd meermalen een negatieve invloed van de ruwe celstof op de vertering van het eiwit vastgesteld. Dikwijls echter kon deze invloed niet worden waargenomen. DREYER (1969) geeft een overzicht van de hem bekende tegenstrijdige resultaten. In een daaropvolgend onderzoek met ratten kon hij evenmin een invloed van de ruwe celstof vaststellen. LLOYD en CRAMPTON (1955) onderzochten de invloed van ruwe celstof bij biggen. De ds-opname uit het rantsoen werd hierbij zo constant mogelijk gehouden (1046-1083 g). De gepresenteerde resultaten doen een duidelijke invloed vermoeden maar deze kan na een eerste wiskundige bewerking van de gegevens niet aangetoond worden. De uitgevoerde multiple regressie was als volgt:

$$d_{XP} = b_1 * I_T + b_2 * I_{XP} + b_3 * F_{XP} + b_4 * I_{XF} + e \quad (20)$$

De ds-opname (I_T) en de ruwe celstof opname (I_{XF}) vertoonden slechts een geringe invloed. Significanties worden niet vermeld. Aan de gekozen benaderingswijze ontbreekt een fysiologische achtergrond.

De auteurs zijn van mening dat de tegenstrijdigheid betekent dat ruwe celstof op zich slechts weinig invloed heeft op de verteerbaarheid van het eiwit, maar dat hier een aanzienlijk deel van het eiwit in het rantsoen werd beschermd tegen vertering als gevolg van insluiting door celwandbestanddelen. Zij zien een bevestiging van deze veronderstelling in een verdere statistische bewerking, waarin wel een duidelijke invloed van de ruwe celstof aantoonbaar was:

$$F_{XP} = b_1 * I_{XP} + b_2 * I_{XF} + c \quad (21)$$

$$\text{en} \quad d_{XP} = b_1 * I_{XP}/I_T + b_2 * I_{XF}/I_T + b_3 * I_{XX}/I_T + b_4 * I_{XL}/I_T + c \quad (22)$$

Opgemerkt dient te worden, dat het verschil in resultaat tussen de beide door de auteurs toegepaste, statistische bewerkingen eerder moet worden toegeschreven aan de gekozen benaderingswijze dan aan een verschil in de aard van de werking van de ruwe celstof.

Uit microscopisch onderzoek van faeces afkomstig van cavia's en ossen (HUISMAN, 1946) bleek dat na het verteringsproces nagenoeg geen eiwit meer in de cellen aanwezig was. Ook MASON (1969) acht het op grond van microscopisch onderzoek onwaarschijnlijk dat eiwit uit het voedsel wordt beschermd tegen de inwerking van verteringsenzymen van dierlijke of bacteriële oorsprong. HUISMAN (1946) komt na bewerking en bestudering van de literatuurgegevens tot de slotsom dat men mag aannemen dat de ruwe celstof in het rantsoen van herkauwers praktisch geen invloed heeft op de met de mest uitgescheiden hoeveelheid eiwit.

ELLIOTT en FOKKEMA (1960) bewerkten 1283 verteerbaarheidsgegevens van voedermiddelen, waarvan er 388 afkomstig waren van rundvee en 895 van schapen en geiten. Een multiple regressieberekening met de gehalten aan ruw eiwit en ruwe celstof in de ds als onafhankelijk variabelen en het gehalte aan verteerbaar eiwit als afhankelijk variabele resulteerde in een niet-significante invloed van de ruwe celstof bij runderen en een nauwelijks significante invloed bij schapen en geiten. De niet op de regressie betrekking hebbende kwadraten-som was echter in beide gevallen groter voor de multiple regressie dan voor de lineaire, wat gezien de onmogelijkheid hiervan enige twijfel oproept aan de juistheid van de resultaten van deze regressieberekening.

Uit het literatuuronderzoek komt naar voren dat men bij niet-herkauwers rekening dient te houden met de invloed van de ruwe celstof op de uitscheiding van metabolisch faecaal stikstof. Bij herkauwers daarentegen kan een duidelijke invloed van het ruwe celstofgehalte niet worden aangetoond.

3.2.3. Resultaten van MFN-bepalingen

Tabel 3 geeft een overzicht van de literatuurgegevens betreffende de uitscheiding van MFN door herkauwende schapen en runderen. In de tabel is tevens aangegeven op welke wijze de resultaten werden verkregen.

Daar men eiwitvrije rantsoenen voor herkauwers niet als normale rantsoenen kan beschouwen, zoals ook uit de bespreking door EL SAMMAN (1961) naar voren komt, moet men de resultaten van dit type proeven met enige reserve onder ogen zien.

Alle resultaten worden in verband gebracht met de opgenomen ds hoewel sommige auteurs de voorkeur geven aan een andere relatie.

REID (1961) en FRENS en DIJKSTRA (1959) nemen aan dat ook bij volwassen herkauwers de MFN voor onderhoud ongeveer gelijk is aan de door BRODY (1945) gegeven waarde voor endogene urine-N verliezen, dus:

$$F_{N, \text{met}} = U_{N, \text{end}} = 0.146 W^{0.72} \quad (23)$$

BRODY (1945) berekende dat het lichaam op een eiwitvrij dieet met urine en faeces de volgende hoeveelheid N verliest:

Tabel 3. Literatuurgegevens betreffende de uitscheiding van MFN door herkauwende schapen en runderen.

Table 3. Data concerning the excretion of MFN by ruminating sheep and cattle.

referentie	MFN, g/kg ds		opmerkingen <i>comments</i>	bepalingswijze <i>method</i>
	schapen <i>sheep</i>	runderen <i>cattle</i>		
Huisman (1946)	5,09 4,61 5,74		gecorrigeerd met 8% asgehalte van os naar ds	lineaire regressie ¹ lineaire regressie lineaire regressie
Blaxter en Mitchell (1948)	4,55 ⁴			lineaire regressie
Gallup en Briggs (1948)		4,28	berekend uit geg.	lineaire regressie
Reid (1952)		5,63		lineaire regressie
Dijkstra (1954)	5,68			lineaire regressie
Dijkstra (1954)	6,77			lineaire regressie
Welch et al. (1958)	4,35			lineaire regressie
Holter en Reid (1959)		5,76		lineaire regressie
Holter en Reid (1959)	4,10	5,79		lineaire regressie
Elliott en Fokkema (1960)	5,28	4,58		lineaire regressie
Elliott en Topps (1963)		3,66		lineaire regressie
Dijkstra (1966)	6,42			lineaire regressie
Anderson en Lamb (1967)	3,41			lineaire regressie
Anderson en Lamb (1967)	3,46			lineaire regressie
Robinson en Stewart (1968)	3,54	2,53		lineaire regressie
Jentsch et al. (1969b)	5,49	6,20	berekend uit geg.	lineaire regressie
Moran en Vercoe (1972)		4,85		lineaire regressie
Paquay et al. (1974)		4,96		lineaire regressie
Stallcup et al. (1975)		5,84		lineaire regressie
Morgen et al. (1914)*	5,1			eiwitarm rantsoen ²
Sotola (1930)*	6,5			eiwitarm rantsoen
Morris en Wright (1933)		4,05		eiwitarm rantsoen
Turk et al. (1934)*	5,6			eiwitarm rantsoen
Hutchinson et al. (1936)*	4,5			eiwitarm rantsoen
Miller et al. (1939)*	5,5			eiwitarm rantsoen
Harris en Mitchell (1941)	5,55			eiwitarm rantsoen
Harris et al. (1943)		4,89		eiwitarm rantsoen
Swanson en Herman (1943)		5,3		eiwitarm rantsoen
Hamilton et al. (1948)*	5,56			eiwitarm rantsoen
Lancaster (1950)		4,6		eiwitarm rantsoen
Ellis et al. (1956)	2,39			eiwitarm rantsoen
Hutchinson (1958)	5,33			eiwitarm rantsoen
	4,55			
Kellner (1880)*	3,14	3,14	berekend uit 28 g eiwit per kg D _T	in vitro
Lofgreen en Kleiber (1953)		2,7		isotopen techniek
Greenhalgh (1959)**		4,9		
Langlands (1962)**		4,2		
Strozinski en Chandler (1972)		4,58	toevoeging van plastic ³	

* overgenomen van El Samman (1961)
from El Samman (1961)

¹ linear regression
² protein poor ration

⁴ 4,71
4,58

** overgenomen van ARC (1965)
from ARC (1965)

³ addition of plastic

4,36

verwarping van de opvattingen van FOLIN: The concept of a dichotomy existing in protein metabolism, first pointed out by FOLIN, harmonizes and explains many of the phenomena of protein metabolism recently revealed by

$$F_{N, \text{met}} + U_{N, \text{end}} = 0,283 W^{0,735} \quad (24)$$

De door BRODY berekende uitscheiding bedraagt dus inderdaad ongeveer twee maal de endogene uitscheiding van N in de urine.

Indien men deze berekening van BRODY als basis neemt voor de aanname dat bij volwassen herkauwers de MFN ongeveer gelijk is aan de EUN ziet men

the latest techniques in biochemical research'. De opvattingen van ALBANESE (1959) sluiten slechts gedeeltelijk aan bij die van MITCHELL (1962). Hij houdt rekening met de mogelijkheid dat het onderscheid tussen exogene en endogene N niet langer houdbaar is t.g.v. de meer dynamische opvattingen over het eiwitmetabolisme. Hij ziet hierin echter geenszins een ontkrachting van de resultaten die verkregen werden gebruikmakend van de endogene N, zoals de bepaling van de biologische waarde volgens THOMAS-MITCHELL.

3.3.1. De bepaling van de EUN

De gegevens over de bepaling van de endogene urine-N zijn vooral te vinden in de literatuur vóór 1950. De meeste resultaten werden verkregen door voeding van nagenoeg eiwitvrije rantsoenen gedurende langere tijd. Bij de bespreking van de bepaling van de MFN werd vermeld dat MFN-waarden verkregen in proeven met eiwitvrije rantsoenen weinig betrouwbaar zijn daar het rantsoen dikwijls slecht opgenomen wordt en er een verstoring van de normale pensfermentatie kan optreden.

Bij de bepaling van de EUN behoeft men minder bevreesd te zijn voor onbetrouwbare resultaten in zoverre de afwijkingen van een normale toestand beperkt blijven tot het maagdarmkanaal. De MFN is een resultante van de processen in het maagdarmkanaal terwijl de EUN daarentegen het resultaat is van de processen in de intermediaire stofwisseling. Bij de bepaling van de EUN dient er wel steeds voldoende energie opgenomen te worden met het rantsoen. Indien de energieopname onvoldoende is kan er lichaamseiwit worden afgebroken om in de energiebehoefte te voorzien. De hoeveelheid N in de urine zal daardoor groter worden dan de endogene hoeveelheid.

BRODY (1945) stelt dat de 0,7de macht van het lichaamsgewicht niet alleen een goede referentie-basis vormt voor het basale energiemetabolisme maar ook voor het basale eiwitmetabolisme of de endogene N excretie. Volgens BRODY bedraagt de endogene urine-N excretie ongeveer 2 mg per kcal warmteproductie onder basale omstandigheden. BRODY berekende tevens een algemene vergelijking uit de resultaten van proeven met verschillende diersoorten:

$$U_{N, \text{end}} = 0,146 W^{0,72} \quad r = 0,991 \quad (25)$$

Het gewicht van de volwassen dieren varieerde van 25 g tot 485 kg.

SWANSON en HERMAN (1943) voerden aan vaarzen van 282 tot 422 kg een rantsoen dat slechts 0,25–0,30% N bevatte. Uit hun gegevens, tesamen met enkele literatuurgegevens eveneens verkregen met rundvee, berekenden zij als regressielijn:

$$U_{N, \text{end}} = 0,712 W^{0,42} \quad r = 0,84 \quad (26)$$

Zij namen aan dat alle urine-N van endogene oorsprong was en hielden geen rekening met N die uit het voer (± 10 g N) afkomstig kon zijn.

KEHAR et al. (1943) verstrekten achtereenvolgens een eiwitarm en eiwitvrij rantsoen (0,20 resp. 0,02% N) aan volwassen ossen. Zij vonden 21,1 resp. 19,4 mg urine-N per kg lichaamsgewicht. Ook zij corrigeerden niet voor eventuele

N afkomstig uit het rantsoen. Creatinine-N vormde ongeveer 30% van de totaal totaal-N in urine.

Dagelijkse waarnemingen van urine-N uitscheiding van twee en vijf weken oude kalveren werden uitgevoerd door CUNNINGHAM and BRISSON (1957). Na overschakeling op een N-vrij rantsoen werd in 4 à 5 dagen de minimum-N excretie bereikt. Bij een gemiddeld gewicht van 42 kg bedroeg de EUN 65,3 mg per kg lichaamsgewicht.

Ook BLAXTER en WOOD (1951) gebruikten kalveren in hun onderzoeken. Bij een gemiddeld gewicht van 31,5 kg voor de 3 kalveren bedroeg de EUN-excretie bij voeding van een eiwitvrij rantsoen 81,9 mg/kg/dag. De helft van de N was afkomstig van ureum en ammoniak, het aandeel van de creatinine-N bedroeg ongeveer 12%. Van de overige N was meer dan de helft afkomstig van afbraak van purinehoudende bestanddelen resulterend in allantoinë en een kleine hoeveelheid urinezuur.

Om de benutting van ureum te bepalen namen HARRIS et al. (1943) twee N-arme rantsoenen in hun experimenten op. De ossen, waarvan het gemiddeld gewicht 160 kg bedroeg, scheidden met de urine gemiddeld 5,39 g N/dag uit. Voor de opname van ruim 5 g N in de N-arme rantsoenen werd geen correctie aangebracht.

MUKHERJEE en MITCHELL (1951) vonden dat 20% van de urine-N uitscheiding op een eiwitvrij rantsoen afkomstig was van creatinine. Zij bepaalden de EUN van twee kalveren tijdens een periode waarin eiwitvrij gevoerd werd volgend op een periode waarin eiwitarme voeding werd verstrekt.

Uit de resultaten van proeven met eiwitvrij gevoerde kalveren van 37-103 kg berekende JAHN (1967) een lineaire relatie van de EUN met het gewicht:

$$U_{N, \text{end}} = 2,623 + 0,025 W \quad (27)$$

HARRIS et al. (1972) adviseren een andere methode om de EUN te bepalen waarbij geen proeven met eiwitvrije rantsoenen behoeven te worden uitgevoerd. In een voorstel tot een stapsgewijze benadering voor het vaststellen van de samenstelling van voedermiddelen stellen HARRIS et al. (1972) voor een regressievergelijking te berekenen om de EUN te bepalen. Zij berekenen een regressielijn met de urine-N als afhankelijke variabele en de schijnbaar verteerde N als onafhankelijke variabele, waarbij beide variabelen worden uitgedrukt per kg metabolisch gewicht. Zij stellen dat het gevonden intercept de EUN voorstelt.

$$U_N/W^{3/4} = a * D_N/W^{3/4} + U_{N, \text{end}}/W^{3/4} \quad (28)$$

Ook KIELANOWSKI (1972) acht het waarschijnlijker dat betrouwbaarder gegevens verkregen worden als men de EUN bepaalt als intercept op de Y-as van de regressielijn van de urine-N excretie met de hoeveelheid opgenomen eiwit.

ROY et al. (1964) maakten van nagenoeg hetzelfde principe gebruik voor de bepaling van de EUN bij kalveren. Zij berekenden het verband tussen de urine-N uitscheiding en de opname van schijnbaar verteerde N van ongeveer 50 kg wegende kalveren:

$$U_N = 14,8 + 0,262 (D_N - 43,6) \quad (29)$$

Zij bepaalden de dagelijkse uitscheiding van EUN door aan te nemen dat deze bereikt werd als geen verteerbare N werd opgenomen. Op deze wijze vonden zij 62,9 mg/kg lichaamsgewicht of 184,4 mg/kg $W^{0.73}$.

BLAXTER en WOOD (1951b) nemen eveneens aan dat, indien de energievoorziening voldoende is, de EUN berekend kan worden op een wijze zoals deze later door ROY et al. werd toegepast.

Voor het verkrijgen van een juist inzicht in de voorgestelde methode zal het bovenstaande theoretisch benaderd worden aan de hand van een vereenvoudigd model zoals weergegeven in figuur 5. Als uitgangspunt nemen we de formule voor de bepaling van de biologische waarde van eiwitten, gemodificeerd door MITCHELL (1924):

$$BW = b = \frac{I_N - F_N + F_{N, met} - U_N + U_{N, end}}{I_N - F_N + F_{N, met}} \quad (30)$$

Hiervan kan worden afgeleid:

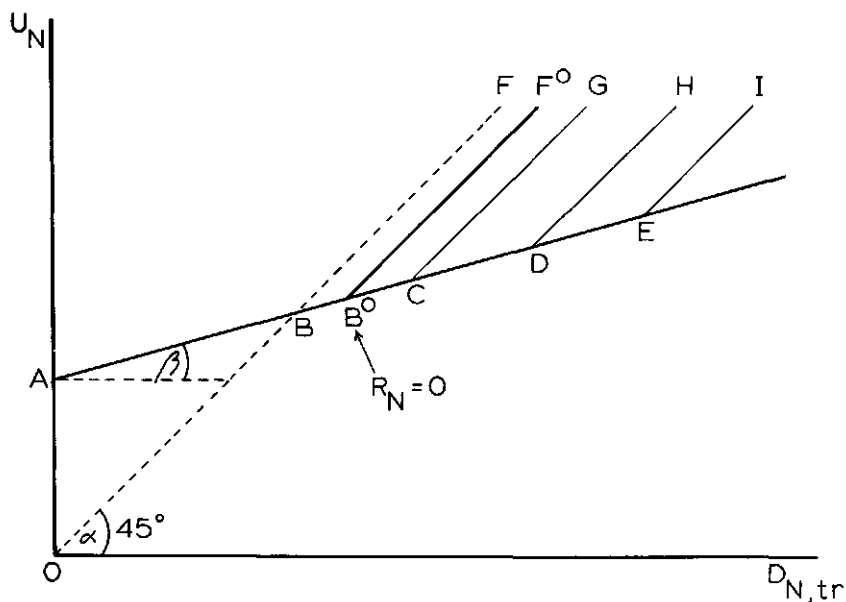
$$U_N = (1 - b)(I_N - F_N + F_{N, met}) + U_{N, end} \quad (31)$$

$$\text{of: } U_N = a * D_{N, tr} + U_{N, end} \quad (a = 1 - b) \quad (32)$$

De uitscheiding van urine-N is dus gelijk aan het deel van de werkelijk verteerde N dat niet benut kan worden plus de endogene urine-N (zie 28). De omstandigheden dienen zodanig gekozen te worden dat voldoende energie met het rantsoen verstrekt wordt zodat de U_N enkel een afspiegeling is van het N-metabolisme.

Indien een eiwitvrij rantsoen verstrekt wordt zal ook de werkelijk verteerde N nul zijn. De urine-N uitscheiding is dan gelijk aan de EUN (zie A in figuur 5). Nemen wij aan dat bij verstrekking van eiwit 70% van de werkelijk verteerde N kan worden benut voor onderhoud of produktie dan komt de overige 30% in de urine terecht d.w.z. $tg\beta = 0,3$. De urine-N uitscheiding wordt dan voorgesteld door de lijn AE. In het punt B geldt $U_N = D_{N, tr} = I_N - F_N + F_{N, met}$ en dus ook $I_N - F_N - U_N = -F_{N, met} = R_N$ waarbij R_N de N-balans voorstelt. De N-balans is hier dus nog negatief.

Bij N-evenwicht ($R_N = 0$) is de opname gelijk aan de uitscheiding. Dan geldt dus $I_N = U_N + F_N$ of $U_N = I_N - F_N$. De uitscheiding van urine-N ($I_N - F_N$) is dan kleiner dan de opname aan werkelijk verteerde N ($I_N - F_N + F_{N, met}$). Het N-evenwicht ligt dus rechts van het punt B. Alle werkelijk verteerde N in het rantsoen die gevoerd wordt in overmaat van de hoeveelheid die nodig is om de maximale N-retentie te bereiken zal in de urine terecht komen. Is dit reeds het geval bij N-evenwicht (B^0) dan zal de lijn AB^0 zijn vervolg vinden in B^0F^0 waarbij B^0F^0 evenwijdig loopt aan BF. In geval van N-retentie wordt de lijn AB^0 nog voortgezet tot het niveau waarop de maximale retentie is bereikt (resp. C, D en E). Vanaf dat punt zal de daarboven opgenomen gesorbeerde N geheel worden uitgescheiden (resp. CG, DH en EI).



Figuur 5. Een theoretische benadering van de urine-N uitscheiding.
Figure 5. A theoretical approach of the excretion of urinary N.

In deze vereenvoudigde voorstelling zullen nagenoeg alle waarnemingen dus liggen in het gebied dat begrensd wordt door de lijn B^0F^0 en B^0E , of op de lijn AB^0 . Voor het vaststellen van de EUN als intercept van een regressielijn moeten wij dus de regressieberekening uitvoeren voor de lijn AE. D.w.z. dat de berekening slechts mag worden uitgevoerd met die waarnemingen waarbij de N-opname gelijk is aan of kleiner is dan de hoeveelheid nodig om een maximale N-retentie te bereiken. Aan de door HARRIS et al. (1972) voorgestelde methode werd deze beperking niet toegevoegd. ROY et al. (1964) beperkten zich tot de gegevens van 4 weken oude kalveren waarbij de N-opname meer limiterend was dan op een leeftijd van 7 of 10 weken.

HEMBRY et al. (1975) voeren een regressieanalyse uit met alle urine-N gegevens in proeven met schapen waarbij het eiwitgehalte van het rantsoen werd gevarieerd. In de vergelijking komen alleen de tweede en derdegraads variabele van de N-opname voor,

$$U_N/W^{3/4} = 72 + 2,69 I_N^2 - 0,097 I_N^3. \quad (33)$$

Deze benaderingswijze is moeilijk in overeenstemming te brengen met het theoretisch model, terwijl het feit dat slechts de afhankelijke variabele per kg metabolisch gewicht wordt uitgedrukt als onjuist moet worden aangemerkt.

Een tweede verschil tussen het theoretische model en het door ROY c.s. en HARRIS c.s. toegepaste model is gelegen in de extrapolatie naar een eiwitvrij rantsoen.

HARRIS et al. (1972) en ook ROY et al. (1964) drukten de N-opname niet uit in werkelijk verteerde N maar in schijnbaar verteerde N. Bij extrapolatie naar een eiwitvrij rantsoen dient men te beseffen dat dit niet bereikt wordt als de opname van schijnbaar verteerde N nul is, immers $D_{N, tr} = D_N + F_{N, met}$

Een eiwitvrij rantsoen wordt bereikt als $D_{N, tr} = 0$, in welk geval geldt: $D_N = -F_{N, met}$.

Berekent men de EUN uit de formule die door ROY et al. (1964) wordt gegeven na correctie voor de MFN dan vindt men een EUN-waarde die 16% lager is. Meestal, zoals ook in het door HARRIS et al. (1972) gebezigde voorbeeld, zal deze correctie echter niet mogelijk zijn daar de diverse waarnemingen een verschillende hoeveelheid MFN inhouden. Het gebruik van D_N als onafhankelijke variabele is dan verwerpelijk.

Daar wordt aangenomen dat de EUN gecorreleerd is met het gewicht verdient het aanbeveling de onafhankelijke zowel als de afhankelijke variabele uit te drukken per kg lichaamsgewicht of per kg metabolisch gewicht ($W^{3/4}$).

3.3.2. Resultaten van EUN-bepalingen

BLAXTER en WOOD (1951a) en de ARC (1965) geven een overzicht van de resultaten van EUN bepalingen met rundvee en schapen. BLAXTER en WOOD vonden als gemiddelde 2,24 mg N per kcal basaal metabolisme. De ARC schat de EUN excretie voor rundvee boven 200 kg op $0,12 W^{0,73}$, wat ongeveer overeenkomt met $0,11 W^{3/4}$. De aangegeven waarden zijn dikwijls gemiddelden van een aantal resultaten, terwijl sommige waarden werden berekend uit in de onderzoeken ontwikkelde formules. De resultaten van Deense onderzoekers vermeld door BUSCHMANN et al. (1923) en de gegevens van HONCAMP et al. (1924) en HUTCHINSON en MORRIS (1936) die in deze overzichten worden vermeld zijn echter ongeschikt voor het bepalen van de EUN, daar in de betreffende onderzoeken meer dan 25 g N met het rantsoen werd opgenomen. Dit komt tot uitdrukking in de relatief hoge EUN-waarden.

In tabel 4 wordt een overzicht gegeven van originele gegevens voor de bepaling van de EUN. Resultaten die niet betrouwbaar werden geacht zijn uit de verzameling weggelaten. Uit de verzamelde literatuurgegevens kon de volgende formule worden afgeleid:

$$\log U_{N, end} = 0,421 \log W + \log 0,664 \quad r = 0,91$$

Dit komt overeen met:

$$U_{N, end} = 0,664 W^{0,421} \quad (34)$$

De formule wijkt aanzienlijk af van de door BRODY (1945) afgeleide formule (25) waarbij het gewicht 0,72 als exponent had. Dit behoeft niet strijdig te zijn daar het mogelijk is dat het verloop binnen de diersoort afhankelijk van leeftijd of gewicht anders is dan het verloop tussen de diersoorten. Meestal drukt men de endogene urine-N uit per kg metabolisch gewicht. Figuur 6 laat zien hoe de endogene urine-N per kg $^{3/4}$ varieert met het lichaamsgewicht. De lijn werd verkregen door de resultaten van de berekende formule uit te drukken per

Tabel 4. Literatuurgegevens over de uitscheiding van endogene urine-N door rundvee.
 Table 4. Data taken from the literature concerning the excretion of endogenous urinary N by cattle.

referentie	gewicht	N-opname	urine-N		
	W	I _N	U _N		
	kg	g/dag	g/dag	g/dag/kg ^{3/4}	
SWANSON en HERMAN (1943)	375	9,2	9,0	0,106	
	365	9,0	7,5	0,089	
	354	8,2	9,7	0,119	
	423	12,6	7,4	0,079	
	387	11,7	8,3	0,095	
	421	10,4	9,8	0,106	
	328	12,4	8,4	0,109	
	322	12,4	8,0	0,106	
	317	12,4	8,1	0,107	
	366	12,2	8,6	0,103	
	365	12,2	8,6	0,103	
	353	12,2	8,3	0,102	
	322	12,5	9,0	0,118	
	283	12,1	6,9	0,101	
	306	12,5	7,1	0,097	
	KEHAR et al (1943)	257	4,0	5,9	0,092
		282	4,0	5,6	0,082
241		4,0	6,0	0,098	
535		9,0	10,7	0,096	
421		9,0	8,8	0,095	
397		9,0	7,9	0,089	
256		0,5	4,6	0,072	
269		0,5	5,1	0,077	
240		0,5	5,3	0,087	
532		0,9	9,6	0,086	
410		0,9	9,0	0,099	
370	0,9	6,7	0,079		
CUNNINGHAM en BRISSON (1957)	42	0,0	2,7	0,166	
BLAXTER en WOOD (1951)	36	0,0	3,0	0,205	
	28	0,0	2,2	0,185	
	31	0,0	2,5	0,192	
HARRIS et al. (1943)	196	6,1	6,0	0,114	
	208	6,3	6,6	0,121	
	170	5,8	6,7	0,142	
	168	4,7	5,1	0,110	
	144	4,7	4,8	0,116	
	143	3,6	4,9	0,118	
	116	4,6	4,3	0,120	
	135	5,5	4,8	0,121	
MUKHERJEE en MITCHELL (1951)	141	0,2	7,9	0,193	
	110	0,2	5,9	0,173	
STEENBOCK et al. (1915)	160	5,2	6,7	0,149	
ROY et al. (1964)	53	0,0	2,8	0,144	
HART et al. (1912)	158	0,6	5,0	0,113	
	176	0,6	6,3	0,131	
HARRIS en LOOSLI (1944)	97	0,0	4,0	0,129	
JAHN (1967)	37	0,0	3,5	0,235	
	37	0,0	4,3	0,285	
	48	0,0	3,9	0,212	
	50	0,0	3,8	0,202	
	57	0,0	3,0	0,146	
	96	0,0	5,0	0,164	
	98	0,0	5,3	0,169	
	99	0,0	6,2	0,199	
	100	0,0	4,6	0,147	
	103	0,0	4,7	0,145	

Tabel 5. Retentie van N in de foetale weefsels van drachtige koeien bij een verondersteld geboortegewicht van 45 kg. (zie JACOBSEN, 1957, en ARC, 1965)

Table 5. Retention of N in foetal tissues of pregnant cows at an assumed birthweight of 45 kg.

A drachtigheids- stadium maanden stage of pregnancy months	B behoefte aan vwe requirement for digestible true protein g/d	C N-retentie berekend uit B N-retention calc. from B $B * 34/60/6,25$ g/d	D N-retentie ber. door ARC N-retention calc. by ARC g/d
5-6	35	3,2	1,7
7	75	6,8	5,1
8	125	11,3	12,0
9	225	20,4	29,0
laatste 2 wkn. last 2 wks	250-300	22,7-27,2	

Tabel 6. N-balans tijdens de droogstand in afhankelijkheid van het drachtigheidsstadium berekend uit de door Piatkowski (1962) ontwikkelde vergelijking.

Table 6. N-balance of dry cows dependent on the stage of pregnancy, calculated from the equation developed by Piatkowski (1962)

weken voor het kalven weeks before parturition	N-balans, g/d N balance
8	23
7	25
6	28
5	31,5
4	35
3	39,5
2	45
1	52

die dus niet het gevolg is van een onvoldoende eiwitvoorziening met de voeding. Een hoge N-retentie vóór de partus gaat gepaard met een grote mobilisering na de partus.

PIATKOWSKI (1962) stelt eveneens vast dat de intensiteit van de eiwitvoeding vóór het kalven omgekeerd evenredig is met de N-balans in de eerste weken na het kalven. Ongeveer 4 weken na het kalven werd weer een N evenwicht bereikt. Ook BROSTER (1972) maakt melding van onderzoeken met vaarzen waarin de eiwitopname vóór het kalven werd gevarieerd. De dieren die de grootste groei vertoonden tijdens de laatste 40 dagen van de dracht namen het meest af in gewicht in de eerste maand na het kalven.

Uit 31 N-balansen tijdens verschillende stadia van de droogstand berekende PIATKOWSKI (1962) een exponentiële regressie die tot uitdrukking komt in de vergelijking:

$$y = 10 + 49,25 e^{-0,1678 x} \quad (36)$$

waarbij y = N-aanzet in g per dier per dag

e = 2,71828

x = weken voor het afkalven.

Uit een berekening van de N-balans (tabel 6) blijkt dat deze aanzienlijk groter is dan men op grond van tabel 5 zou verwachten. De gegevens in tabel 5 betreffen echter slechts de aanzet in de foetale weefsels. Het verschil is waarschijnlijk het gevolg van de hierboven aangeduide maternale N-retentie. Dit wordt mede bevestigd doordat de N-balansen verkregen door JACOBSEN, goed overeenkwamen met de berekende retenties (tabel 5), als deze werden gecorrigeerd voor de retentie van de niet-drachtige dieren uit de gebruikte tweelingenparen en voor het extra verstrekte eiwit. De door JACOBSEN gevonden werkelijke N-balansen in de periode van 160–280 dagen van de dracht bedroegen 23–56 g, indien extra eiwit werd verstrekt t.b.v. de dracht, en lagen tussen 30 en 40 g in de periode van 7–3 weken voor het kalven. Dit komt goed overeen met de door PIATKOWSKI gevonden waarden (tabel 6).

In latere onderzoeken met vaarzen vonden PIATKOWSKI et al. (1964) dat de N-balans in de laatste 60 dagen van de dracht gemiddeld goed overeenkwam met die van koeien. Aanvankelijk was de N-balans iets lager maar in de laatste 20 dagen van de dracht was deze hoger dan bij de koeien.

3.6. DE UITSCHIEDING VAN STIKSTOF MET DE MELK

Het eiwitgehalte van de melk van de verschillende rassen kan grote verschillen vertonen (ARC, 1965). De koeien van de Kanaal-eilanden hebben een veel hoger eiwitgehalte dan de meeste overige rassen. Het eiwitgehalte van de grootste twee Nederlandse rassen verschilt slechts weinig. Het gemiddelde gehalte over de jaren 1963 tot en met 1972 bedroeg voor het zwartbonte ras 3,34% en voor het roodbonte ras 3,31% (CENTRALE MELKCONTROLE DIENST, 1972). Het eiwitgehalte van de Nederlandse koeien blijkt aanzienlijk minder te variëren dan het vetgehalte. Bij 87% van de gecontroleerde koeien ligt het vetgehalte van de melk tussen de 3,5 en 4,5% terwijl het eiwitgehalte in 77% van de gevallen tussen 3,0 en 3,5% ligt.

JENNESS (1974) vermeldt eiwit- en vetgehalten van vijf verschillende rassen. Uit de standaardafwijkingen van het vetgehalte (0,54–0,71%) en het eiwitgehalte (0,34–0,53%) blijkt ook hier dat het eiwitgehalte minder variabel is.

Een ruime energievoorziening kan naast een eventueel effect op de totale produktie ook van invloed zijn op het eiwitgehalte van de melk (ROOK, 1961; ARMSTRONG en PRESCOTT, 1970).

ROOK en LINE (1961) verhoogden het energieniveau van melkveerantsoenen

door een aanvulling met krachtvoer. De melkopbrengst nam toe evenals het eiwitgehalte van de melk, terwijl de vetopbrengst gelijk bleef. ROOK en BALCH (1961) verhoogden het energieniveau door een infuus met vluchtige vetzuren in de pens. Azijnzuur veroorzaakte een toename in de produktie van melk, vet, lactose en eiwit en een stijging van het vetgehalte. Een propionzuurinfuus verminderde de melkproduktie en het vetgehalte, maar verhoogde de eiwitopbrengst en het eiwitgehalte.

Een invloed van het energieniveau op de eiwitproduktie werd ook waargenomen door HALFPENNY et al. (1969). Zij veranderden afwisselend de hoeveelheid krachtvoer in het rantsoen en vonden dat het eiwitgehalte in de melk van de vier proefkoeien toenam bij de hoge krachtvoergift. Bloedmonsters genomen aan het einde van iedere periode hadden hogere concentraties aan niet-essentiële aminozuren en lagere concentraties aan essentiële aminozuren, bij de hoge energieniveaus. Een infuus van propionzuur in de pens van twee koeien verhoogde het eiwitgehalte van de melk.

In de hierboven genoemde gevallen werd de verhoging van het eiwitgehalte steeds toegeschreven aan een verhoging van het energieniveau. Het is echter opvallend dat de verhoging steeds werd verkregen door een vermeerdering van de hoeveelheid krachtvoer in het rantsoen. Het is derhalve niet duidelijk of de verandering het gevolg is van een verhoging van het energieniveau of een verandering in de aard van de verstrekte energie, gepaard gaande met een verandering in de samenstelling van de vetzuren in de pens en in de resorptie van glucogene bestanddelen.

Dat een verandering in de aard van de verstrekte energie de oorzaak zou kunnen zijn wordt bevestigd door onderzoeken van EVANS et al. (1975). Zij verstrekten isocalorische rantsoenen met veel of weinig ruwvoer aan melkkoeien en constateerden significante verschillen in het glucose-metabolisme tussen de beide rantsoenen. Het gemiddelde melkeiwitgehalte van de koeien die weinig ruwvoer ontvingen was $3,44 \pm 0,48\%$ terwijl dit gehalte bij de ruwvoerrijke rantsoenen $2,78 \pm 0,33\%$ bedroeg.

Een verhoging van het eiwitgehalte van de melk lijkt gunstig te zijn. De rantsoenen waarbij deze verhoging tot stand komt zijn echter meestal juist die welke de oorzaak zijn van een laag vetgehalte van de melk, zoals duidelijk naar voren komt in de resultaten van EVANS et al. (1975) en HAENLEIN et al. (1968). Een verhoging van het eiwitgehalte met meer dan $0,5\%$ ging samen met een verlaging van het vetgehalte met 1 à 2% .

De oorzaak van de verandering in het melkeiwitgehalte is niet duidelijk. HALFPENNY et al. (1969) overwegen de mogelijkheid dat de verhoging van het eiwitgehalte bij een hoger energieniveau het gevolg kan zijn van een betere voorziening van het uierweefsel met een of meer niet-essentiële aminozuren, omdat in dit weefsel de vorming van aminozuren uit glucose beperkt is en de interconversie van deze aminozuren klein zou kunnen zijn. Het belangrijkste aminozuur van melkeiwit is glutaminezuur en de concentratie van dit aminozuur in het plasma was verhoogd bij het propionzuurinfuus, maar niet bij de hogere energieniveaus. De verlaging van het gehalte aan essentiële amino-

ren schrijven de auteurs toe aan een verhoogde onttrekking aan het bloed als gevolg van de extra eiwitsynthese.

ARMSTRONG en PRESCOTT (1970) en DAVIS en BROWN (1970) achten het waarschijnlijk dat het effect van propionzuur tot stand komt door tussenkomst van de lever en dat het een afspiegeling is van het verminderde gebruik van niet-essentiële aminozuren voor de gluconeogenese als er meer andere precursors voor glucose aanwezig zijn.

3.7. DE EIWITBEHOEFTE VOOR DE GLUCONEOGENESE

Als het dier meer glucose nodig heeft dan beschikbaar komt uit de N-vrije bestanddelen van het voer, kan het dier aminozuren desamineren om in de behoefte aan glucose te voorzien. Indien de noodzaak tot vorming van glucose uit aminozuren aanwezig is kan dit een extra eiwitbehoefte betekenen. Op de eventuele noodzaak tot gluconeogenese uit aminozuren zal in een apart hoofdstuk uitvoerig worden ingegaan.

3.8. DE NETTO-EIWITBEHOEFTE

In het voorgaande werd een overzicht gegeven van de verschillende onderdelen van de N-huishouding die mede bepalend zijn voor de grootte van de eiwitbehoefte. In navolging van de Engelse taal zullen de verschillende onderdelen hierna worden aangeduid als factoren (factors). De netto-eiwitbehoefte is de hoeveelheid eiwit die nodig is voor onderhoud en produktie bij een efficiëntie van de benutting van 100%. De totale netto-eiwitbehoefte wordt bepaald door de som van de genoemde factoren. Uitgedrukt op basis van N kan men deze als volgt voorstellen:

$$I_{N, \text{ net req}} = F_{N, \text{ met}} + U_{N, \text{ end}} + S_N + R_N + L_N \quad (37)$$

$I_{N, \text{ net req}}$	netto-eiwitbehoefte, uitgedrukt als N-behoefte, g/dag
$F_{N, \text{ met}}$	metabolisch faecaal N, g/dag
$U_{N, \text{ end}}$	endogene urine-N, g/dag
S_N	N in haren, schilfers, hoeven enz., g/dag
R_N	N-retentie tijdens groei en drachtigheid, g/dag
L_N	N in geproduceerde melk, g/dag

Gewoonlijk splitst men de totale behoefte in een behoefte voor onderhoud en een behoefte voor produktie. De meeste van de verschillende factoren kan men slechts onderbrengen in een van beide categorieën. De metabolische faecaal N is echter een gevolg van de consumptie van zowel onderhouds- als produktievoer en dient over beide verdeeld te worden naar rato van de droge stof opname.

Het enzymewit, dat door het lichaam wordt afgebroken en opnieuw kan

worden gebruikt, vormt geen onderdeel van de netto-eiwitbehoefte. De netto-eiwitbehoefte ($6,25 \cdot N$) geeft aan hoeveel aminozuren ($6,25 \cdot N$) het dier nodig heeft om in zijn behoefte te voorzien. Naast de hoeveelheid aminozuren moet echter ook het aminozurenpatroon overeenkomen met de behoefte. Daar de samenstelling van de geresorbeerde aminozuren slechts gedeeltelijk overeenkomt met de benodigde aminozuren moeten meer aminozuren via het darmkanaal in het bloed worden opgenomen dan overeenkomt met de behoefte. De verhouding tussen de hoeveelheid eiwit ($6,25 \cdot N$) die benut wordt en de hoeveelheid die geresorbeerd wordt noemt men de 'biologische waarde' van het eiwit, mits het eiwitaanbod de behoefte niet overtreft.

3.9. DE BIOLOGISCHE WAARDE

De eiwitbehoefte is in feite een aminozurenbehoefte. Bij de eenmagigen wordt de waarde van het geresorbeerde eiwit bepaald door de overeenkomst van het aminozurenpatroon van het eiwit in het voer en de behoefte van het dier. Als maat hiervoor introduceerde THOMAS (1909) de term 'biologische waarde'. De bepaling van de biologische waarde (BW) werd later gemodificeerd door MITCHELL (1924) en is als de THOMAS-MITCHELL methode tot heden een acceptabele maatstaf gebleven voor de waarde van het eiwit:

$$BW = \frac{I_N - (F_N - F_{N, met}) - (U_N - U_{N, end})}{I_N - (F_N - F_{N, met})} \quad (38)$$

Bij de bepaling van de biologische waarde wordt automatisch rekening gehouden met de hoeveelheid eiwit die extra nodig is voor de synthese van enzym-eiwit. Dit komt tot uiting in de hoeveelheid urine-N.

Indien de BW voorkomt in formules zal deze in dit proefschrift conform de internationale voorstellen worden uitgedrukt als quotiënt, dus b.v. als 0,80 i.p.v. 80, terwijl als symbool v_N zal worden gebruikt. In de loop der jaren zijn er zeer veel methoden ontwikkeld om de waarde van het eiwit te bepalen. EL SAMMAN (1961) beschrijft een tiental van deze methoden.

Ook bij herkauwers wordt de benutting van het eiwit vaak gekarakteriseerd door de biologische waarde. Men kan echter moeilijk spreken van een juiste waardebepaling van het voedsleiwit wanneer dit eiwit alvorens het wordt geresorbeerd onderhevig is aan een microbiële fermentatie, waarbij eiwit wordt afgebroken en in meer of mindere mate wordt omgezet in een eiwit met een ander aminozurenpatroon. Het is daarom onjuist aan de term 'biologische waarde' een gelijke betekenis toe te kennen bij de herkauwers en de eenmagigen. In principe is de biologische waarde een term die betrekking heeft op het voedsleiwit en niet op het dier. De BW geeft echter bij de eenmagigen tevens aan met welke efficiëntie het eiwit onder optimale omstandigheden door het dier wordt benut.

Bij de herkauwers heeft een sterke accentverschuiving plaats. De BW is hier in de eerste plaats een maat voor de efficiëntie waarmee het ruw eiwit door het

dier wordt benut. Deze opvatting werd reeds in de veertiger jaren gedeeld door SWANSON en HERMAN (1943): '.... the determination of the biological value of the crude protein, has proved to be a satisfactory method of expressing the efficiency of protein utilization with a wide variety of animals including ruminants. This method has shown that the utilization of crude protein by ruminants for growth and maintenance is to a large extent independent of the composition of the protein fed'.

Bij de herkauwers is de BW dus niet zoals bij de eenmagigen een maat voor de kwaliteit van het voedsleiwit, maar een maat voor de efficiëntie van de benutting van het eiwit door het dier. Het zou daarom juister zijn bij herkauwers de term biologische waarde te vervangen door 'eiwit efficiëntie factor' (e_N). De term biologische waarde (v_N) zou ook bij de herkauwers gereserveerd kunnen worden voor de aanduiding van de kwaliteit van het eiwit dat het duodenum bereikt en geresorbeerd kan worden. Voor de herkauwer geldt dan $e_N = p \cdot v_N$, waarbij p meestal ongeveer één bedraagt.

Tenzij uitdrukkelijk anders wordt vermeld, dient de term biologische waarde uitsluitend gebruikt te worden als hij inhoudelijk gelijk is aan de formulering van MITCHELL (1924), zoals in de hiervoor gegeven formule wordt uitgedrukt. Een gebruik van de BW met een afwijkende betekenis zoals o.a. toegepast door MORRIS en WRIGHT (1933), WRIGHT (1939), FRENS en DIJKSTRA (1959), JACOBSEN (1957), REID et al. (1966), MENKE (1975) en BROSTER (1972) is ten sterkste te ontraden daar dit kan leiden tot grove misvattingen. De factoriële benadering van de eiwitbehoefte voor onderhoud van het melkvee is hiervan een voorbeeld (FRENS en DIJKSTRA, 1959). Evenals sommige anderen baseren FRENS en DIJKSTRA de BW niet op geresorbeerd (werkelijk verteerd) eiwit, maar op schijnbaar verteerd eiwit. Dikwijls wordt ook beweerd dat de biologische waarde van de omzetting van het voereiwit in melkeiwit, gebaseerd op de normen van het Centraal Veevoederbureau, 0,54 zou bedragen (34/63) daar 63 g vre nodig is voor de produktie van 34 g melkeiwit. Uitgaande van de behoefte van 1 kg krachtvoer (± 900 g droge stof) voor $2\frac{1}{2}$ kg melk kan men berekenen dat per kg melk 0,36 kg droge stof extra verstrekt wordt. Dit gaat gepaard met de vorming van ongeveer $0,36 \cdot 5 \cdot 6,25 = 11,3$ g metabolisch faecaal eiwit. Voor de produktie van 34 g melkeiwit en 11,3 g metabolisch faecaal eiwit bedraagt de behoefte 63 g vre ofwel $63 + 11,3 = 74,3$ g werkelijk verteerd eiwit. De feitelijke efficiëntie ligt derhalve meer dan 10% hoger dan de veronderstelde:

$$e_N = (34 + 11,3)/(63 + 11,3) = 0,60 \quad (39)$$

De efficiëntie van de eiwitbenutting is afhankelijk van het eiwitniveau in het rantsoen. Indien het rantsoen meer eiwit bevat dan het dier nodig heeft wordt de overmaat aan N als ureum met de urine uitgescheiden. Dit komt tot uiting in een lagere efficiëntie. De benutting is tevens afhankelijk van de hoeveelheid én de aard van het voedsleiwit dat onafgebroken de pens passeert en geresorbeerd wordt, evenals van de mate waarin het afgebroken voedsleiwit wordt omgezet in microbiel eiwit. Het is derhalve mogelijk dat ten gevolge van de aard van het rantsoen en de aard en hoeveelheid van het eiwit in het rantsoen

verschillen optreden in de benuttingsgraad van het eiwit tussen verschillende rantsoenen.

De hoeveelheid eiwit die de dunne darm bereikt kan groter of kleiner zijn dan de met het voer opgenomen hoeveelheid (HOGAN en WESTON, 1970; HOGAN, 1975). Ook de geresorbeerde hoeveelheid eiwit kan daarom afwijken van de werkelijk verteerde hoeveelheid. De BW (v_N) van het geresorbeerde eiwit heeft daarom niet gelijk te zijn aan de e_N van het werkelijk verteerde eiwit, noch aan de v_N daarvan.

Ter bepaling van de e_N onderwierp de ARC (1965) een aantal literatuurgegevens aan een herberekening zodanig dat in alle berekeningen dezelfde uitgangspunten worden aangenomen voor de endogene urine-N ($0.12 W^{0.73}$) en de MFN (5 g N per kg droge stof). De door de ARC verwerkte gegevens hebben betrekking op 39 soorten rundveerantsoenen, waarvan het ruw eiwitgehalte minder bedroeg dan 10%. Zij vond een gemiddelde waarde (e_N) van $0,775 \pm 0,062$. In de resultaten van haar berekeningen constateerde zij duidelijke verschillen tussen de diverse rantsoenen. Zij achtte het echter onwaarschijnlijk dat een diepgaand onderzoek van de literatuur zou kunnen leiden tot aparte waarden voor specifieke rantsoenen, daar de e_N afhankelijk is van de hoeveelheid en aard van het gehele rantsoen en niet enkel van de componenten met een hoog eiwitgehalte. Niettegenstaande de duidelijke verschillen tussen de diverse rantsoenen stelt de ARC voor uit te gaan van een e_N van 0.70 voor volwassen herkauwers.

JUMAH et al. (1965) berekenden de netto-eiwit efficiëntie (NPE) uit een serie verteringsproeven met negen Holstein koeien. Zij voerden maandelijks een verteringsproef uit totdat de produktie minder was dan 18 kg per dag. De gebruikte rantsoenen bevatten 14–16% ruw eiwit. Zij berekenden de efficiëntie als:

$$NPE = 100 * \frac{\text{eiwit in melk}}{\text{vre in het rantsoen} - \text{vre voor onderhoud}} \quad (40)$$

(vre voor onderhoud volgens de norm van de National Research Council, 1958).

De gemiddelde benutting van het eiwit voor de melkproduktie bedroeg $66,4 \pm 8,2\%$. Een correctie van dit getal, zoals deze reeds eerder werd uitgevoerd (zie formule 39), levert een benaderde waarde voor de feitelijke efficiëntie

$$e_N = (34,3 + 11,3)/(51,7 + 11,3) = 0,724 \quad (41)$$

Deze waarde komt redelijk goed overeen met de door de ARC (1965) afgeleide efficiëntie.

REID et al. (1966, 1967) berekenden de benutting van het schijnbaar verteerde eiwit in 700 N-balansproeven op een andere wijze. In de literatuur wordt hun artikel vaak gerefereerd, ondanks het feit dat zij bij hun berekeningen enkele denkfouten maken. Zij zetten grafisch tegen elkaar uit de hoeveelheid niet benutte vre (Y) en het percentage vre dat werd gebruikt voor onderhoud en melkproduktie (X). X en Y werden als volgt gedefinieerd:

$$X (\%) = \frac{\text{melkeiwit} + \text{vre voor onderhoud}}{\text{vre} - \text{eiwitbalans}} \cdot 100$$

$$Y (\text{g/dag}) = \text{vre} - (\text{melkeiwit} + \text{vre voor onderhoud})$$

$$\text{vre voor onderhoud} = 3,13W^{0,73} (= 314 \text{ g bij } 550 \text{ kg})$$

Uit de regressie van Y op X bepaalden zij het percentage vre dat werd gebruikt voor melkproductie en onderhoud (het intercept op de X-as) als de hoeveelheid niet benut eiwit nihil was ($Y = 0$). De auteurs geven een gemiddelde benutting van 65% voor onderhoud en melkproductie als het lichaam in N-evenwicht is ($Y = 0$). De onderzoekers geven slechts de resultaten van hun studie, maar niet de gevonden regressielijn. De gekozen benaderingswijze is onjuist omdat $Y = 0$ geenszins behoeft overeen te komen met het N-evenwicht (N-balans = 0). $Y = 0$ betekent slechts dat $U_N \cdot 6,25$ gelijk is aan $3,13 \cdot W^{0,73}$. Bovendien is een benutting van 65% strijdig met het gekozen uitgangspunt, hetgeen men als volgt kan afleiden:

$$Y = \text{vre} - (\text{melkeiwit} + \text{vre voor onderhoud})$$

$$Y = (\text{vre} - \text{vre voor onderhoud}) - \text{melkeiwit}$$

$$Y = \text{vre voor melkproductie} - \text{melkeiwit}$$

Als $Y = 0$ geldt:

$$\text{vre}_{\text{productie}} = \text{melkeiwit}$$

$$\text{vre}_{\text{productie}} + \text{MFP}_{\text{productie}} = \text{melkeiwit} + \text{MFP}_{\text{productie}}$$

$$\text{werkelijk verteerd eiwit productie} = \text{melkeiwit} + \text{MFP}_{\text{productie}}$$

$$\text{dus } e_{N, \text{ productie}} = 1,00$$

Een $e_N = 1,00$ voor productie is niet in overeenstemming te brengen met een benutting van 65% van het vre voor onderhoud en productie. In hoofdstuk 6 zal worden nagegaan hoe soortgelijk materiaal op een juistere wijze verwerkt kan worden.

Het lijkt acceptabel op grond van de beschikbare gegevens te veronderstellen dat de optimale benutting van het opgenomen werkelijk verteerbare eiwit ongeveer 70% bedraagt ($e_N = 0,70$).

Als er meer eiwit geresorbeerd wordt dan de werkelijk verteerde hoeveelheid is de v_N van het geresorbeerde eiwit kleiner dan de e_N van het werkelijk verteerde eiwit. Wordt er daarentegen minder eiwit geresorbeerd dan is de v_N groter dan de e_N .

De behoefte aan werkelijk verteerd eiwit is uiteraard groter dan de behoefte aan netto-eiwit. Zij is omgekeerd evenredig met de efficiëntie waarmee het werkelijk verteerde eiwit kan worden gebruikt voor de voorziening in de behoefte aan netto-eiwit. Uitgedrukt op N-basis luidt de behoefte:

$$D_{N, \text{ tr, req}} = (F_{N, \text{ met}} + U_{N, \text{ end}} + S_N + R_N + L_N)/e_N \quad (42)$$

3.10. DE EIWITVOORZIENING VAN HET DIER

Om de hoeveelheid eiwit in het rantsoen in overeenstemming te brengen met de behoefte aan resorbeerbaar eiwit moeten de eiwitbehoefte van het dier en de hoeveelheid eiwit in het rantsoen op overeenkomstige wijze worden uitgedrukt.

De hoeveelheid eiwit in het rantsoen, die benut kan worden, wordt op verschillende wijzen aangeduid:

1. ruw eiwit
2. schijnbaar verteerd ruw eiwit
3. beschikbaar eiwit
4. metaboliseerbaar eiwit.

3.10.1. *Het ruw eiwit, het schijnbaar verteerd ruw eiwit en het beschikbaar eiwit*

De meest eenvoudige maatstaf voor de aanduiding van het benutbare eiwit is het ruw eiwit. Deze maatstaf houdt geen rekening met verschillen in verteerbaarheid van het eiwit. Hoewel er verschillen kunnen bestaan in de werkelijke verteerbaarheid van het eiwit van de diverse rantsoenbestanddelen is deze in rantsoenen minder variabel.

Het verschil tussen ruw eiwit en werkelijk verteerd ruw eiwit is gelegen in de werkelijke verteerbaarheid van het eiwit ($d_{N, tr}$). Indien het eiwit in het rantsoen niet wordt uitgedrukt als werkelijk verteerd eiwit maar als ruw eiwit moet ook de behoefte op gelijke wijze worden aangepast (zie tabel 7).

$$D_{N, tr} = d_{N, tr} * I_N \quad (43)$$

$$I_N = D_{N, tr}/d_{N, tr} \quad (44)$$

$$I_{N, req} = (F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/(e_N * d_{N, tr}) \quad (45)$$

De National Research Council in de Verenigde Staten drukt de eiwitbehoefte uit in zowel ruw eiwit als schijnbaar verteerd ruw eiwit. Hoewel niet expliciet vermeld wordt op welk van beide de behoefte in feite gebaseerd werd, blijkt uit wijzigingen van de tabel (1971) t.o.v. de tabel (1966) dat de behoefte voor melkvee gebaseerd is op vre, maar die voor b.v. fokstieren op re (NRC. 1966, 1971).

KIELANOWSKI (1972) ziet voordelen in het gebruik van ruw eiwit boven dat van schijnbaar verteerd ruw eiwit:

'In apparently digestible protein, however, metabolic faecal losses of N are regarded as apparently indigestible, and so both the requirements and its coverage are apparently diminished. Nevertheless, the total amount of N shed in faeces must first be given to the animal in its feed, and, therefore, net protein requirements (or at least net N requirements) computed according to the estimate above should provide the right foundation for calculating the requirements for crude protein, which in most cases might be considered more relevant than those for apparently digestible protein'.

De argumentering voor zijn opvatting lijkt echter niet geheel juist. Uit de formule voor de N-behoefte (45) blijkt dat de behoefte aan ruw eiwit gebaseerd

Tabel 7. De wijze waarop de eiwitbehoefte van het dier wordt uitgedrukt en de wijze waarop het eiwit in het rantsoen dat in die behoefte voorziet wordt uitgedrukt, beide op N-basis.

Table 7. The way of expressing the protein requirement of the animal and the protein in the ration meeting that requirement, both expressed on an N-basis.

naam name	nr	eiwitbehoefte/6,25 protein requirement/6,25	eiwit in het rantsoen/6,25 protein in the ration/6,25
MFN 100% endogeen, endogenous			
netto eiwit net protein	37	$(F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)$	$D_{N, tr} * \epsilon_N$
werkelijk verteerd eiwit truly digested protein	42	$(F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/\epsilon_N$	$D_{N, tr} = D_N + F_{N, met}$
ruw eiwit crude protein	45	$(F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/(\epsilon_N * d_{N, tr})$	I_N
schijnbaar verteerd eiwit apparently digested protein	46	$(F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/\epsilon_N - F_{N, met}$	D_N
beschikbaar eiwit available protein	47	$(U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/\epsilon_N + (1/\epsilon_N - 1)F_{N, met}$	$D_N - (1/\epsilon_N - 1)F_{N, met}$
MFN 50% endogeen, endogenous			
netto eiwit net protein		$(\frac{1}{2} F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)$	
werkelijk verteerd eiwit truly digested protein		$(\frac{1}{2} F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/\epsilon_N + \frac{1}{2} F_{N, met}$	
schijnbaar verteerd eiwit apparently digested protein	48	$(\frac{1}{2} F_{N, met} + U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/\epsilon_N - \frac{1}{2} F_{N, met}$	
		$(U_{N, end} + S_N + R_N + L_N)/\epsilon_N + \frac{1}{2}(1/\epsilon_N - 1)F_{N, met}$	

gehalte uit dezelfde gegevens. De grotere correlatiecoëfficiënten verkregen met de laatste methode vormen een aanwijzing dat de langs die weg verkregen vre-gehalten wellicht nauwkeuriger zijn dan die welke verkregen worden door eerst de verteerbaarheid te berekenen.

In een soortgelijke vergelijking berekent MÖLLER (1973) de totale hoeveelheid vre uit de hoeveelheid re:

$$D_N = 0,858 I_N - 67,04 \quad (r = 0,97) \quad (52)$$

Deze berekeningswijze lijkt minder juist omdat hier wordt aangenomen dat de hoeveelheid MFN (67,04 g) onafhankelijk is van de opgenomen droge stof. Deze aanname kan ook van invloed zijn op het resultaat van de verkregen werkelijke verteerbaarheid (0,858).

Uit de voorgaande formule (51) kan eenvoudig de verteerbaarheid worden afgeleid, als men de formule deelt door het re-gehalte (I_{XP}/I_T)

$$d_{XP} = d_N = a - b/(I_{XP}/I_T) \quad (53)$$

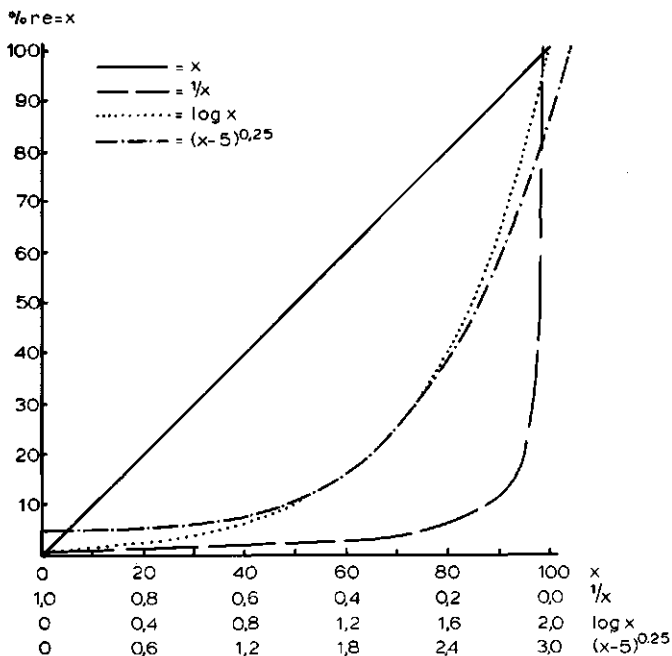
Hieruit blijkt dat men een lineaire vergelijking voor het bepalen van de verteerbaarheid verkrijgt als men niet het re-gehalte maar de reciproque ervan als onafhankelijke variabele neemt. Deze methode werd gebruikt door VAN NIEKERK et al. (1967), MORAN en VERCOE (1972) en PAQUAY et al. (1974). Ze heeft als voordeel dat zij gebaseerd is op een fysiologische achtergrond. De overige vergelijkingen (tabel 9) werden langs zuiver statistische weg ontwikkeld.

Hoewel de hier genoemde methoden een goede schatting geven van de verteerbaarheid van het eiwit bij niet te extreme eiwitgehalten zijn zij toch minder juist dan de hiervoor genoemde methode (51) ter berekening van het vre-gehalte. Tabel 10 geeft een overzicht van de in de literatuur voorkomende vergelijkingen ter berekening van de verteerbaarheid en het vre-gehalte.

Men kan stellen dat de bepaling van het vre-gehalte even nauwkeurig dient te geschieden voor een voedermiddel met een hoog eiwitgehalte als voor een voedermiddel met een laag eiwitgehalte. Men moet dus kiezen voor een methode waarbij de standaardafwijking uitgedrukt in g vre zo klein mogelijk is. De statistische methoden ter bepaling van de verteerbaarheid gaan er vanuit dat niet het vre-gehalte maar de verteerbaarheid zo nauwkeurig mogelijk wordt bepaald. Dit houdt in dat voedermiddelen met een laag eiwitgehalte een grotere invloed hebben op het eindresultaat. Dit komt ook tot uiting in de verdeling van het re-gehalte in de onafhankelijke variabele, zoals figuur 7 weergeeft.

Met de reciproque van het re-gehalte als onafhankelijke variabele is het gebied op de x-as van 10 tot 100% re (van 0,10 tot 0,01) kleiner dan het traject van 5 tot 10% (0,20 tot 0,10) terwijl de gehalten van 1 tot 5% (1 tot 0,20) een 8 maal zo groot gebied bestrijken.

De beste methode ter verkrijging van een formule voor de verteerbaarheid is langs statistische weg een formule voor het vre-gehalte (51) ontwikkelen en hiervan de gewenste formule (53) afleiden. Nauwkeuriger kan men het vre-



Figuur 7. De invloed van het niveau van de eiwitgehalten bij het bepalen van de verteerbaarheid van het eiwit op verschillende manieren.

Figure 7. The influence of the level of the protein content in estimating the digestibility of the protein by various ways.

gehalte meestal bepalen door middel van verteringsproeven. Op deze wijze verkrijgt men vre-gehaltenes voor de afzonderlijke voedermiddelen. Voor voedermiddelen die niet alleen gevoerd kunnen worden, zoals krachtvoerders, wordt het vre-gehalte langs indirecte weg bepaald door het voedermiddel toe te voegen aan een basisvoer waarvan het vre-gehalte bekend is. De fouten van beide bepalingen komen dan samen in het supplement, waardoor minder nauwkeurige resultaten verkregen kunnen worden.

FRENCH et al. (1957) verwerpen de indirecte bepaling van de verteerbaarheid van het eiwit in verteringsproeven op grond van de uitkomsten van de door hen (GLOVER, DUTHIE en FRENCH, 1957) ontwikkelde formule:

$$d_N = 0,70 \log X - 0,15 \quad (X = \text{re-gehalte in } \%) \quad (54)$$

Hoewel zij een zeer uitgebreide argumentatie van hun conclusie geven, gestaafd met voorbeelden, is hun conclusie onjuist omdat de uitgangspunten waarop hun argumentatie gebaseerd is niet juist zijn.

Zij stellen: '..... the use of this procedure implies a linearity in the relationship between the crude protein content of the mixed diet and its apparent digestibility'. De verschilmethode gaat uit van additiviteit, d.w.z. van een

Tabel 10. Een overzicht van in de literatuur voorkomende formules ter berekening van de verteerbaarheid van het eiwit (nr. 1 t/m 17) en het vre-gehalte (18 t/m 46) uit het re-gehalte (X, %).
 Table 10. A survey of formulas occurring in the literature to calculate the digestibility of the protein (nr. 1/17) and the digestible protein content (nr. 18/46) from the crude protein content (X, %).

nr	referentie	r = rundvee cattle s = schapen sheep	soort rantsoen ration type	formule	r	n	re-gehalte I_{XP}/I_T %
1	Mitchell (1942)	r + s	ruwvoerders ¹	$0,4264(X-5)^{0,215}$	0,924	10	3-6
2	Gallup en Briggs (1948)	r	hooi ²	$-51,7 + 16,2X$		62	5-33
3	Forbes (1950)	r + s	ruwvoerders (1)	$0,4096(X-5)^{0,226}$			
4		r + s	ruwvoerders (2)	$0,4031(X-5)^{0,218}$		501	
5		r	Kentucky-data (1)	$0,3540(X-5)^{0,287}$	0,90		
6		s	(1)	$0,4273(X-5)^{0,210}$	0,81		
7		r	Schneider-data (2)	$0,3531(X-5)^{0,272}$	0,99		
8		s	(2)	$0,4213(X-5)^{0,200}$	0,90		
9	Reid (1952) (zie nr. 12)	r	groenvoerders ³	$1,5647 \log X - 0,02537X - 0,7599$		597	2-29
10	Glover et al. (1957)	r + s	algemeen ⁴	$0,70 \log X - 0,15$			
11	McDonald en Purves (1957) (zie nr. 12)	s	ruwvoerders	$0,4908 + 0,01382X$	0,90	26	7-17
12	Holter en Reid (1959)	r	hooi	$1,367 \log X - 0,0234X - 0,580$	0,95	26	7-24
13		s	hooi	$1,048 \log X - 0,0185X - 0,256$	0,96	27	7-27
14	Holter en Reid (1959)	r	groenvoerders	$1,554 \log X - 0,277X - 0,697$	0,94	361	2-28
15	Van Niekerk et al. (1967)	r + s	algemeen	$0,9564 - 3,43/X$	0,92	107	3-25
16	Moran en Vercoe (1972)	r	ruwvoer	$0,8678 - 3,03/X$	0,928	116	
17	Paquay et al. (1974)	r	algemeen	$0,886 - 3,01/X$			
18	Stohman (1869)			$X/(1 + s/9X)$			
19	Huisman (1946)	s	gras	$0,939X - 3,46$		161	7-32, X in os
20		s	hooi	$0,837X - 3,13$		142	5-22, X in os
21		s	algemeen	$0,927X - 3,90$		430	0-58, X in os
22	Blaxter en Mitchell (1948)	s	hooi	$0,788X - 2,942$		29	5-15
23		s	luzernehooi	$0,881X - 2,860$		52	10-23
24		s	gras	$0,931X - 2,728$		76	7-29
25	Reid (1952) (zie nr. 12)	r	groenvoerders	$0,946X - 3,52$		19	11-20
26	Dijkstra (1954)	s	vers gras ⁵	$0,954X - 3,55$		15	15-20
27		s	gedroogd gras ⁶	$0,955X - 4,23$			

s = (os % - te %)

28	Holter en Reid (1959)	r + s	hooi en groenvoerders	0,929X-3,48	0,995	79	7-27
29		r	hooi	0,919X-3,62	0,989	26	7-17
30		s	hooi	0,867X-2,56	0,995	26	7-24
31		r	groenvoerders	0,948X-3,60	0,997	27	7-27
32	Elliott en Fokkema (1960)	r	algemeen	0,855X-2,863	0,972	388	3-24
33		s	algemeen	0,906X-3,289	0,975	895	3-30
34	Elliott en Topps (1963)	r	ruw- en krachtvoer ⁷	0,756X-2,29	0,975	24	5-11
35	Dijkstra (1966)	s	groenvoerders	0,962X-4,013	0,995	307	4-40, X in os
36	Anderson en Lamb (1967)	s	vm. hooirantsoenen ⁸	0,854X-2,13	0,97	613	
37		s	bepaalde voeding ⁹	0,868X-2,16	0,96	206	
38		s	ad libitum voeding	0,896X-3,05	0,96	407	
39	Van Niekerk et al. (1967)	r + s	algemeen	0,940X-3,26	0,994	361	2-28
40	Lofgreen (1968) (zie Preston, 1972)						
41	Robinson en Stewart (1968)	r	hooi + krachtvoer	0,877X-2,64	0,999	7	3-9
42		s	hooi + krachtvoer	0,832X-1,58	0,997	12	1-12
43	Jentsch et al. (1969b)	r		0,865X-2,21		12	10-33
44		s		0,963X-3,875		12	10-33
45	Paquay et al. (1974)	r	algemeen	0,983X-3,43	0,982	116	
46	Stallcup et al. (1975)	r	ruwvoerders	0,90X-3,1	0,91	68	
				0,902X-3,65			

¹ roughage

² hay

³ greenfodder

⁴ general

⁵ fresh grass

⁶ dried grass

⁷ concentrates

⁸ mainly hayrations

⁹ restricted feeding

lineair verband van het re-gehalte met het vre-gehalte, maar niet met de verteerbaarheid. De door FRENCH C.S. ontwikkelde formule wijkt af van dit lineaire verband waardoor de resultaten niet additief zijn. Het is echter mogelijk uit de door hen gebruikte gegevens een passende formule te berekenen die wel overeenkomt met additiviteit. Het zwakke punt in hun bewijsvoering is hierin gelegen dat zij aannemen dat hun formule bij alle eiwitgehalten volledig juist is. Elke afwijking in hun formule komt tot uiting als een onjuistheid in de verteerbaarheid van het supplement en dit des te meer naarmate de hoeveelheid eiwit in het supplement kleiner is. In hun voorbeelden gebruiken de auteurs o.a. rantsoenen waarbij 2 resp. 6% van het eiwit uit het supplement komt. Een kleine afwijking van hun formule resulteert dan in een grote fout in het supplement.

Ook PRESTON (1971) heeft weinig vertrouwen in de vre-gehalten vermeld in voedertabellen: 'Any of the various equations for estimating the DP content of the total rations are much more accurate than the weighted sum of the DP values of the individual feeds used in the ration'. Preston illustreert dit in een tabel waarin hij bij 4 rantsoenen met een verschillend eiwitgehalte verschillen van 10-20 eenheden toont tussen de gevonden en berekende verteerbaarheden enerzijds en de verteerbaarheid van de verschillende voedermiddelen in de NRC voedertabel voor schapen anderzijds. Hoewel de door PRESTON gevonden verschillen met de NRC-tabel evident zijn lijkt het niet juist de gegevens voor alle individuele voedermiddelen in alle voedertabellen te veroordelen. Immers zowel de formules voor de berekening van de verteerbaarheid als de verteerbaarheden in de voedermiddelentabellen berusten gewoonlijk op de resultaten van verteringsproeven.

PAQUAY et al. (1974) staan gereserveerd tegenover vre-gehalten vermeld op de label van mengvoeders en zijn van mening dat het gebruik van hun vergelijking: $0,9X - 3,1$, waarbij $X = \%re$, een veel nauwkeuriger schatting geeft van het werkelijke vre-gehalte daar het vre-gehalte niet afhangt van de aard van de in het rantsoen opgenomen voedermiddelen, maar van het totaal eiwitgehalte van het gehele rantsoen. Als voorbeeld geven zij een krachtvoer met 20% ruw eiwit. Volgens de label zou het vre-gehalte 18,1% moeten bedragen. In een verschilproef met koeien vonden zij echter slechts gehalten van 10,6-12,2% vre.

Indien de door PAQUAY c.s. gevonden proefuitkomsten juist zijn kan men ermee aantonen dat het gehalte op de label onjuist was. Het gevonden resultaat komt echter evenmin overeen met het berekende resultaat van hun formules, te weten 14,9% vre.

Het lijkt mij juist de vre-gehalten in voedertabellen te baseren op verteringsproeven met individuele voedermiddelen. Deze proeven dienen dan wel op de juiste wijze te worden uitgevoerd en verwerkt. Bij verschilproeven moet de hoeveelheid eiwit in het supplement voldoende groot zijn. Het eiwitgehalte in het rantsoen moet niet al te laag zijn. Negatieve vre-gehalten dienen eveneens in de tabel te worden opgenomen en niet gelijk gesteld te worden aan nul. Vre-gehalten (%) die minder dan 3 eenheden verschillen van het re-gehalte (%) moeten als verdacht worden beschouwd. De berekening van het vre-gehalte door middel van een formule kan zeer nuttig zijn bij het opsporen van afwijkende

Tabel 11. Het vre-gehalte, berekend uit het re-gehalte, gebruikmakend van enkele formules uit tabel 10.

Table 11. The digestible crude protein content, calculated from the crude protein content, using some formulas from table 10.

formule nummer	r = rundvee cattle s = schapen sheep	re-gehalte in de ds. I_{XP}/I_T , %							
		2	6	10	14	18	22	26	30
		vre-gehalte in de ds. D_{XP}/I_T , %							
10	r + s	0,1	2,4	5,5	9,1	13,1	17,4	21,9	26,5
28	r + s	-1,6	2,1	5,8	9,5	13,2	17,0	20,7	24,4
39	r + s	-1,4	2,4	6,1	9,9	13,7	17,4	21,2	24,9
19	s	-1,6	2,2	5,9	9,7	13,4	17,2	21,0	24,7
20	s	-1,5	1,9	5,2	8,6	11,9	15,3	18,6	22,0
21	s	-2,0	1,7	5,4	9,1	12,8	16,5	20,2	23,9
25	r	-1,6	2,2	5,9	9,7	13,5	17,3	21,1	24,9
16	r	-1,3	2,2	5,6	9,1	12,6	16,1	19,5	23,0
45	r	-1,3	2,3	5,9	9,5	13,1	16,7	20,3	23,9
32	r	-1,2	2,3	5,7	9,1	12,5	15,9	19,4	22,8
33	s	-1,5	2,1	5,8	9,4	13,0	16,6	20,3	23,9
5	r	0,0	2,1	5,6	9,3	13,3	17,6	22,1	26,8
6	s	0,0	2,6	6,0	9,5	13,2	17,0	21,1	25,2
7	r	0,0	2,1	5,5	9,0	12,8	16,8	21,0	25,4
8	s	0,0	2,5	5,8	9,2	12,7	16,3	20,1	24,1
29	r	-1,8	1,9	5,6	9,2	12,9	16,6	20,3	24,0
30	s	-0,8	2,6	6,1	9,6	13,0	16,5	20,0	23,5
37	s (-)	-0,4	3,0	6,5	10,0	13,5	16,9	20,4	23,9
38	s (+)	-1,3	2,3	5,9	9,5	13,1	16,7	20,2	23,8

(-) beperkte voeding, *restricted feeding*

(+) ad libitum voeding, *ad libitum feeding*

resultaten, daar de formules het te verwachten resultaat weergeven. Tabel 11 vermeldt vre-gehalten berekend met enkele formules uit tabel 10.

3.10.2.1. De invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid van het eiwit

Indien het voederniveau de verteerbaarheid van het eiwit beïnvloedt is dit van belang voor de eiwitvoorziening. Het vre-gehalte van een rantsoen wordt gewoonlijk gebaseerd op gegevens uit de voedertabellen. Deze gegevens zijn echter meestal gebaseerd op de resultaten van verteringsproeven die worden uitgevoerd op een voederniveau ongeveer gelijk aan het onderhoudsniveau. Als de verteerbaarheid van het eiwit in het voer lager is bij een hoog voederniveau betekent dit dat het dier in feite minder verteerbaar eiwit opneemt dan overeenkomt met het aangenomen gehalte in het rantsoen.

Het voederniveau wordt meestal uitgedrukt als een veelvoud van de behoefte

Tabel 12. De invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid van het eiwit (zie Anderson en Lamb, 1967).

Table 12. The influence of feeding level on the digestibility of protein (see Anderson and Lamb, 1967).

voederniveau <i>feeding level</i>	n	vergelijking <i>equation</i>	r	verteringscoëfficiënt en eiwitgehalte <i>digestion coefficient and protein content</i>		
beperkt, <i>restricted</i>	206	0,868X-2,16	0,96	d ₁₀ = 65,2	d ₁₅ = 72,4	d ₂₀ = 76,0
ad libitum	407	0,896X-3,05	0,96	59,1	69,3	74,4
verschil in verteerbaarheid, <i>difference in digestibility</i>				6,1	3,1	1,6

Tabel 13. De invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid van het eiwit (uit Ekern, 1972).

Table 13. The influence of feeding level on the digestibility of protein (from Ekern, 1972).

hoeveelheid ruwvoer	voederniveau <i>feeding level</i>		verteerbaarheid <i>digestibility</i>		verschil in verteerbaarheid <i>difference in digestibility</i>	
	laag <i>low</i>	hoog <i>high</i>	laag <i>low</i>	hoog <i>high</i>	absoluut <i>absolute</i>	per voederniveau <i>per feeding level</i>
<i>roughage</i>						
1 veel, <i>much</i>	0,81	1,70	72,1	67,2	4,9	5,51
2 matig, <i>moderate</i>	0,85	1,61	76,5	72,5	4,0	5,33
3 weinig, <i>little</i>	0,87	1,62	78,2	72,8	5,4	7,20
4 veel, <i>much</i>	1,23	2,37	78,4	72,1	6,3	5,53
gemiddeld, <i>average</i>	0,94	1,82	76,3	71,2	5,1	5,78
SD						±3,18

aan droge stof of energie voor onderhoud. Bij een melkgevende koe van 550 kg komt de energiebehoefte voor onderhoud ongeveer overeen met die voor 10 kg melk. Bij het onderzoek naar het effect van het voederniveau op de verteerbaarheid wordt in de literatuur geen onderscheid gemaakt tussen verschillen in voederniveau bij gelijkblijvende produktie en verschillen in voederniveau bij dieren die ook in produktieniveau verschillen.

Uit verteringsproeven, waarin voornamelijk hooirantsoenen werden gebruikt, berekenden ANDERSON en LAMB (1967) een vergelijking voor het vregehalte bij beperkte voeding (ongeveer onderhoud) en ad libitum voeding (zie tabel 12). Het verschil in de berekende verteerbaarheid vormt een aanwijzing voor een invloed van het voederniveau. Dit kan men ook afleiden uit de vregehalten van tabel 11 (nr. 37 en 38).

PRESTON (1972) nam geen verschil in verteerbaarheid waar bij verhoging van

het voederniveau van 70 g ds per $W^{3/4}$ naar 88 g bij eiwitgehalten in het rantsoen van 7,6%, 11,2% en 13,4%.

Een duidelijke invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid komt naar voren in onderzoeken van EKERN (1972). Hij voerde rantsoenen met veel, matig en weinig ruwvoer op 2 voederniveaus en verkreeg de resultaten als samengevat in tabel 13.

De eerste drie proefseries werden uitgevoerd met droogstaande drachtige koeien, terwijl de vierde werd verricht met melkgevende koeien. De resultaten van de eerste drie proefseries hebben dus betrekking op verschillen in voederniveau bij dieren met eenzelfde produktieniveau.

Ook REID et al. (1966) zijn van mening dat de schijnbare verteerbaarheid van het eiwit daalt als de melkproduktie toeneemt en dus het voederniveau wordt verhoogd. Zij rekenen met een depressie van 4% per eenheid van voederniveau. Om de gewenste hoeveelheid schijnbaar verteerd eiwit aan het dier ter beschikking te stellen moet dus steeds meer vre. bepaald op onderhoudsniveau, met het rantsoen worden opgenomen. In overeenstemming hiermee laten zij bij elke verhoging van de melkproduktie met 10 kg, de behoefte per kg melk toenemen met ongeveer 4%, d.i. ongeveer 2 g. BROSTER (1972) vermeldt hun 'bevindingen' in het 'Handbuch der Tierernährung'. REID et al. (1966) vermelden dat men verdere details kan vinden in een eerdere publicatie. In deze publicatie (MOE et al., 1965) waarin met geen woord wordt gerept over de verteerbaarheid van het eiwit is echter hun conclusie: 'The average rate of depression in the TDN value was 4% (range 3.41 to 6.22%) per increment of intake equivalent to the maintenance requirement for TDN'. De auteurs achten het blijkbaar niet te gewaagd hun conclusie zonder argumentering ook op het eiwit te betrekken.

Er zijn slechts weinig onderzoeken verricht met betrekking tot de invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid van het eiwit. Veel onderzoeken beperken zich slechts tot de verteerbaarheid van energie en/of ds (zie BROWN, 1966). De weinige resultaten wekken de indruk dat men rekening dient te houden met een verteringsdepressie van 3 tot 6 eenheden per eenheid voederniveau of tenminste 5%.

3.10.2.2. Het verschil in verteerbaarheid tussen runderen en schapen

Verschillen in verteerbaarheid tussen rundvee en schapen zijn evenals effecten ten gevolge van voederniveau van belang bij de eiwitvoorziening. De gegevens in voedertabellen zijn meestal gebaseerd op verteringsproeven met schapen. Een verschil in verteerbaarheid tussen rundvee en schapen betekent dus in feite dat het rundvee een andere hoeveelheid vre ontvangt dan de gehaltecijfers van het rantsoen aangeven. Bij het vaststellen van de vre-behoefte voor rundvee moet men er daarom steeds rekening mee houden dat de voorziening geschiedt met vre-gegevens afkomstig van schapen. Zonodig dient men voor dit verschil te corrigeren.

FORBES (1950) ontwikkelde formules ter berekening van de verteerbaarheid van rantsoenen voor rundvee en schapen uit eigen gegevens en gegevens uit de voedertabel (zie tabel 10 en 11 nr. 5 en 6 resp. 7 en 8). Deze formules geven een aanwijzing dat het eiwit in ruwvoerders met een laag eiwitgehalte beter wordt verteerd door schapen dan door rundvee (zie tabel 11).

Eenzelfde trend is ook waar te nemen in de resultaten van HOLTER en REID (1959). De gemiddelde verteerbaarheid van de hooirantsoenen lag 5,4 eenheden hoger bij de schapen. Dit resultaat wordt echter gedeeltelijk veroorzaakt door een hoger gemiddeld eiwitgehalte van de hooirantsoenen. De verteerbaarheid berekend uit de ontwikkelde regressievergelijkingen is tot een eiwitgehalte van 20% hoger voor schapen: 5,4 eenheden bij 10% en 1,8 eenheden bij 15% ruw eiwit in het rantsoen (zie tabel 11, nr. 29 en 30).

Ook de vergelijkingen ontwikkeld door ELLIOTT en FOKKEMA (1960) vormen een aanwijzing dat het eiwit beter wordt verteerd door schapen dan door rundvee (zie tabel 11, nr. 32/33).

Aan het Oskar-Kellner Instituut werden een viertal proefseries uitgevoerd ter bepaling van het verschil in verteringscapaciteit tussen ossen en schapen (SCHIE-MANN et al. 1968; JENTSCH et al. 1969a). In de opeenvolgende proefseries, uitgevoerd met 24 resp. 6 en 6 rantsoenen, vond men een gemiddeld verschil van 3,9 resp. 5,1 en 4,6 eenheden in verteerbaarheid van het eiwit ten gunste van de schapen. Het eiwitgehalte in de rantsoenen, 8-19%, 15-20% en 10-34%, had geen merkbare invloed op de grootte van de verschillen. Het voederniveau van de schapen was gelijk of hoger dan dat van de ossen. De ammoniakgehalten in de pensvloei-stof lagen bij de schapen duidelijk hoger dan bij de ossen. De auteurs veronderstellen dat de eiwitafbraak in de pens groter is bij het schaap.

In verteringsproeven met enkelvoudige ruwvoedermiddelen vonden SCHIE-MANN et al. (1971) een verschil van gemiddeld 7 eenheden. Dit komt goed over-

Tabel 14. Het verschil in verteerbaarheid van het eiwit tussen rundvee en schapen (Schiemann et al., 1971).

Table 14. The difference in digestibility of protein between cattle and sheep (Schiemann et al., 1971).

	diersoort	aantal proeven	aantal rantsoenen	ruw eiwit gehalte	verteringscoëfficiënt	
	<i>animal species</i>	<i>number of experiments</i>	<i>number of rations</i>	<i>crude protein content</i>	spreiding	gemiddelde
					<i>range</i>	<i>average</i>
rantsoenen	rund, <i>cattle</i>	543	92	9-33	31-84	68.4
rations	schaap, <i>sheep</i>	431	81	9-34	32-88	74.5
krachtvoeder-						
middelen	rund, <i>cattle</i>	60	13	10-57		83.8
concentrates	schaap, <i>sheep</i>	52	12	10-57		84.1

een met het verschil van 6,1 eenheid in proeven met een groot aantal rantsoenen zoals weergegeven in tabel 14. In verteringsproeven met krachtvoerdmiddelen was er echter nauwelijks een verschil tussen rund en schaaap.

DIJKSTRA et al. (1962) vonden in een vergelijkend onderzoek tussen koeien en schapen met rantsoenen bestaande uit hooi en hooi met silage nauwelijks een verschil in verteerbaarheid van het eiwit. De gevonden verteerbaarheden voor koeien en schapen bedroegen voor het hooi 58,1 en 59,8% en voor de silage 60,6 en 61,4%.

De gevonden verschillen in verteerbaarheid tussen runderen en schapen lopen uiteen van 0 tot 7 eenheden. Het is aannemelijk rekening te houden met een verschil van ongeveer 5 eenheden of 8%.

3.10.3. De eiwitbehoefte voor onderhoud en produktie

Het is van belang te weten of de met het rantsoen opgenomen hoeveelheid verteerbaar ruw eiwit een directe maatstaf vormt voor de in het bloed opgenomen hoeveelheid aminozuren waarmee het dier in zijn behoefte kan voorzien. Indien dit het geval is mag men verwachten dat de behoefte, gebaseerd op de som van de afzonderlijke factoren, ongeveer overeenkomt met de in de praktijk gehanteerde behoeftenormen uitgedrukt in vre die gebaseerd zijn op voederproeven.

Tabel 15 geeft een schatting van de vre-behoefte voor onderhoud en produktie, berekend met behulp van de eerder afgeleide formule (zie tabel 7 nr. 46 en 47).

De formule kan worden gesplitst in een deel voor onderhoud ($D_{N, m, req}$) en een deel voor produktie ($D_{N, p, req}$).

$$D_{N, m, req} = (U_{N, end} + F_{N, met, m} + S_N)/e_N - F_{N, met, m} \quad (55)$$

$$= (U_{N, end} + S_N)/e_N + (1/e_N - 1) F_{N, met, m} \quad (56)$$

$$D_{N, p, req} = (L_N + F_{N, met, p})/e_N - F_{N, met, p} \quad (57)$$

$$= L_N/e_N + (1/e_N - 1) F_{N, met, p} \quad (58)$$

Bij de berekening werd geen rekening gehouden met het verschil in verteerbaarheid tussen koeien en schapen en de invloed van het voederniveau, terwijl werd aangenomen dat de MFN geheel van endogene oorsprong is. De berekening werd uitgevoerd op een wijze zoals deze eerder door VAN ES (1972) werd toegepast voor de bepaling van de eiwitbehoefte voor onderhoud van verschillende diersoorten.

De uitgangspunten zijn:

- de efficiëntie van de eiwitbenutting (e_N) varieert van 0,6 tot 0,8,
- de onderhoudsbehoefte voor een koe van 550 kg bedraagt $115 \cdot 550^{3/4} = 13060$ kcal beschikbare energie (M_E) per dag,
- het bruto-energiegehalte van het rantsoen is 4,5 kcal per g,

Tabel 15. Een schatting van de behoefte aan schijnbaar en werkelijk verteerd eiwit voor onderhoud (550 kg) en melkproductie, berekend volgens de factoriële methode.
Table 15. An estimation of the requirement for apparently and truly digestible protein for maintenance (550 kg) and milk production, calculated by the factorial method.

		behoefte voor requirement for									
		onderhoud maintenance					melkproductie production				
		schijnbaar verteerd eiwit DXP ter voorziening in for the supply of		werkelijk verteerd eiwit DXP, tr I _T		ds	schijnbaar verteerd eiwit DXP ter voorziening in for the supply of		werkelijk verteerd eiwit DXP, tr I _T		ds
e _N	q	U _{N, end} + S _N g	F _{N, met} g	totaal g	totaal g	kg	L _N g	F _{N, met} g	totaal g	totaal g	kg
0,6	0,4	142	151	293	520	7,26	57	14	71	93	0,69
	0,5	142	121	263	444	5,80	57	12	68	86	0,56
	0,6	142	101	243	394	4,84	57	10	66	81	0,46
	0,7	142	86	228	358	4,15	57	8	65	77	0,40
	0,8	142	76	218	331	3,63	57	7	64	75	0,35
0,7	0,4	122	97	219	446	7,26	49	9	58	80	0,69
	0,5	122	78	199	381	5,80	49	7	56	73	0,56
	0,6	122	65	186	338	4,84	49	6	55	69	0,46
	0,7	122	56	177	307	4,15	49	5	54	66	0,40
	0,8	122	49	170	284	3,63	49	5	53	64	0,35
0,8	0,4	106	57	163	390	7,26	43	5	48	70	0,69
	0,5	106	45	152	333	5,80	43	4	47	64	0,56
	0,6	106	38	144	295	4,84	43	4	46	61	0,46
	0,7	106	32	139	268	4,15	43	3	46	58	0,40
	0,8	106	28	135	248	3,63	43	3	45	56	0,35
normen in verschillende landen ¹ standards in different countries ¹											
Nederland, <i>Netherlands</i> ²											
W-Duitsland, <i>W-Germany</i> ³											
O-Duitsland, <i>E-Germany</i> ⁴											
Gr. Brittannië, <i>G. Britain</i> ⁵											
Polen, <i>Poland</i> ⁶											
Noorwegen, <i>Norway</i> ⁷											
U.S.A. ⁸											

¹ bij een lichaamsgewicht van 550 kg en een melk vetgehalte van 4%
at a body weight of 550 kg and a milk fat content of 4%

² Centraal Veevoederbureau, 1975
de voorziening mag 10% naar beneden afwijken
the supply can be up to 10% less

³ D.L.G., 1968

- het M_E -gehalte in de bruto-energie (q) in de rantsoenen ligt tussen 0,4 en 0,8
- de energiebehoefte voor de productie van 1 kg melk bedraagt 1250 kcal M_E ,
- $U_N, \text{end} = 0,10 W^{3/4}$
- $S_N = 0,02 W^{3/4}$
- $F_N, \text{met} = 5 \text{ g per kg ds}$
- $L_N = 34/6,25 = 5,44 \text{ g per kg melk.}$

De droge stof behoefte bedraagt voor onderhoud $13060/(q * 4500) = 2,90/q \text{ kg}$ en voor productie $1250/(q * 4500) = 0,278/q \text{ kg per kg melk.}$

Uit de tabel 15 komt duidelijk naar voren dat de berekende onderhoudsbehoefte aanzienlijk lager is dan de in ons land gehanteerde norm. Minder duidelijk is het verschil bij de berekende behoefte voor de productie van melk. Men moet er echter rekening mee houden dat de voorziening t.b.v. de melkproductie voornamelijk plaatsvindt door middel van krachtvoer. Daar krachtvoer een hoog M_E -gehalte heeft zijn vooral de q-waarden 0,7 en 0,8 relevant. Bij een efficiëntie van 60% komen de laagste waarden ongeveer overeen met de CVB-norm. bij 70% zijn ze echter reeds aanzienlijk lager.

Uit de vergelijking van de berekende vre-behoefte met de gehanteerde behoeftenormen in de verschillende landen kan men geenszins concluderen dat de beide benaderingswijzen tot overeenkomende resultaten leiden.

Dat de hoeveelheid vre in sommige gevallen aanzienlijk verschilt van de hoeveelheid aminozuren die in het bloed moet worden opgenomen heeft ons overigens niet te bevreemden. De eiwitafbraak en eiwitsynthese in de pens oefenen immers grote invloed uit op de hoeveelheid aminozuren die het duodenum bereiken. Anderzijds wordt de hoeveelheid vre ook nog beïnvloed door de processen in de dikke darm.

Als de hoeveelheid vre geen goede maatstaf vormt voor het vaststellen van de absolute hoeveelheid eiwit die het duodenum bereikt betekent dit niet dat het vre dan ook geen goede basis zou zijn voor het uitdrukken van de behoefte en de voorziening. De huidige normen zijn gebaseerd op praktische voederproeven. Men heeft de behoefte vastgesteld op grond van de feitelijk verstrekte hoeveelheid vre. De voorziening en de behoefte zijn aldus met elkaar in overeenstemming gebracht. Een voorziening op basis van vre geeft waarschijnlijk goede resultaten bij rantsoenen die goed overeenkomen met de rantsoenen

⁴ Schiemann et al., 1971 b

⁵ Evans, 1960

de behoefte is uitgedrukt in eiwit-equivalent (PE):
the requirement is expressed in protein equivalents (PE):
 $PE = (\text{verteerbaar ruw eiwit} + \text{verteerbaar werkelijk eiwit})/2$
(digestible crude protein + digestible true protein)/2

⁶ PWRiL, 1970, afhankelijk van het eiwitgehalte: 3,1 - 3,4%
dependent from the protein content: 3,1 - 3,4%

⁷ Breirem, 1972 (zie Ekern, 1973)
 een minimumvoorziening van 45 g/kg melk bij een hoge eiwit-prijs
a minimum supply of 45 g/kg at high protein prices

⁸ NRC, 1971

4. LITERATUUR OVER DE GLUCONEOGENESE UIT AMINOZUREN

4.1. INLEIDING

Indien de energievoorziening uit de eiwitvrije bestanddelen van het voer onvoldoende is zal het dier aminozuren desamineren of lichaamsvet afbreken om in de energiebehoefte te voorzien. De C-rest van het aminozuur wordt dan gebruikt als energiebron.

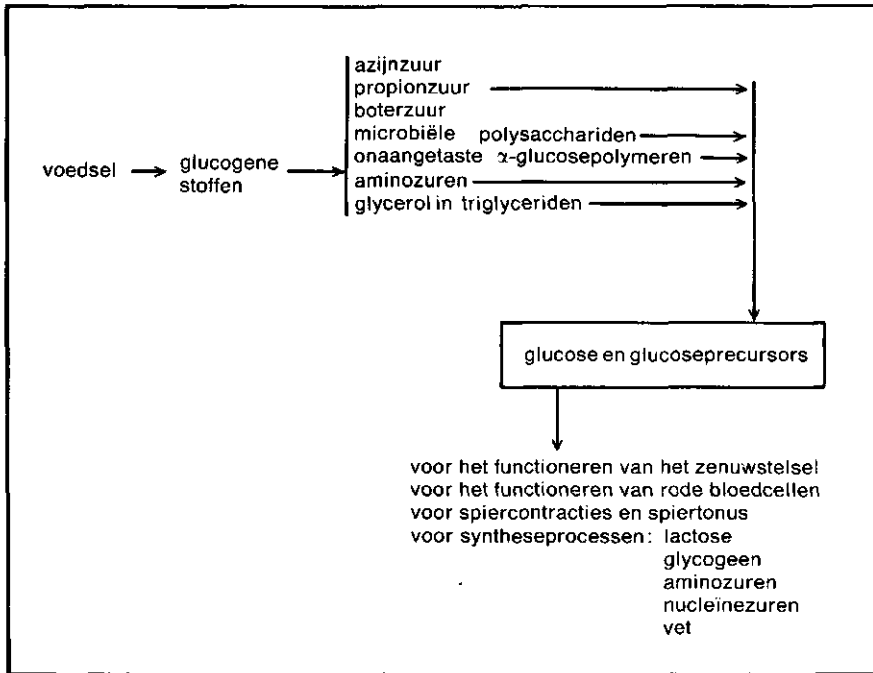
Een andere situatie is die, waarbij uit het verstrekte voer onvoldoende suikers worden geresorbeerd om in de glucosebehoefte te voorzien. In dat geval ontstaat dus een tekort, waarin moet worden voorzien door de vorming van glucose uit andere stoffen.

Eénmagigen kunnen met hun verteringsenzymen de meeste koolhydraten uit het voedsel afbreken tot monosacchariden. Een belangrijke uitzondering hierop vormen cellulose en andere celwandbestanddelen. De monosacchariden kunnen in de dunne darm worden geresorbeerd en vallen dus niet ten deel aan een microbiële fermentatie. Een toereikende voorziening met verteerbare koolhydraten in het voedsel verzekert hier een voldoende voorziening van het dier met de nodige glucose.

De herkauwer verkeert wat zijn glucosevoorziening betreft in een ongunstiger positie dan de eenmagige, omdat slechts kleine hoeveelheden glucose en/of glucosepolymeren de darm bereiken:

1. Een gedeelte zal aan de fermentatie in de voormagen ontsnappen en onaangetast het duodenum bereiken. De hoeveelheid zetmeel en suiker die op deze wijze het duodenum bereikt kan sterk variëren, maar bedraagt zelden meer dan 25% van de verstrekte hoeveelheid.
2. Een ander, doch eveneens klein gedeelte van de koolhydraten wordt in de voormagen omgezet in microbiële polysacchariden en kan opgeslagen in de microben het duodenum bereiken.
3. Het grootste deel wordt onderworpen aan een fermentatie in de pens, waarbij de koolhydraten voornamelijk worden omgezet in azijnzuur, propionzuur en boterzuur.

Figuur 8 geeft een overzicht van het lot van de glucogene stoffen in het voedsel van de herkauwer. Slechts een gedeelte van deze stoffen kan benut worden als glucose in de fysiologische processen in het lichaam. De figuur laat zien dat aminozuren benut kunnen worden voor de vorming van glucose, indien er onvoldoende andere glucoseprecursors aanwezig zijn of als er een overmaat aan glucogene aminozuren is. De aanwezigheid van glucose of zijn precursors hangt in het bijzonder af van de hoeveelheid glucose die geresorbeerd wordt uit het darmkanaal en de hoeveelheid propionzuur die in de pens gevormd wordt.



Figuur 8. Het lot van de glucogene stoffen in het voedsel van de herkauwer.
 Figure 8. The fate of the glucogenic components in the ration of the ruminant.

4.2. DE GLUCOSEVOORZIENING

4.2.1. De hoeveelheid α -glucosepolymeren in het duodenum

Diverse onderzoeken werden uitgevoerd om na te gaan hoeveel koolhydraten in het duodenum konden worden teruggevonden in vergelijking met de opgenomen hoeveelheid. De relevante koolhydraten worden meestal aangeduid met de naam zetmeel of α -glucosepolymeren. Voor de bepaling hiervan gaat men uit van diverse analysemethoden, waardoor de resultaten niet geheel vergelijkbaar behoeven te zijn. In hoofdzaak kan men de bepaling indelen in een directe en een indirecte methode. Bij de meest gebruikte directe analysemethode (de Anthrone-methode) wordt het zetmeel gekleurd met anthrone, waarna men de intensiteit van de kleuring bepaalt. Bij de indirecte methode onderwerpt men het zetmeel aan een enzymatische hydrolyse, waarna het gehalte aan glucose wordt bepaald. In sommige gevallen worden de mono- en disacchariden vóór de hydrolyse verwijderd, zodat zij niet in de resulterende concentratie zijn opgenomen. Ondanks de verschillen tussen de analysemethoden zal het resultaat van de analyse in het hiernavolgende steeds worden aangeduid met zetmeel of α -glucosepolymeren. Bovendien kunnen de gebruikte

Tabel 16. Resultaten van onderzoeken waarin de hoeveelheid zetmeel in de lebmaag of in het duodenum werd gemeten.
 Table 16. Results of experiments in which the quantity of starch in abomasum or duodenum was measured.

referentie	diersoort ¹	voornaamste rantsoenbestanddelen ²	analyse methode en indicator	opgenomen voer of ds (+) ³ kg/dag	opgenomen zetmeel ⁴ g/dag	zetmeel in lebmaag/ duodenum ⁵ g/dag	resterend na voormagen ⁶ %
Weller en Gray (1954)	schapen	luzerne hooi 800 g	EL	0,8	3	1	38
		tarwehooi 800 g		0,8	21	2	10
		tarwehooi 600 g		0,6	41	4	9
		tarwehooi 800 g + tarwehooi 600 g + aardappels 200 g		0,8	42	4	10
Tucker et al. (1966)	schapen	mais 20%, gemalen	AC	0,8	148	8	5
		mais 40%, gemalen		0,9	172	38	22
		mais 60%, gemalen		326	120	36	
		mais 80%, gemalen		462	144	30	
		mais 20%, luzernehooi 76% ⁷		580	130	20	
Tucker et al. (1968)	schapen	mais 20%, luzernehooi 76% ⁷	AC	0,9	172	36	21
		mais 40%, luzernehooi 53%		326	97	30	
		mais 60%, luzernehooi 31%		460	142	31	
		mais 80%, luzernehooi 8%		576	144	25	
Topps et al. (1968)	schapen	krachtvoer met 85% gerst, hooi ⁸	AEC	0,55*	304	12	4
		0,55*		298	23	8	
		0,74*		34	9	26	
		0,74*		34	6	19	
		1,69*		921	50	5	
		2,54*		1382	65	5	
		2,35*		1321	54	4	
		3,05*		1713	77	4	
		3,19*		142	44	31	
		2,34*		114	40	35	
Karr et al. (1966)	ossen	mais 20%, luzernehooi 76%	AC	5,5	1002	357	36
		mais 40%, luzernehooi 53%		—	946	149	16
		—		5,5	1948	542	27
—	—	1655	472	28			

mais 60%, luzernehooi 31%			5,1	2438	778	33
mais 80%, luzernehooi 8%			4,3	2550	914	36
hooi 900 g	schapen	McRae en Armstrong (1969)	3,0	2684	982	37
hooi 600 g + gerst 300 g			0,74*	3155	1190	38
hooi 300 g + gerst 600 g			0,75*	16	3	18
gerst 900 g			0,75*	190	18	9
gerst 600 g			0,75*	357	27	7
hooi 300 g + mais 600 g			0,49*	532	43	8
hooi 240 g + mais 470 g			0,78*	347	28	8
gerst 1050 g			0,62*	401	40	10
gerst 1050 g			0,62*	317	34	11
80% geplette gerst			0,85*	603	19	3
48% gepl. gerst + 40% gehakseld, gedr. gras	lammeren, 7 weken	Orskov en Fraser (1968)	0,86*	613	32	5
80% gemalen gerst			ad lib.			8
50% geplette gerst + 30% maltose			70%			4
hooi 450 g + krachtvoer 150 g	schapen	Sutton en Nicholson (1968)	0,60	45	6	12
hooi 90 g + krachtvoer 150 g + maisvlokken 200 g			0,44	168	7	4
hooi 160 g + krachtvoer 150 g + maisvlokken 500 g			0,81	363	20	5
hooi 230 g + krachtvoer 150 g + maisvlokken 850 g			1,23	579	34	6
hooi 6700 g	koeten	Gaillard en Van 't Klooster (1973)		1687	504	30
hooi 2800 g				480	98	20
krachtvoer 3500 g				199	72	36
cellulose 3000 g						
gras 11000 g						

(Vervolg tabel 16)

referentie	diersoort ¹	voornaamste rantsoenbestanddelen ²	analyse- methode en indicator	opgenomen voer of ds (*) ³ kg/dag	opgenomen zetmeel ⁴ g/dag	zetmeel in lebmaag/ duodenum ⁵ g/dag	resterend na voormagen ⁶ %
Van 't Klooster en Gaillard (1976)	koeien	hooi + krachtvoer	ECP		1584	146	9
		hooi + krachtvoer			1596	239	15
		hooi 7,8 kg. krachtvoer 7,6 kg		15,4	2469	386	16
		hooi 7,8 kg. krachtvoer 1,0 kg gras		8,8	384	48	13
Thompson en Lamming (1972)	schapen	gras		174	53	30	
		gras		145	43	30	
		gerstestro, 30% (lang) + mais 55% (gemalen)	EK	0,9	340	58	17
		gerstestro, 30% (gehakseld) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	76	22
E		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	53	16
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	54	16
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	77	23
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	56	16
A		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	78	23
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	340	52	15
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	355	30	8
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	355	27	8
L		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	355	30	9
		gerstestro, 30% (gemalen) + mais, 55% (gemalen)		0,9	355	26	7

¹ species² most important ration components³ ingested feed or dry matter (*)⁴ ingested starch⁵ starch in abomasum/duodenum⁶ recovery after the stomachs⁷ gemalen, ground⁸ gemalen en gepelleteerd, ground and pelleted

E bepaling van het glucosegehalte na enzymatische hydrolyse van het zetmeel

estimation of the glucose content after enzymatic hydrolysis of starch

A bepaling van de kleurintensiteit na kleuring van het zetmeel met anthrone

estimation of the colour intensity after staining of starch with anthrone

L indicator : lignine

C indicator : chroomoxyde

P indicator : poly-ethyleenglycol

K kwantitatieve bemonstering via een reëntrant fistel
quantitative sampling via a re-entrant fistula

methoden voor de verzameling van digesta in lebmaag of duodenum oorzaak zijn van verschillen tussen de onderzoeken, men denke hierbij aan het gebruik van T-fistels of re-entrantfistels en de toegepaste indicatoren. De gebruikte diersoort kan eveneens van invloed zijn op de verkregen resultaten evenals de structuur en de samenstelling van het rantsoen. Tabel 16 geeft een overzicht van de resultaten die verkregen werden in diverse onderzoeken.

HEALD (1951) vond dat de gemiddelde hoeveelheid glucose in de micro-organismen van de lebmaag 4-5% van de droge stof bedroeg. Hij berekende dat de totale hoeveelheid glucose die de lebmaag van de met hooi gevoerde schapen passeerde niet meer was dan 5-6g per dag.

WELLER en GRAY (1954) stelden vast dat het grootste deel van het zetmeel in de voormagen van het schaap aanwezig was in de vloeistoffase van de digesta. Een groot gedeelte ervan was aanwezig in de pensprotozoën. Een maximum van 7,8 g zetmeel passeerde de lebmaag als het rantsoen 148 g zetmeel bevatte. Bij 20-40 g zetmeel in het voer passeerde ongeveer 10%, terwijl van een rantsoen met 2,9 g zetmeel 1,1 g de lebmaag bereikte.

Een veel groter percentage van het zetmeel passeerde het duodenum in proeven van KARR et al. (1966). Zij voerden aan jonge ossen gemalen rantsoenen die voornamelijk bestonden uit luzerne hooi, mais en sojaschroot en die 19-64% zetmeel bevatten. De hoeveelheid zetmeel die de lebmaag passeerde (16-38%) steeg als het percentage zetmeel in het rantsoen toenam. De auteurs veronderstellen dat de verteringscapaciteit in de dunne darm niet onbepert is daar van de zetmeelrijke rantsoenen een aanzienlijke hoeveelheid zetmeel het ileum bereikte. Dit is in overeenstemming met de resultaten van onderzoeken van ORSKOV en FRASER (1968) en LITTLE et al. (1968).

LITTLE et al. (1968) infundeerden 200, 400 en 600 g zetmeel in de lebmaag van volwassen ossen en vonden meer zetmeel in het ileum naarmate meer werd geïnfundeerd. ORSKOV en FRASER (1968) verrichtten hun proeven met 7 weken oude lammeren die diverse rantsoenen ontvingen.

TUCKER et al. (1966, 1968) gebruikten dezelfde rantsoenen als KARR et al. (1966) in onderzoeken met schapen. Twintig tot 40% van het zetmeel ontsnapte aan de fermentatie in de pens, eenzelfde percentage als werd gevonden in het onderzoek met ossen door KARR et al. (1966). De kleinste hoeveelheid zetmeel in het rantsoen (172 g) was groter dan de grootste hoeveelheid (148 g) in het onderzoek van WELLER en GRAY (1954).

TOPPS et al. (1968a) gebruikten rantsoenen bestaande uit gemalen en gepelleteerd grashooi of gepelleteerd krachtvoer in een experiment met volwassen schapen. Van het zetmeel in de krachtvoerrantsoenen werd meestal meer dan 90% afgebroken in de voormagen, zodat minder dan 10% het duodenum bereikte. Een wat groter percentage, maar kleinere absolute hoeveelheden van het zetmeel in hooirantsoenen bereikte het duodenum. Bij beide rantsoenen werd nagenoeg alle zetmeel dat het duodenum passeerde in de dunne darm gehydrolyseerd en geresorbeerd. Ook in soortgelijke proeven met jonge ossen was de hoeveelheid zetmeel die de lebmaag passeerde klein (TOPPS et al., 1968b). Een verhoging van de krachtvoeropname had weinig effect op de hoe-

veelheid onaangetast zetmeel. De auteurs komen in een globale berekening tot de slotsom dat het geresorbeerde propionzuur een veel belangrijkere glucosebron vormt dan het zetmeel dat in de darm wordt gehydrolyseerd.

MACRAE en ARMSTRONG (1969) onderzochten de passage van α -glucosepolymeren in experimenten met schapen. Van rantsoenen met enkel gerst of waarin gerst het hoofdbestanddeel vormde bereikte gemiddeld 6% van het opgenomen zetmeel het duodenum, terwijl 10% werd teruggevonden in het duodenum bij rantsoenen met hooi en maisvlokken. Het zetmeel werd in de dunne darm nagenoeg geheel verteerd. Een overeenkomstige passage van zetmeel vonden ORSKOV en FRASER (1968) bij jonge lammeren en SUTTON en NICHOLSEN (1968) bij schapen.

De resultaten van de vermelde onderzoeken laten niet toe een duidelijke uitspraak te doen over de hoeveelheid zetmeel die het duodenum kan bereiken. De hoeveelheid α -glucosepolymeren in het duodenum, uitgedrukt als percentage van de hoeveelheid in het rantsoen, varieert van 0-40. Een hoog percentage behoeft echter niet samen te gaan met een grote hoeveelheid zetmeel. Dit blijkt duidelijk uit de resultaten van WELLER en GRAY (1954) en MACRAE en ARMSTRONG (1969). Zij vonden de hoogste percentages in de proeven met de kleinste hoeveelheid zetmeel in het rantsoen. Indien wij ons enkel richten op de schapenproeven met meer dan 50 g zetmeel in het rantsoen en de proeven met ossen met meer dan 150 g zetmeel doet zich een opvallend verschijnsel voor. Het maximale percentage zetmeel in het duodenum varieert dan van 0-11% met uitzondering van de duidelijk hogere percentages die gevonden werden door KARR et al. (1966) en TUCKER et al. (1966, 1968), variërend van 16-38%. De laatste onderzoeken werden verricht door dezelfde onderzoekers die steeds dezelfde rantsoenen gebruikten. Het is niet duidelijk waarom de resultaten van deze onderzoekers verschillen van de uitkomsten die in de overige onderzoeken werden verkregen.

THIVEND en JOURNET (1968, 1970) vonden duidelijke verschillen in de afbraak van zetmeel afkomstig van mais en gerst. Van beide soorten zetmeel bereikte resp. 15-34% en 2-8% het duodenum van ossen. Uit slachtproeven met schapen (THIVEND en VERMOREL, 1971) bleek dat zetmeel van gerst en tarwe veel sneller werd afgebroken dan zetmeel van mais en sorghum.

THOMPSON en LAMMING (1972) bestudeerden de stroom van digesta naar het duodenum bij schapen met rantsoenen waarin 30% lang, gehakseld of gemalen gerstestro was opgenomen. De resultaten laten zien dat de hoeveelheid α -glucosepolymeren in het duodenum ongeveer 20% bedroeg van de opgenomen hoeveelheid bij de rantsoenen met lang en gehakseld gerstestro. Als het stro in gemalen vorm werd verstrekt bedroeg dit percentage slechts ongeveer 8%. De auteurs zien hierin een aanwijzing dat de partikelgrootte van het ruwvoer een belangrijke invloed heeft op de hoeveelheid zetmeel in het duodenum. Het lange ruwvoer heeft een langere retentietijd in de pens hetgeen zou resulteren in een snellere passage van de kleine partikels voordat de fermentatie hiervan voltooid is. In overeenstemming hiermee veronderstellen

ook ORSKOV en FRASER (1968) dat de toevoeging van gedroogd gras in hun proeven een vergroting van de passagesnelheid van de kleinere deeltjes veroorzaakte, waardoor het percentage zetmeel in het duodenum werd verhoogd van 7,5 tot 13%. Ook THIVEND en JOURNET (1970) namen een soortgelijk effect waar. Bij toename van het krachtvoer van 25 tot 75% ontsnapte 15 tot 34% zetmeel, terwijl bij een verdere toename van het krachtvoer tot 100% dit daalde tot 19%.

Aanzienlijke hoeveelheden α -glucose polymeren in het duodenum werden waargenomen door GAILLARD en VAN 'T KLOOSTER (1973) en VAN 'T KLOOSTER en GAILLARD (1976) in onderzoeken met koeien die rantsoenen ontvingen bestaande uit vers gras of hooi en krachtvoer. Bij de krachtvoerrijke rantsoenen trof men 150 tot 500 g α -glucosepolymeren in het duodenum aan.

Er bestaat weinig overeenstemming in de resultaten van de diverse onderzoeken met betrekking tot de hoeveelheid zetmeel die het duodenum bereikt. Een deel van de variatie is wellicht het gevolg van de verschillen in de onderzoeks- en analysemethoden. Een mogelijke verklaring voor de onduidelijkheid is wellicht hierin gelegen dat bij rantsoenen met lang ruwvoer de kleine zetmeelhoudende partikels een snelle passage uit de pens vertonen. In rantsoenen met weinig of geen lang ruwvoer kan het gehele rantsoen betrokken zijn bij een wat minder snelle passage.

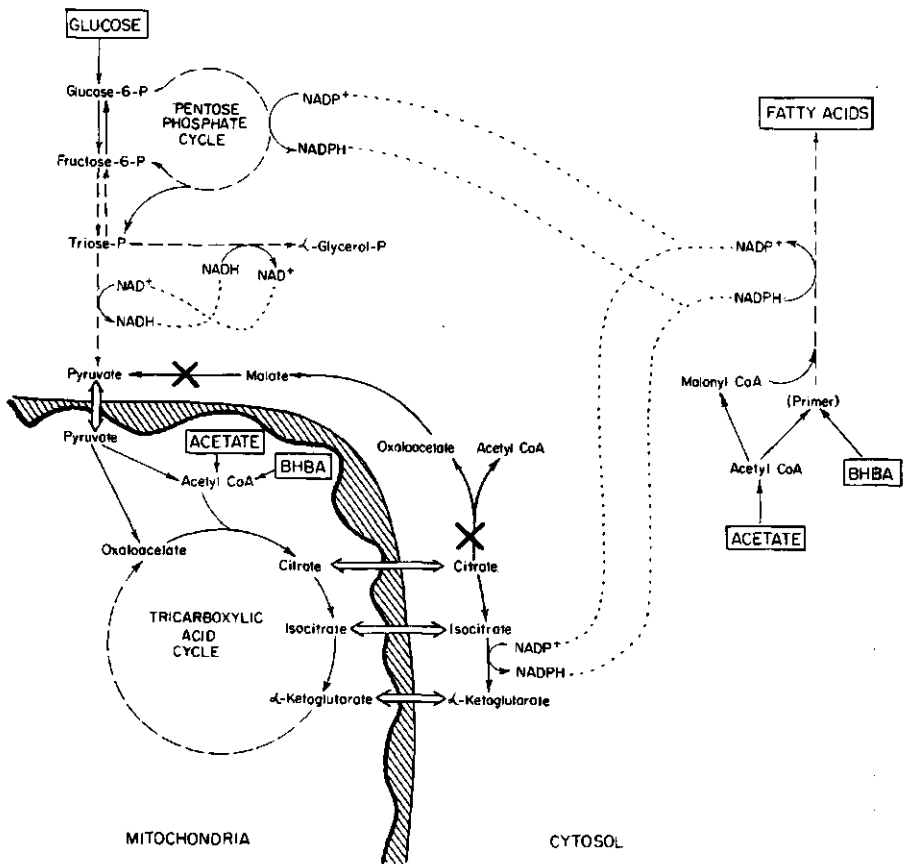
Het is zeer wel mogelijk dat er verschillen bestaan in de afbraaksnelheid van het zetmeel in de diverse voederbestanddelen. Zo neemt men wel aan dat maizetmeel minder snel wordt afgebroken dan gerstezetmeel. Ook het zetmeel in de celluloserijke bijprodukten, die veel worden opgenomen in onze krachtvoerders, worden wellicht minder snel afgebroken. In de genoemde onderzoeken werd geen aandacht besteed aan de invloed van de pH in de pens op de afbraak van het zetmeel.

Ook de opgenomen hoeveelheid voer kan van invloed zijn. Een grote behoefte aan glucose treedt in het bijzonder op bij een hoge melkproductie, een toestand waarbij tevens een hoog voederniveau vereist is. De meeste onderzoeken werden verricht bij een laag voederniveau. Men mag verwachten dat de hoeveelheid zetmeel in het duodenum noch in absolute noch in relatieve zin zal dalen bij verhoging van het voederniveau. Deze veronderstelling wordt gesteund doordat een verhoging van het voederniveau dikwijls gepaard gaat met een vergroting van het krachtvoeraandeel in het rantsoen en een grotere passagesnelheid van de digesta.

Door de grote verschillen in de proefuitkomsten is het moeilijk op grond van het voorgaande een schatting te maken van de hoeveelheid glucose die in het darmkanaal kan worden geresorbeerd.

De verwachting dat bij hoogproductieve dieren in de meeste gevallen de geresorbeerde hoeveelheid glucose meer bedraagt dan 10% van de opgenomen hoeveelheid zetmeel lijkt niet overdreven.

Indien men aan koeien die 10, 20 resp. 30 kg melk produceren een rantsoen verstrekt dat bestaat uit 7 kg hooi, dienen de dieren naast het ruwvoer nog 5, 9,5 en 14 kg krachtvoer te ontvangen. Als het zetmeelgehalte van het kracht-



Figuur 11. De wegen van de vetzinsynthese in het uierweefsel van de herkauwer. Het ontbreken van ATP-citraat lyase en NADP-malaatdehydrogenase is aangeduid met X. Uit: Bauman et al. (1973).

Figure 11. Pathways of fatty acid synthesis in ruminant mammary tissue. The lack of ATP-citrate lyase and NADP-malate dehydrogenase is indicated by X's. From: Bauman et al. (1973).

heid die nodig is voor de vetzinsynthese. BAUMAN et al. (1973) geven een duidelijk schematisch overzicht van de vetzinsynthese en de NADPH-produktie in het uierweefsel van de herkauwer zoals weergegeven in figuur 11.

Uit het voorgaande komt naar voren dat het zeer wel mogelijk is dat een groot gedeelte van de NADPH in het cytoplasma gevormd wordt met behulp van glucose. Hoewel niet alle vetzuren door het dier gesynthetiseerd behoeven te worden is het van belang te berekenen hoeveel glucose nodig is indien alle NADPH gevormd wordt in de pentosefosfaatcyclus.

Uit de samenstelling van het melkvet (WHITE et al., 1968) kan men afleiden dat voor de synthese van 1 kg vet 49 mol NADPH nodig zijn. Deze kan gevormd

Tabel 21. De berekende behoefte aan glucose bij een melkproductie van 10, 20 en 30 kg per dag.

Table 21. The calculated glucose requirement at a milk production of 10, 20 or 30 kg per day.

melkproductie, <i>milk production</i> , kg	10	20	30
glucose behoefte, <i>glucose requirement</i> , g			
onderhoud, <i>maintenance</i>	500	500	500
melkproductie, <i>production</i>	700	1400	2100
totaal, <i>total</i>	1200	1900	2600

worden uit 4,06 mol glucose of 730 g. De maximale glucosebehoefte voor de synthese van vetzuren bedraagt derhalve 73 procent van de hoeveelheid vet. Uit de berekening volgt dat de wijze waarop de NADPH gevormd wordt een grote invloed heeft op de omvang van de glucosebehoefte voor de melkproductie.

De glucosebehoefte voor onderhoud en melkproductie.

Indien de helft van de NADPH gevormd wordt ten koste van glucose en de melk 4,8% lactose en 4% vet bevat, bedraagt de glucosebehoefte voor de levering van C (in lactose en glycerol) en reducerende equivalenten (voor de vetzursynthese) respectievelijk 55,3 en 14,5 g per kg melk. Dat is samen ongeveer 70 g glucose per kg melk.

De totale behoefte bij een productie van resp. 10, 20 en 30 kg melk wordt weergegeven in tabel 21.

4.4. EEN VERGELIJKING TUSSEN GLUCOSEVOORZIENING EN GLUCOSEBEHOEFTE

Zoals blijkt uit 4.2 en 4.3 is het onmogelijk een nauwkeurige schatting te maken van de glucosevoorziening resp. -behoefte. Bij het bepalen van de voorziening moet men rekening houden met grote verschillen in de hoeveelheid glucose die geresorbeerd wordt. Daarnaast kan afhankelijk van de omstandigheden, de hoeveelheid geproduceerd propionzuur en de mate waarin deze bijdraagt aan de glucosesynthese grote verschillen vertonen.

Bij het bepalen van de glucosebehoefte rijst de vraag in hoeverre de glucosebenutting door niet-lacterende herkauwers gezien kan worden als een juiste maat voor de behoefte. De resultaten van de metingen van de glucosebenutting lopen nogal uiteen (BALLARD, 1969). De hoeveelheid glucose of glucoseprecursors die nodig is voor de inbouw in melkbestanddelen daarentegen kan vrij nauwkeurig bepaald worden. Bij de bepaling van de behoefte werd ook rekening gehouden met de eventuele behoefte aan glucose voor syntheseprocessen, anders dan de directe inbouw van C-atomen. Het is niet geheel duidelijk hoeveel glucose nodig is voor levering van de NADPH die gebruikt wordt bij de vetzursynthese.

Tabel 22. Een vergelijking van de geschatte glucose voorziening en glucose behoefte.
Table 22. A comparison of the estimated glucose supply and glucose requirement.

melkproductie, <i>milk production</i> , kg	10	20	30
glucose voorziening, <i>glucose supply</i> , g	875-1350	1375-2085	1870-2815
glucose behoefte, <i>glucose requirement</i> , g	1200	1900	2600

Tabel 22 geeft een vergelijking van de glucosevoorziening en -behoefte bij diverse produktieniveaus. Uit de tabel blijkt dat de behoefte niet gedekt wordt als de voorziening overeenkomt met de aangegeven minimale hoeveelheden. Indien het propionzuur nagenoeg geheel in glucose kan worden omgezet wordt onder de aangenomen omstandigheden voldoende glucose geresorbeerd en gesynthetiseerd om in de behoefte te voorzien.

Een vergelijking van de glucosevoorziening en glucosebehoefte kan ons dus geen duidelijke informatie geven over de vraag of ook andere stoffen dan glucose en propionzuur nodig zijn om in de behoefte te voorzien.

Om een antwoord te krijgen op deze vraag, die in het bijzonder gericht is op het gebruik van aminozuren voor de gluconeogenese, kan men ook een meer directe weg bewandelen door na te gaan welke bijdrage de C-rest van aminozuren levert in de glucosestofwisseling. In het laatste decennium is de belangstelling voor dit onderdeel van de stofwisseling van de herkauwers belangrijk toegenomen. Het onderzoek op dit terrein kan ons mogelijk nuttige informatie verschaffen over de behoefte aan aminozuren ten dienste van de glucosevoorziening.

4.5. DE GLUCONEOGENESE

De term gluconeogenese heeft betrekking op de vorming van glucose uit niet-hexose precursors. Als voornaamste bronnen voor de glucoseproductie kunnen genoemd worden:

- propionzuur, geresorbeerd uit het maagdarmkanaal,
- aminozuren, geresorbeerd uit het darmkanaal of afkomstig van de hydrolyse van eiwit in de weefsels (o.a. eiwit turnover),
- glycerol, ontstaan bij de hydrolyse van vetten,
- melkzuur, gevormd bij de anaërobe glycolyse in spieren, erythrocyten en hersenen, geresorbeerd uit de voormagen of ontstaan in het pensepitheel bij de resorptie van propionzuur.

De metabolische wegen waarlangs glucose gevormd wordt zijn niet enkel een omkering van de glycolyse. Een drietal reacties van de glycolyse zijn niet reversibel. Om deze barrières te overwinnen wordt de omgekeerde reactie mogelijk gemaakt door extra reactiemechanismen of door de aanwezigheid van speciale enzymen die deze reactie katalyseren.

In tegenstelling tot de glycolyse is de gluconeogenese beperkt tot de lever en de nieren. Volgens KREBS (1964) is de capaciteit per gewichtseenheid van de nierschors waarschijnlijk groter dan van de lever. Door het grotere gewicht van de lever is de totale capaciteit van de lever echter veel groter dan van de nierschors. Daar de bloedtoevoer en daarmee de substraatvoorziening voor lever en nier ongeveer gelijk zijn neemt KREBS aan dat de nieren een aanzienlijke bijdrage leveren in de totale gluconeogenese. BALLARD et al. (1969) geloven echter dat de gluconeogenese in de lever veel belangrijker is voor het dier daar de lever over een grotere hoeveelheid substraat beschikt, die direct afkomstig is uit het portale bloed. Dit is in overeenstemming met de latere bevindingen van BERGMAN et al. (1974) dat de bijdrage van de nieren aan de glucoseproductie onder normale omstandigheden 10% bedraagt en dat deze bij vasten kan toenemen tot 15% (zie ook BERGMAN, 1976).

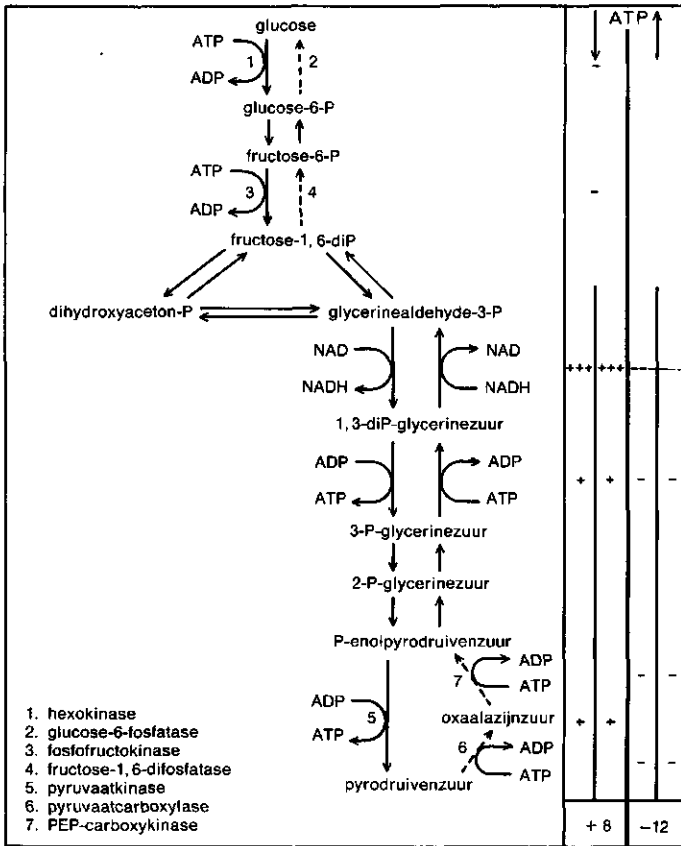
De gluconeogenese is een belangrijk proces onder omstandigheden waarbij onvoldoende glucose met het voedsel ter beschikking komt. Het lichaam kan dan zelf uit glucogene stoffen de glucose vormen, die het nodig heeft voor de energievoorziening van het zenuwstelsel, de erythrocyten en de hartspier. Verder is glucose nodig voor de vorming van aminosuikers, uronzuur en de ribose in de mono-, di- en polynucleotiden, zoals ADP, ATP, NAD, NADP, DNA en RNA. Bij de lactatie wordt vermoedelijk glucose gebruikt voor de vorming van NADPH dat dient als reduceermiddel bij de biosynthese van vetzuren. Voor de vorming van vet uit de vetzuren is glycerol vereist dat via triose-P gevormd wordt uit glucose.

Een onvoldoende glucosevoorziening kan voorkomen bij koolhydraatvrije voeding of bij vasten. Ook bij zware spierarbeid kan het lichaam een beroep doen op de gluconeogenese. Onder normale omstandigheden worden voor de energielevering in de spieren glucose en vetzuren afgebroken onder vorming van CO₂ in de citroenzuurcyclus. Bij zware spierarbeid is de O₂-voorziening in de spieren onvoldoende en wordt de anaërobe afbraak van glucose tot melkzuur gevolgd. Het melkzuur wordt naar de lever getransporteerd en vormt hier het substraat voor de gluconeogenese. Daar bij de herkauwers de resorptie van glucose beperkt is, wordt het duidelijk dat bij deze diersoort de gluconeogenese een grote rol speelt, in het bijzonder tijdens de lactatie. ARMSTRONG (1965) en McDONALD (1969) zijn van mening dat het verbruik van glucose in de intermediaire stofwisseling van de herkauwers qua grootte vergelijkbaar is met die van de eenmagigen.

De wegen waarlangs de glycolyse en gluconeogenese verlopen zijn weergegeven in figuur 12 (zie KREBS, 1964; ARMSTRONG, 1965). De figuur laat zien met welke enzymen of welke extra reacties de omkering van niet-reversibele reacties wordt mogelijk gemaakt:

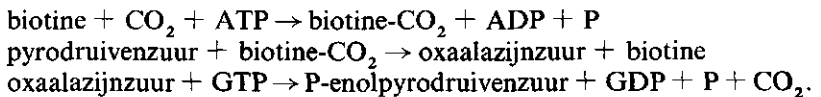
1. pyrodruivenzuur → fosfo-enolpyrodruivenzuur

De glycolysereactie levert 1 ATP. De vorming van P-enolpyrodruivenzuur (PEP) is mogelijk via twee extra reacties:



Figuur 12. De reacties van glycolyse en gluconeogenese. Van de niet reversibele reacties zijn de enzymen aangeduid. Rechts is de winst en het verlies van ATP aangegeven.

Figure 12. Reactions of glycolysis and gluconeogenesis. Only the enzymes of the irreversible reactions are given. At the right the gain and loss of ATP is indicated.



Daar een GTP/GDP overgang equivalent is aan een ATP/ADP overgang kost de terugweg in vergelijking met de glycolyse-weg 1 ATP extra.

2. fructose-1,6-diP → fructose-6-P

Het fructose-1,6-difosfatase zorgt voor de omkering van de glycolyse-reactie. Het speciale mechanisme van de omkering kost 1 ATP extra daar in de glycolyse 1 ATP nodig is, maar de gluconeogenese geen ATP levert.

3. glucose-6-P → glucose

De vorming van glucose levert geen ATP terwijl voor de vorming van glucose-6-P uit glucose wel een ATP nodig is. De omkering van deze reactie levert dus 1 ATP minder op.

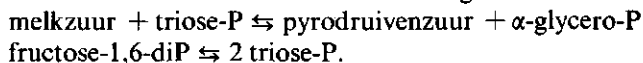
De vorming van 1 mol glucose uit 2 mol pyrodruivenzuur kost dus 4 ATP meer dan de glycolyse van glucose naar pyrodruivenzuur oplevert. De vorming van glucose uit haar precursors is dus een extra energievragend proces.

4.5.1. De regulering van de gluconeogenese

De aanwezigheid van verschillen in de reactiemechanismen van opbouw en afbraak van glucose biedt de mogelijkheid om beide wegen onafhankelijk te regelen. KREBS (1964) neemt aan dat er tenminste drie gangmakers zijn in de reacties van de gluconeogenese:

1. De omzetting van fructose-diP in fructose-6-P.

Deze reactie wordt geremd door AMP en hogere concentraties van fructose-1,6-diP, waarbij beide werkingen elkaar versterken. De remming wordt opgeheven door precursors van de gluconeogenese, zoals melkzuur, appelzuur of α -ketozen. AMP remt de vorming van fructose-6-P zodat fructose-1,6-diP in concentratie toeneemt en de remmende werking verstrekt. Door de aanwezigheid van glucogene precursors kan triose-P worden omgezet in α -glycero-P. De aanvulling van triose-P veroorzaakt een verlaging van de fructose-1,6-diP concentratie. Melkzuur stimuleert aldus de volgende reacties:



De aanwezigheid van precursors versnelt tevens de ATP-synthese waardoor de AMP-concentratie lager wordt en de remming wordt opgeheven.

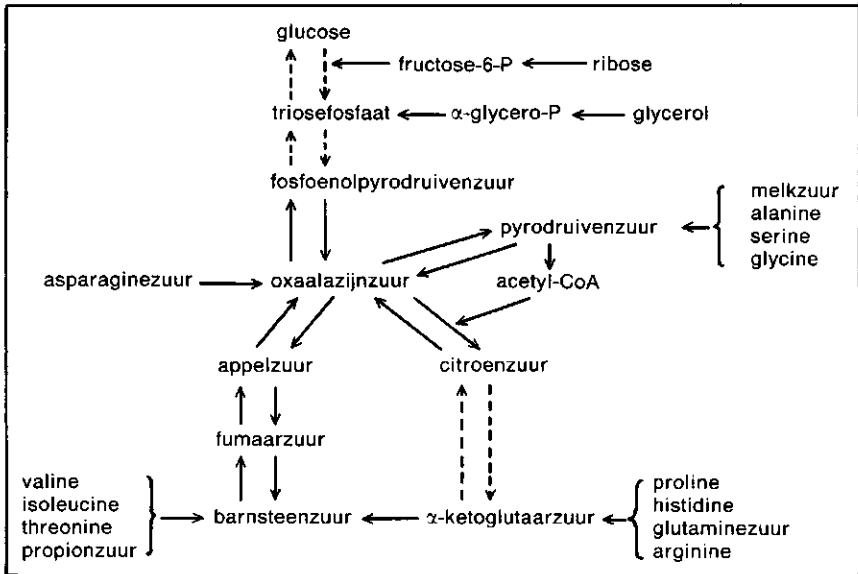
2. De vorming van oxaalazijnzuur uit pyrodruivenzuur.

De activiteit van het enzym pyrodruivenzuur-carboxylase wordt gestimuleerd door acetyl-CoA, acetoacetyl-CoA en propionyl-CoA. Een hoog gehalte aan azijnzuur, propionzuur en acetylazijnzuur veroorzaakt een verhoogd gehalte aan oxaalazijnzuur. Daar genoemde stoffen ook de gluconeogenese uit C₄-dicarbonzuren stimuleren, waarbij pyrodruivenzuurcarboxylase niet betrokken is, neemt KREBS (1964) aan dat de oxydatie van genoemde stoffen glucogene substraten kan sparen voor de gluconeogenese.

3. De eerste reactie in de reeks omzettingen van precursors in glucose.

Volgens KREBS is de gluconeogenese uit uitgangsmateriaal kleiner dan uit een daarbij behorende intermediaire stof (b.v. glutaminezuur/ α -ketoglutaarzuur, asparaginezuur/oxaalazijnzuur, melkzuur/pyrodruivenzuur).

Het pyrodruivenzuurcarboxylase regelt de gluconeogenese uit melkzuur, pyrodruivenzuur en aminozuren die bij hun afbraak pyrodruivenzuur vormen (b.v. alanine en serine). Fructosedifosfatase daarentegen regelt de gluconeogenese uit precursors die direct oxaalazijnzuur vormen zonder dat pyrodruivenzuur-carboxylase daarbij betrokken is (b.v. glutaminezuur, asparaginezuur,



Figuur 13. Wegen waarlangs glucose gesynthetiseerd wordt uit de voornaamste precursors.
Figure 13. Pathways of glucose synthesis from the most important precursors.

proline, citroenzuur en propionzuur) en die welke triosefosfaat vormen (glycerol, α -glycerofosfaat), zie ook figuur 13.

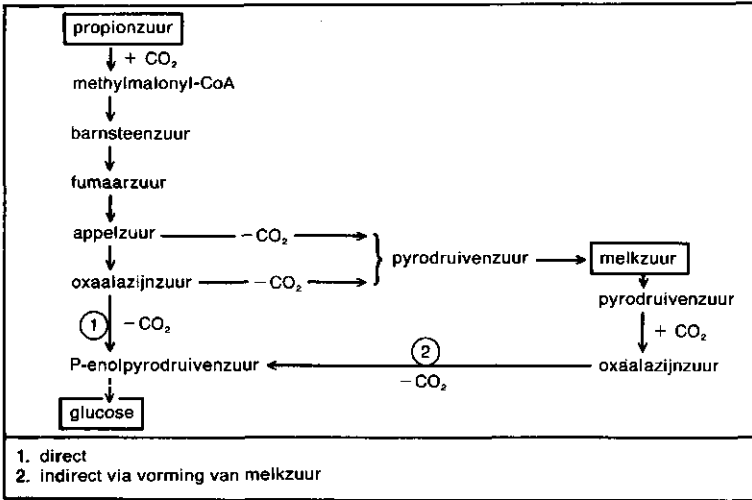
De terugkoppelingsmechanismen regelen de snelheid van de gluconeogenese bij een gegeven enzymconcentratie. Men kan dit beschouwen als een 'fijne regulering' die snel plaats heeft. Daarnaast bestaat er een grove regulering die plaats vindt door een verandering in de snelheid van de enzym synthese, die op haar beurt onder invloed staat van hormonen.

De regulering op lange termijn is afhankelijk van de nieuwvorming van enzymen en is veel langzamer dan de fijne regulering.

Insuline remt de gluconeogenese terwijl het stimulerend werkt op de biosynthese van vetzuren uit glucose en azijnzuur en de biosynthese van lichaamseiwit. De synthese van enzymen die betrokken zijn bij de gluconeogenese uit aminozuren, zoals pyrodruivenzuurcarboxylase, PEP-carboxykinase en fructosedifosfatase, wordt verhoogd door een tekort aan insuline (LEHNINGER, 1972).

4.5.2. Precursors voor de gluconeogenese

Figuur 13 geeft aan langs welke wegen glucose gesynthetiseerd wordt uit de verschillende precursors (KREBS, 1964; ARMSTRONG, 1965; LEHNINGER, 1972). De figuur laat zien dat de intermediären van de citroenzuurcyclus een belangrijke tussenstof vormen bij de synthese van glucose. Twee andere belangrijke toegangswegen vormen pyrodruivenzuur en triosefosfaat (dihydroxyacetonfosfaat).



Figuur 14. Wegen waarlangs propionzuur kan worden omgezet in glucose.
Figure 14. Pathways via which propionate is converted into glucose.

1. Vetzuren

Onvertakte vetzuren met een even aantal C-atomen komen niet in aanmerking als glucoseprecursor, daar bij de vetzuuroxydatie alleen azijnzuur ontstaat. Uit azijnzuur kan door de zoogdieren geen glucose gevormd worden daar de decarboxylering van pyrodruivenzuur niet reversibel is. De oxydatie van vetzuren met een oneven aantal C-atomen levert eveneens azijnzuur, maar bovendien één molecuul propionyl-CoA.

Het propionzuur dat in grote hoeveelheden voorkomt in de voormagen van de herkauwer vormt de belangrijkste grondstof voor de glucosesynthese. Indien geen glucose geresorbeerd wordt moet zelfs nagenoeg alle glucose gevormd worden uit propionzuur. JUDSON et al. (1968) achten weinig redenen aanwezig om aan te nemen dat er een tekort is aan glucose precursors bij normale schapen die ruwvoerrantsoenen ontvangen. JUDSON et al. (1968), LENG et al. (1967) en LENG (1970) nemen aan dat er meestal meer propionzuur geproduceerd wordt dan nodig is voor de glucoseproductie. Dit is in schrille tegenstelling met de opmerking van BLACK (1969) dat 'there is general agreement that it (propionzuur) is inadequate to meet glucose requirements'.

Propionzuur kan op twee manieren worden omgezet in glucose zoals aangegeven in figuur 14 (LENG et al., 1967; YOUNG et al., 1969). De vorming van melkzuur geschiedt volgens LENG et al. (1967) via oxaalazijnzuur, terwijl YOUNG et al. (1969) op grond van de activiteit van 'malic enzyme' aannemen dat pyrodruivenzuur direct uit appelzuur wordt gevormd. De vorming van melkzuur kan zowel in het pens epithelium als in de lever voorkomen. LENG et al. (1967) vonden dat 70% van het propionzuur dat werd omgezet in glucose eerst was

Tabel 23. Literatuurgegevens betreffende de synthese van glucose uit propionzuur.
 Table 23. Data taken from the literature concerning the synthesis of glucose from propionic acid.

referentie	rantsoen ration	aantal dieren number of animals	propionzuur omgezet in glucose propionic acid converted to glucose %	glucose gevormd uit propionzuur glucose formed from propionic acid %	glucose entry rate mg/kg/min	propionzuur produktie propionic acid production mmol/min
Judson et al. (1968)	400 g mais	4S	27	36R	1,54	0,80
	250 g luzerne, 260 g mais	4S	38	39R	1,89	0,75
	400 g luzerne, 200 g mais	4S	46	56R	1,67	0,85
Leng et al. (1967)	800 g luzerne	4S	32	54R		1,17
Bergman et al. (1966)	800 g luzerne	4S	50	27V		0,39
Judson en Leng (1973a)	800 g luzerne	1S	50	74R		0,94
		1S	43	51R		0,67
		1S	40	36R		0,50
Judson en Leng (1973b)	800 g luzerne	1S	39	25R	1,51	0,43
		1S	46	58R	1,80	0,89
		1S	53	38R	1,66	0,42
		1S	44	31R	1,52	0,45
		1S	34	55R	1,28	0,87
		1S	49	36R	1,79	0,54
Thompson et al. (1975)	11 kg luzerne + krachtvoer	IKL		63V	2,17	
		IKL		60V	1,14	
Wilttrout en Satter (1972)	1 luzerne/1,5 krachtvoer	4K		32R	1,44	
		4KL		45R	2,65	
Steel en Leng (1973)	500 g luzerne/tarwehooi	4S	42	30R	1,33	0,35
		4SD	53	34R	1,55	0,36
		3SD	60	23R	1,77	0,26
	800 g luzernehooi	4S	51	37R	1,88	0,52
		2SD	54	41R	2,11	0,61
		2SD	48	40R	2,05	0,62
	ad lib. luzernehooi	4S	44	37R	1,95	0,72
		4SD	60	43R	2,10	0,69
		3SD	53	29R	2,30	0,63

S = schapen
 sheep
 K = koeien
 cows
 L = lactierend
 lactating
 D = drachtig
 pregnant
 R = ¹⁴C geïnfundeerd in de pens
¹⁴C infused in the rumen
 V = ¹⁴C geïnfundeerd in vene
¹⁴C infused in vene

omgezet in melkzuur. De meeste metingen aan het propionzuur metabolisme werden verricht door infusie van ^{14}C -propionzuur in de pens. De vorming van glucose uit propionzuur heeft derhalve tevens betrekking op die hoeveelheid melkzuur die uit propionzuur werd gevormd, maar niet op melkzuur ontstaan in de Cori-cyclus.

Het is van belang te vermelden dat de bijdrage van propionzuur in de glucosesynthese aanzienlijk kan variëren. Tabel 23 geeft een overzicht van literatuurgegevens die betrekking hebben op de vorming van glucose uit propionzuur.

LENG et al. (1967) voerden een luzernerantsoen met een interval van 1 uur aan volwassen schapen. De incorporatie van C-2 en C-3 uit propionzuur in glucose gaf aan dat 54% van de glucose afkomstig was van propionzuur-C, terwijl 32% van het propionzuur werd gebruikt voor de glucosesynthese.

BERGMAN et al. (1966) gebruikten overeenkomstige rantsoenen en vonden percentages van 27 resp. 50%. Een maximum van ongeveer 65% van het propionzuur werd omgezet in glucose als 5-6 g propionzuur werd geïnfundeed per uur.

JUDSON et al. (1968) verrichtten onderzoeken met schapen waarbij zij het zetmeelaandeel in 3 proefrantsoenen varieerden. De bijdrage van propionzuur in de glucose entry rate daalde van 56 naar 36% als meer zetmeel in het rantsoen voorkwam, terwijl ook het percentage propionzuur dat werd omgezet in glucose daalde van 46 naar 27%. Zij concludeerden dat de verminderde omzetting van propionzuur in glucose in de rantsoenen met veel zetmeel, bij gelijkblijvende produktie van propionzuur en glucose, het gevolg zou kunnen zijn van de ontsnapping van zetmeel aan de pensfermentatie. De vermeerderde resorptie van glucose zou daarbij de gluconeogenese uit propionzuur kunnen verminderen.

Een invloed van exogeen toegediende glucose of glucoseprecursors op de endogene glucoseproduktie werd in verschillende onderzoeken waargenomen.

JUDSON en LENG (1973a) infundeerden intraveneus verschillende hoeveelheden glucose tesamen met $6\text{-}^3\text{H}$ glucose in schapen, om het effect op de glucose stofwisseling te meten. De hoeveelheid geïnfundeed glucose bereikte waarden tot drie maal de normale glucose entry rate van de schapen. Tegelijk met het intraveneuse infuus werd $2\text{-}^{14}\text{C}$ -propionzuur in de pens geïnfundeed. De infusie van glucose drukte de endogene glucoseproduktie. De totale glucose entry rate nam maximaal toe met 75% van de geïnfundeede hoeveelheid glucose. De procentuele produktie van glucose uit propionzuur (74, 51 en 36%) verminderde bij de toediening van glucose, evenals het percentage propionzuur dat werd omgezet in glucose (50, 43 en 40%). Echter ook de hoeveelheid glucose die gevormd werd uit propionzuur werd verlaagd, terwijl het percentage van de endogene glucose dat afkomstig was van propionzuur steeg (endogene produktie = glucose entry rate - geïnfundeede hoeveelheid). Dat de daling van de endogene glucoseproduktie groter was dan de daling van de glucoseproduktie uit propionzuur wijst op een meer effectieve vermindering van de glucosesynthese uit substraat anders dan propionzuur.

Deze resultaten wijzen in dezelfde richting als de bevindingen van JUDSON et al. (1968) dat een grotere toevoer van glucose in het bloed de synthese van glucose uit propionzuur vermindert. Overeenkomstige resultaten vonden ook BARTLEY en BLACK (1966) met lacterende koeien. Zij infundeerden glucose in koeien (5 en 7 kg melk) via het duodenum (4 g/min) of intraveneus (1 g/min). Zij vonden dat tijdens het infuus de oxydatie van glucose tot CO₂ toenam met 100 resp. 50%. De endogene glucoseproductie daalde met 40% terwijl de incorporatie van glucose in de melkbestanddelen lactose, citraat en eiwit toenam, echter niet in melkvet.

In onderzoeken met lacterende koeien gebruikten THOMPSON et al. (1975) ransoenen bestaande uit ongeveer 11 kg luzerne, aangevuld met krachtvoer. Zij infundeerden intraveneus een hoeveelheid glucose die ongeveer gelijk was aan de normale glucose entry rate. Het plasma-glucosegehalte steeg tot ongeveer 150% van de normale waarde. De glucose entry rate steeg van gemiddeld 1,9 mg/kg/min met gemiddeld 55% naar 2,8 mg/kg/min hetgeen betekent dat de endogene productie van glucose aanzienlijk werd vermindert (68%). Dit is in overeenstemming met de resultaten die door JUDSON et al. (1968) en JUDSON en LENG (1973a) werden verkregen. Uit de resultaten van JUDSON en LENG kan men afleiden dat een glucose-infuus gelijk aan de normale glucose entry rate een verlaging van de endogene glucoseproductie veroorzaakte van 35%, terwijl BARTLEY en BLACK (1966) een vermindering van 40% constateerden. Ook de overige resultaten van THOMPSON c.s. komen goed overeen met de bevindingen van JUDSON en LENG (1973a). De hoeveelheid glucose gesynthetiseerd uit propionzuur bedroeg vóór de toediening van het infuus 60% maar deze daalde tot ongeveer 30% na intraveneuze glucose verstrekking. Een verminderd gebruik van propionzuur voor de synthese van glucose tijdens het glucose infuus kwam, behalve in een verlaagde specifieke activiteit van ¹⁴C in glucose ook tot uiting in een verhoogde activiteit in de plasmalipiden. Dit duidt erop dat tijdens het glucose infuus de C uit het propionzuur in grotere mate werd gebruikt voor de lipogenese en in mindere mate voor de gluconeogenese.

Uit de resultaten van de onderzoeken komt naar voren dat de hoeveelheid geresorbeerde glucose van invloed kan zijn op de synthese van glucose uit propionzuur. Dit effect kan het gevolg zijn van een gelijktijdige verminderde resorptie van propionzuur. Gegevens van ANNISON en WHITE (1961), BARTLEY en BLACK (1966), WEST en PASSEY (1967), THOMPSON (1972), JUDSON et al. (1968), JUDSON en LENG (1973a) en THOMPSON et al. (1975) wijzen er echter op dat de verminderde glucosesynthese uit propionzuur het resultaat is van een remming van de gluconeogenese, als gevolg van de aanwezigheid van een grote hoeveelheid glucose. Een belangrijke bevinding hierbij is dat de synthese van glucose uit andere substraten dan propionzuur wellicht meer wordt geremd dan de gluconeogenese uit propionzuur (JUDSON en LENG, 1973a).

Propionzuur wordt omgezet in glucose via de synthese van intermediären van de citroenzuurcyclus. WEINMAN et al. (1957) en KREBS et al. (1966) veronderstellen een vrij volledige menging van de intermediären van de citroen-

zuurcyclus. Het percentage propionzuur dat in glucose wordt omgezet is des te meer van belang, omdat bij volledige menging ook de intermediären van de Krebs-cyclus die uit andere substraten worden gevormd (b.v. uit aminozuren) in gelijke mate in glucose worden omgezet.

Tabel 23 laat zien dat 25–74 percent van de glucose wordt gesynthetiseerd uit propionzuur. Dit betekent dat $\frac{3}{4}$ tot $\frac{1}{4}$ van de glucose in het bloed afkomstig is van resorptie uit het darmkanaal of synthese uit andere substraten dan propionzuur. Het percentage propionzuur dat in glucose wordt omgezet vertoont eveneens een grote variatie: 27 tot 60%.

De glucose entry rate neemt toe met de hoeveelheid opgenomen verteerbare organische stof resp. verteerbare energie. Deze invloed werd gevonden voor zowel drachtige als niet-drachtige schapen (STEEL en LENG, 1973a, 1973b; EVANS en BUCHANAN-SMITH, 1975). Vervanging van ruwvoer door krachtvoer kan de glucose entry rate verhogen door een grotere resorptie van glucose of propionzuur (EVANS en BUCHANAN-SMITH, 1975). Het percentage glucose gevormd uit propionzuur wordt beïnvloed door de hoeveelheid zetmeel in het rantsoen (JUDSON et al., 1968). Een infusie van propionzuur of een caseïnehydrolysaat stimuleerde de gluconeogenese (JUDSON en LENG, 1973b; LINDSAY en WILLIAMS, 1971). Deze resultaten wijzen erop dat er meer glucose wordt gesynthetiseerd als het aanbod van substraten voor de lever groter is.

STEEL en LENG (1973a, 1973b) toonden aan dat de mate van glucosesynthese niet alleen afhankelijk is van het rantsoen, maar eveneens van het dier. Bij eenzelfde rantsoen nam de glucose entry rate toe met het drachtigheidsstadium. De verhoogde entry rate tijdens dracht werd ook waargenomen bij een vergelijking van drachtige en niet-drachtige dieren tijdens vasten (STEEL en LENG, 1973a).

STEEL en LENG (1973a) vonden een positieve correlatie tussen de glucose entry rate en de productie van propionzuur in de pens van niet-drachtige en drachtige schapen. Het Y-intercept van de respectievelijke regressielijnen toonde duidelijke verschillen, die wijzen op de grotere glucosesynthese met het toeneemen van de dracht.

De onderzoeken van STEEL en LENG (1973b) laten een duidelijk positief verband zien tussen het percentage glucose afkomstig van propionzuur en de grootte van de propionzuurproductie. Een grotere propionzuurproductie gaat wellicht gepaard met een groter aandeel van propionzuur in de glucose-precursors en daarmee van een grotere bijdrage in de vorming van glucose uit zijn precursors. Hoewel meer glucose gesynthetiseerd wordt in drachtige schapen werd de procentuele bijdrage van propionzuur aan de glucosesynthese niet beïnvloed door de dracht. Dit is aannemelijk daar het te verwachten is dat de vergrote glucosesynthese plaats vindt uit een grotere kwantitatieve bijdrage van alle precursors, waardoor hun relatieve bijdrage onveranderd blijft.

De excellente onderzoeken van STEEL en LENG (1973b) tonen zowel bij drachtige als niet-drachtige schapen een zeer grote correlatie tussen de kwantitatieve omzetting van propionzuur in glucose en de productie van propionzuur ($r^2 \geq 0,98$). De gluconeogenese uit propionzuur was duidelijk hoger bij

maat vormt voor de omzetting van het oorspronkelijk gemerkte materiaal in de geanalyseerde stof. Zo neemt men b.v. aan dat, indien 10% van de ^{14}C uit geïnjecteerd gemerkt glutaminezuur wordt teruggevonden in lactose, er een netto omzetting van 10% van het glutaminezuur in lactose heeft plaatsgevonden.

Voor een juist inzicht in de betekenis van de verkregen resultaten is het gewenst de weg van de gemerkte koolstof nauwkeurig te volgen. Het reactiemechanisme van elk afzonderlijk aminozuur is van grote invloed op het lot van de koolstof in het aminozuur. Zo kan men onderscheid maken tussen de essentiële en de niet-essentiële aminozuren. Alle glucogene aminozuren worden in glucose omgezet via een of meer intermediären van de citroenzuurcyclus. Het is derhalve van groot belang in welke mate het aminozuur in evenwicht is met deze intermediären. De reactie tussen de essentiële aminozuren en de intermediären is niet reversibel, dit in tegenstelling met de niet-essentiële aminozuren. Zo mag men aannemen dat asparaginezuur en glutaminezuur via een reversibele reactie in evenwicht zijn met oxaalazijnzuur en α -ketoglutaarzuur. Indien er evenveel oxaalazijnzuur als asparaginezuur aanwezig is kunnen we ons voorstellen dat ^{14}C afkomstig van geïnjecteerd of geïnfundeerd asparaginezuur na instelling van het evenwicht gelijkelijk over asparaginezuur en oxaalazijnzuur verdeeld is.

Figuur 16 geeft een voorbeeld van de beide in de vermelde onderzoeken gevolgde berekeningswijzen, onder zeer vereenvoudigde omstandigheden van extreme reactiepatronen.

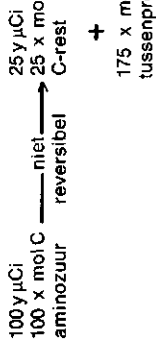
Aangenomen wordt:

1. dat van elke 100 mol aminozuur 25 mol wordt gedesamineerd en als precursor voor glucose dienst kan doen,
2. dat tijdens de omzetting van het eerste tussenproduct (200 x mol) een verdere verdunning door andere precursors (100 x mol) plaats vindt,
3. dat 40% van de uiteindelijke hoeveelheid precursors wordt omgezet in glucose,
4. dat de uit de precursors gevormde glucose de totale glucoseproductie betreft en er dus geen verdere verdunning van glucose plaats vindt,
5. dat in het eerste voorbeeld de reactie tussen het aminozuur en het tussenproduct niet reversibel is.
6. dat in het tweede voorbeeld een evenwicht bestaat in de reversibele reactie tussen aminozuur en tussenproduct, zodanig dat de ^{14}C naar rato over beide is verdeeld.

Daar 25% van het aminozuur als precursor voor glucose dienst doet en 40% van de precursors in glucose wordt omgezet is de hoeveelheid aminozuren omgezet in glucose gelijk aan 10%, zoals in het eerste voorbeeld werd berekend. Ook het percentage glucose dat gesynthetiseerd wordt uit aminozuren is hier juist.

Het percentage glucose gevormd uit aminozuren is in het tweede voorbeeld aanzienlijk overschat omdat een groter deel van de ^{14}C uit het aminozuur in de

1. 100 y μ Ci in aminozuur toegediend



$$rSA_{\text{aminozuur}} = \frac{100}{100} = 1$$

$$rSA_{\text{tussenprodukt 1}} = \frac{25}{200} = 0,125$$

$$rSA_{\text{tussenprodukt 2}} = \frac{25}{300} = 0,0833$$

$$\% \text{ glucose uit aminozuur} = 100 * 0,0833/1 = 8,33$$

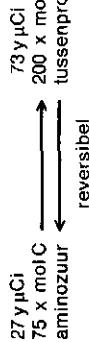
$$\% \text{ aminozuur omgezet in glucose} = 100 * 10/100 = 10$$

$10 \text{ y } \mu\text{Ci}$
 120 x mol C
 naar glucose

$15 \text{ y } \mu\text{Ci}$
 180 x mol C
 met andere
 bestemming

$$rSA_{\text{glucose}} = 0,0833$$

2. 100 y μ Ci in aminozuur toegediend



$$rSA_{\text{aminozuur}} = \frac{27}{75} = 0,36$$

$$rSA_{\text{tussenprodukt 1}} = \frac{73}{200} = 0,36$$

$$rSA_{\text{tussenprodukt 2}} = \frac{73}{300} = 0,24$$

$$\% \text{ glucose uit aminozuur} = 100 * 0,24 / 0,36 = 67$$

$$\% \text{ aminozuur omgezet in glucose} = 100 * 29/100 = 29$$

rSA = relatieve waarde van de specifieke activiteit

$29 \text{ y } \mu\text{Ci}$
 120 x mol C
 naar glucose

$44 \text{ y } \mu\text{Ci}$
 180 x mol C
 met andere
 bestemming

$$rSA_{\text{glucose}} = 0,24$$

Figuur 16. Een rekenvoorbeeld ter verduidelijking van het reactiepatroon van aminozuren en hun gemerkte C-atomen bij omzetting in glucose.
 Figure 16. A calculation-example to explain the reaction pattern of amino acids and their labelled C-atoms by conversion into glucose.

precursorpool terecht kwam. Het berekende resultaat geeft in feite weer welk percentage van totale precursor pool (300 x mol) afkomstig is van de pool waarmee het aminozuur in evenwicht is (200 x mol) omdat de specifieke activiteiten van het aminozuur en het tussenprodukt gelijk zijn. Het is dus een maat voor de verdunning van de pool waarmee de aminozuren in evenwicht staan en is niet afhankelijk van de hoeveelheid aminozuren die een bijdrage leveren aan de glucosesynthese.

Het percentage aminozuren dat wordt omgezet in glucose is in het tweede voorbeeld eveneens overschat. Indien de pool van het tussenprodukt groot is ten opzichte van de hoeveelheid aminozuren is nagenoeg alle activiteit aanwezig in het tussenprodukt. Onder die omstandigheden heeft het berekende percentage aminozuren dat wordt omgezet in glucose geen betrekking op de aminozuren, maar op de pool die in evenwicht is met het aminozuur.

Daar de aminozuren een reactiepatroon hebben dat ligt tussen de beide uitersten en dat voor elk aminozuur verschillend kan zijn wordt de interpretatie van onderzoeksresultaten die al moeilijk is voor de afzonderlijke aminozuren nog moeilijker voor mengsels van aminozuren.

Het reactiepatroon van de essentiële aminozuren lijkt wellicht op dat uit het eerste voorbeeld, terwijl de niet-essentiële aminozuren en in het bijzonder glutaminezuur en asparaginezuur waarschijnlijk een reactiepatroon hebben dat meer overeenkomt met dat uit het tweede voorbeeld.

Een aanwijzing voor een reversibele reactie, als vermeld in het tweede voorbeeld, kan men vinden bij EGAN en BLACK (1968). Zij vonden dat na een injectie met ^{14}C -glutaminezuur de specifieke activiteit van het asparaginezuur in het melkeiwit slechts weinig kleiner was dan van het glutaminezuur. Ook WOLFF en BERGMAN (1972) vonden na een infuus met gelabeld glutaminezuur dat de specifieke activiteit in asparaginezuur 40% bedroeg van de specifieke activiteit in het glutaminezuur, hetgeen duidt op een duidelijke interconversie van de C-ketens.

EGAN and BLACK (1968), BLACK (1968), EGAN et al. (1970), FORD en REILLY (1969, 1970) en HEITMANN et al. (1973) namen waar dat grote percentages, zelfs tot 60% van de activiteit van geïnfundeerde aminozuren worden teruggevonden in CO_2 . Dit duidt erop dat een zeer groot gedeelte van de activiteit in de glucoseprecursors aanwezig is geweest, daar de gelabelde CO_2 uiteindelijk is ontstaan uit de gelabelde tussenprodukten. Deze aanwijzing wordt nog versterkt doordat BLACK c.s. de grootste percentages CO_2 vonden bij die aminozuren die de nauwste verwantschap vertonen met de intermediairen van de citroenzuurcyclus (zie tabel 25).

Een verdere aanwijzing voor de juistheid van de veronderstelling dat de resultaten van onderzoeken met gelabelde aminozuren eerder betrekking hebben op de pool waarmee het aminozuur in evenwicht is dan op het aminozuur zelf, kan men eveneens vinden in tabel 25. Het berekende percentage aminozuren dat werd teruggevonden in lactose is voor de vijf niet-essentiële aminozuren ongeveer even groot als voor het propionzuur. Dit resultaat heeft mogelijk min of meer betrekking op de gemeenschappelijke pool van tussen-

produkten in de citroenzuurcyclus (barnsteenzuur – oxaalazijnzuur).

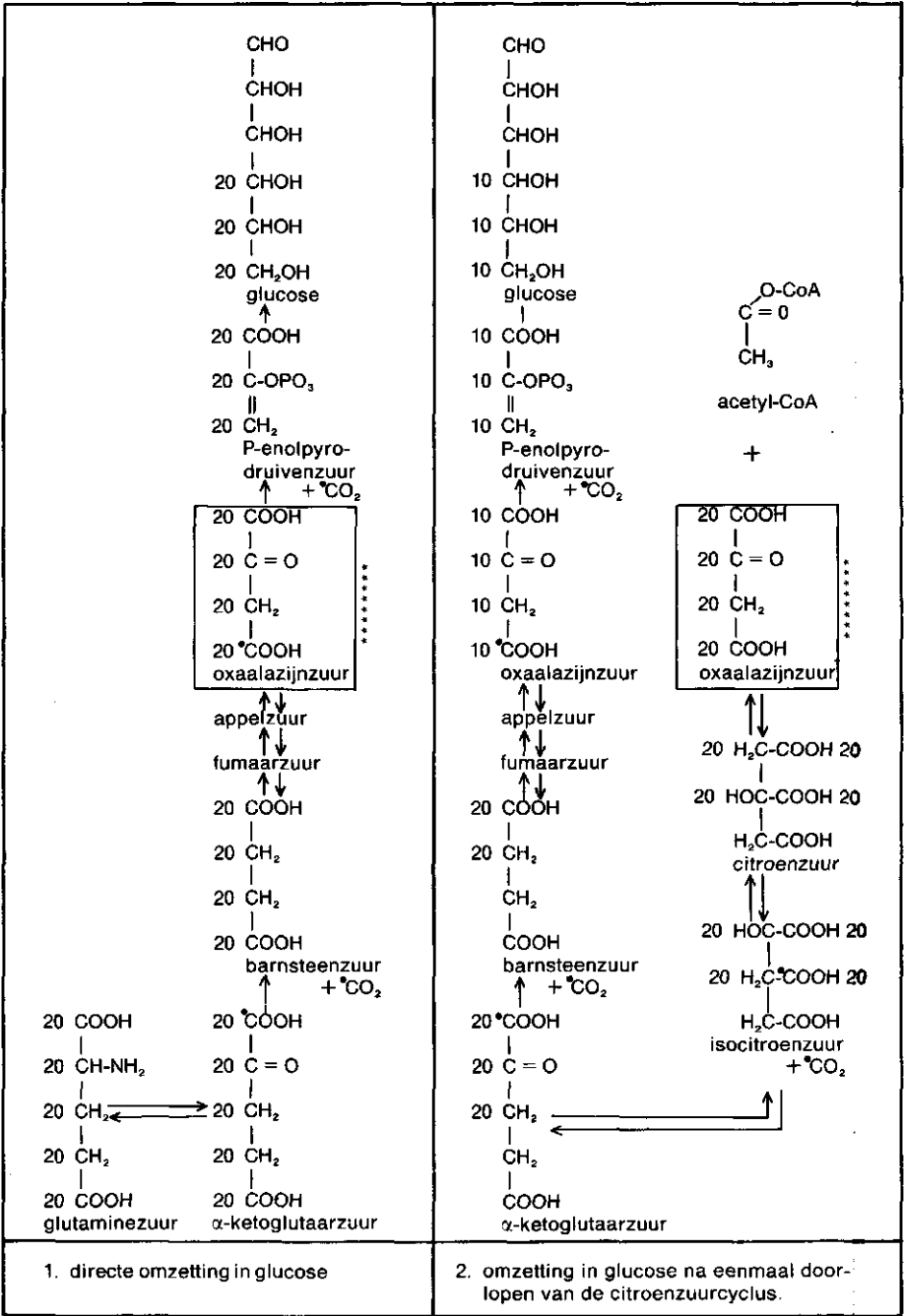
Een tweede kenmerk van het lot van de gelabelde koolstof is van groot belang voor de interpretatie van de verkregen resultaten. Bij de omzetting van een gelabeld aminozuur in glucose kan een aanzienlijk verlies van label optreden waardoor minder ^{14}C in glucose wordt teruggevonden dan overeenkomt met de produktie van glucose. Dit is afhankelijk van het feit of de precursor direct in glucose wordt omgezet of eerst de citroenzuurcyclus doorloopt. In figuur 17 wordt als demonstratie van dit effect de directe omzetting van glutaminezuur in glucose weergegeven en de omzetting in glucose nadat de precursor eenmaal de citroenzuurcyclus heeft doorlopen. Aan het lot van de koolstof bij het doorlopen van de citroenzuurcyclus wordt ruime aandacht besteed door WEINMAN et al. (1957), KREBS et al. (1966) en WILTROUT en SATTER (1972).

Uit figuur 17 blijkt duidelijk dat bij een directe volledige omzetting van glutaminezuur in glucose een aanzienlijk activiteitsverlies optreedt daar slechts 3 van de 5 C-atomen worden gebruikt voor de glucosesynthese. De specifieke activiteit van de ingebouwde C-atomen verandert echter niet.

Indien het oxaalazijnzuur eerst eenmaal de citroenzuurcyclus doorloopt alvorens het wordt gebruikt voor de synthese van glucose gaat de helft van de aanwezige activiteit verloren. Ook de specifieke activiteit van de op deze wijze gesynthetiseerde glucose vermindert met 50%. Indien 50% van het oxaalazijnzuur wordt gebruikt in de citroenzuurcyclus en 50% direct wordt ingebouwd, wordt de uiteindelijke specifieke activiteit slechts ongeveer $0,50 \cdot 100 + 0,25 \cdot 50 + 0,125 \cdot 25 + 0,0625 \cdot 12,5 = 66\%$ van de waarde die verkregen wordt bij directe inbouw. Ook de totale activiteit zal dan slechts 66% bedragen. WILTROUT en SATTER (1972) berekenden uit proeven met lacterende koeien dat 47% van het oxaalazijnzuur werd gebruikt voor de glucosesynthese, terwijl KREBS (1966) uit incubatieproeven berekende dat 28% direct werd omgezet in glucose.

Het feit dat na één rondgang door de citroenzuurcyclus de acetaat-C kwantitatief in oxaalazijnzuur verschijnt en dat de geproduceerde CO_2 kwantitatief afkomstig is van oxaalazijnzuur, vormt mede een verklaring voor de grote hoeveelheid gemerkt CO_2 die ontstaat na toediening van gemerkte aminozuren. Tevens vormt dit een verklaring voor de overeenkomst in de hoeveelheid label die teruggevonden wordt in glucose en CO_2 (zie tabel 25).

Uit het voorgaande blijkt dat de resultaten van proeven waarbij gemerkte koolstof werd gebruikt met de nodige reserve bekeken moeten worden. Deze proeven geven wel een goed inzicht in het lot van de gemerkte C-atomen. Het netto resultaat van de omzetting van aminozuur in glucose kan echter aanzienlijk afwijken van het resultaat dat berekend werd op grond van de gemerkte koolstof. Deze afwijking is wellicht het grootste voor de niet-essentiële aminozuren. De belangrijkste precursors van glucose worden echter juist in deze groep gevonden.



Figuur 17. Het lot van gelabelde C-atomen in glutaminezuur bij directe omzetting in glucose of na eenmaal doorlopen van de citroenzuurcyclus. De C-atomen die aanleiding geven tot vorming van CO₂ zijn aangeduid met ●.

Figure 17. The fate of labelled C-atoms in glutamate by direct conversion into glucose or after one cycle of the Citric acid cycle. C-atoms which can form CO₂ are indicated with a ●.

4.6.3. Resultaten van onderzoeken

In het voorgaande werd aangetoond dat men de resultaten van onderzoeken betreffende de gluconeogenese uit aminozuren met de nodige reserve moet bezien. Daar deze onderzoeken dikwijls ten onrechte worden beschouwd als een bewijs van de noodzaak van de vorming van glucose uit aminozuren is het toch nuttig er aandacht aan te besteden. Men dient hierbij evenwel te bedenken dat het hier geen proeven betreft waarbij de dieren door een tekort aan andere glucogene precursors genoodzaakt zijn glucogene aminozuren te gebruiken voor de vorming van glucose.

Veel literatuurgegevens hebben betrekking op volwassen schapen, slechts weinige op koeien. Tabel 24 geeft een overzicht van de voornaamste resultaten van de diverse onderzoeken.

BERGMAN et al. (1966) berekenden uit hun onderzoeken met volwassen niet-drachtige schapen een gemiddelde glucoseproductie van 91 g per dag. Met het rantsoen werd 144 g eiwit per dag opgenomen. De potentiële bijdrage van eiwit aan de glucosesynthese werd berekend uit de uitscheiding van urine-N: 58 g glucose uit 100 g eiwit komt overeen met 3,65 g glucose per g urine-N (58 g glucose/16 g N).

BERGMAN c.s. berekenden op deze wijze dat per dag 57 g glucose gevormd kon worden uit eiwit. Volgens de auteurs toont deze globale berekening aan dat het eiwit mogelijk de belangrijkste precursor is voor de gluconeogenese in volwassen herkauwers.

De benaderingswijze, gekozen door BERGMAN c.s., vertoont enkele duidelijke gebreken, zoals:

- zij houdt geen rekening met de recirculatie van N,
- niet alle gedesamineerde aminozuren zijn glucogeen,
- niet alle C-resten van gedesamineerde glucogene aminozuren worden omgezet in glucose.

In de globale berekening van BERGMAN c.s. werd 82 g van de 91 g glucose verklaard uit de bijdrage van propionzuur (25 g) en eiwit (57 g). De bijdrage van propionzuur is wellicht groter omdat de glucosesynthese uit propionzuur via melkzuurvorming in de pens of penswand niet in de berekening was opgenomen. Het gemerkte propionzuur werd namelijk geïnfundeerd in een pensvene waardoor het geresorbeerde lactaat niet tot de gemerkte bestanddelen behoorde en dus geen bijdrage leverde aan de gemerkte glucose.

De potentiële glucosesynthese uit aminozuren werd ook berekend door NOLAN en LENG (1970). De schapen ontvingen een rantsoen bestaande uit 500 g geplette haver en 500 g gehakseld luzerne hooi (periode A) of 25% van hetzelfde rantsoen (periode B). Zij berekenden de glucosesynthese uit aminozuren niet uit de uitgescheiden urine-N, zoals BERGMAN c.s., daar deze methode geen rekening houdt met de recirculatie van N. Zij gingen daarom uit van de ureum entry rate die werd bepaald na injectie met ^{14}C -ureum. De maximale glucosesynthese uit aminozuren werd berekend door aan te nemen dat, als de glucogene aminozuren uit 100 g eiwit alle worden omgezet in glucose, uit de

Tabel 24. Een overzicht van de resultaten van proeven, waarin de synthese van glucose uit aminozuren werd bepaald.
 Table 24. A survey of the results of experiments, in which the synthesis of glucose from amino acids was estimated.

referentie	n	W kg	eiwit in het rantsoen		betreffend aminozuur in question	glucose uit aminozuren from amino acids		aminozuren omgezet in amino acids converted to	glucose uit aminozuren from amino acids		opmerkingen comments
			I _{XP} g/dag	g/kgW		glucose %	CO ₂ %		g/dag	g/kgW	
Bergman et al. (1966)	2S	54	144	2,67	-	-	63	-	57	1,06	*
Nolan en Leng (1970)	6S	58	-	-	-	-	-	-	64	1,10	**
	7SD1	50	-	-	-	-	-	-	63	1,26	
	2SD2	50	-	-	-	-	-	-	61	1,22	
	6S	58	-	-	-	-	-	-	35	0,60	***
	2SD2	50	-	-	-	-	-	-	52	1,04	
7SD1	50	-	-	-	-	-	-	45	0,90		
Hunter en Millson (1964)	K	-	-	-	alle	12	-	-	-	-	****
Ford en Reilly (1969)	1S	47	49	1,04	alle	10,8	4,8	55	9,7	0,20	****
	1S	42	49	1,17		14,8	5,3	68	9,5	0,23	
	1S	40	88	2,20		12,4	6,0	51	16,2	0,41	
	1S	33	88	2,67		17,0	7,5	77	17,6	0,53	
Ford en Reilly (1970)	1SD	65	112	1,72	alle	17	4,8	29	26,3	0,40	****
	1SD	75	112	1,49		27	7,6	27	46,1	0,61	
	1SD	65	112	1,72		22,5	10,0	35	47,9	0,74	
	1SD	73	112	1,53		13	5,0	34	18,7	0,26	
Reilly en Ford (1971)	1S	62	55	0,89	alle	35,0	-	-	-	-	****
	1S	38	44	1,16		13,0	5,5	-	10,9	0,29	
	1S	45,5	55	1,21		24,0	-	-	-	-	
	1S	32	44	1,37		25,0	7,2	-	13,9	0,43	
	1S	34,5	88	2,54		31,5	8,9	-	29,5	0,86	
1S	33,5	87	2,60		51,0	17,1	-	53,2	1,59		

Wolf en Bergman (1972)	2S	-	160	-	ala	5,5	21	-	-	*****
	2S	-		-	asp	0,6	23	-	-	
	2S	-		-	glu	3,4	18	-	-	
	2S	-		-	gly	0,9	7	-	-	
	2S	-		-	ser	0,7	5	-	-	
				-	5 aminozuren	11,1				
				-	alle	29				
Heitmann et al. (1973)	2S	75	-	-	glu	3,7	10	57	-	*****
	1S	-	-	-	ser	0,86	5	20	-	
Black et al. (1968)	1K	-	-	-	glu	-	7,3	41	-	*****
	2K	-	-	-	asp	-	6,6	34	-	
	K	-	-	-	ala	-	7,7	32	-	
	K	-	-	-	ser	-	7,0	10	-	
	K	-	-	-	thr	-	2,6	6	-	
	K	-	-	-	ileu	-	2,2	9	-	
	K	-	<	-	leu	-	2,1	5	-	
	K	-	-	-	tyr	-	5,8	13	-	
				-	alle	33-50				

D = drachtig, *pregnant*

D1 = drachtig van 1 lam, *pregnant from 1 lamb*

D2 = drachtig van 2 lammeren, *pregnant from 2 lambs*

W = lichaamsgewicht, *body weight*

- = onbekend, *not mentioned*

* urine-N uitscheiding, *urinary N excretion*

** ureum entry rate, *urea entry rate, 100% van rantsoen, 100% of ration*

*** ureum entry rate, *urea entry rate, 25% van rantsoen, 25% of ration*

**** gemerkt aminozurenmengsel, *labeled amino acid mixture*

***** één gemerkt aminozuur, *one labeled amino acid*

dan de helft van de potentiële bijdrage (63%) die berekend werd door BERGMAN et al. (1966) uit proeven waarbij soortgelijke rantsoenen werden verstrekt.

De infusie van slechts één gemerkt aminozuur werd ook toegepast door HEITMAN et al. (1973). De volwassen hamels ontvingen een gepelleteerd rantsoen met 16% ruw eiwit. Zij voerden achtereenvolgens drie isotopenproeven uit bij eenzelfde dier binnen 30 uur. Uit de resultaten wordt duidelijk dat slechts de eerste proef van iedere serie betrouwbaar is. Hiervan uitgaande bedroeg het percentage glucose afkomstig van serine 0,86% en afkomstig van glutaminezuur 3,7%. Deze cijfers komen zeer goed overeen met de resultaten van WOLFF en BERGMAN (1972b) (zie tabel 24). Evenals FORD en REILLY (1969, 1970) vonden ook HEITMAN c.s. dat een groot percentage van de aminozuren en de glucose werd geoxydeerd tot CO₂. Zij vonden dat van serine, glutaminezuur en glucose resp. 20, 57 en 34% werd omgezet in CO₂. De auteurs zijn van mening dat in de herkauwer de aminozuren een even belangrijke bijdrage leveren aan de glucoseproductie als het propionzuur. De aminozuren vormen volgens de auteurs niet alleen een belangrijke glucosebron voor de herkauwer maar dienen tevens als directe bron van energie. Gezien de grote hoeveelheid eiwit in het rantsoen is deze opvatting niet verwonderlijk. Men mag deze mening echter niet generaliseren.

In tegenstelling tot de hiervoor genoemde onderzoeken verrichtten BLACK en zijn medewerkers hun studies met betrekking tot de gluconeogenese door een eenmalige injectie (pulse labeling) van een met ¹⁴C gemerkt aminozuur (EGAN and BLACK, 1968; EGAN et al., 1970; BLACK et al., 1968; BLACK, 1968). Op deze wijze injecteerden zij bij lacterende koeien en geiten een aantal gelabelde aminozuren en zij stelden vast welk deel van de geïnjecteerde ¹⁴C werd teruggevonden in CO₂ en melkbestanddelen. Alle dieren ontvingen 2 kg luzernehooi per 100 kg lichaamsgewicht en al naar gelang de melkproductie een aanvulling met krachtvoer. Op de proefdag ontvingen de dieren 's morgens geen voer. Het dier werd volledig uitgemolken vlak voor de injectie van de isotoop, vervolgens werd het dier met regelmatige tussenpozen gemolken van 3 uur tot 48 uur na de injectie. Tabel 25 geeft een samenvatting van de voornaamste resultaten van de vermelde onderzoeken.

Uit tabel 25 blijkt duidelijk dat van de niet-essentiële aminozuren meer ¹⁴C wordt teruggevonden in lactose dan van de essentiële aminozuren. Juist het tegengestelde is het geval voor caseïne. In het melkvet worden slechts geringe hoeveelheden ¹⁴C gevonden. De hoeveelheid ¹⁴C in CO₂ toont een duidelijke overeenkomst met de hoeveelheid ¹⁴C in lactose.

Uitgedrukt als percentage van de geïnjecteerde ¹⁴C werd evenveel ¹⁴C uit glutaminezuur, asparaginezuur, alanine en serine als uit propionzuur teruggevonden in lactose. De auteurs zijn van mening dat het geresorbeerde propionzuur onvoldoende is om in de glucosebehoefte te voorzien en dat de glucogene aminozuren het ontbrekende materiaal verschaffen dat de herkauwer nodig heeft om in zijn constante glucosebehoefte te voorzien.

De C uit glutaminezuur en asparaginezuur wordt sneller ingebouwd in glucose dan de C uit andere aminozuren. BLACK c.s. achten het verschil in in-

Tabel 25. Het percentage ^{14}C dat werd teruggevonden in melkbestanddelen en CO_2 en het tijdsinterval waarna generkt CO_2 verschijnt en zijn maximale activiteit bereikt, na injectie van met ^{14}C gelabelde aminozuren, propionzuur en glucose in koeien.

Table 25. The percentage ^{14}C recovered in milk components and CO_2 and the time interval after which labelled CO_2 appears and reaches maximal activity, after an injection of ^{14}C -labelled amino acids, propionic acid and glucose in cows.

aminozuur amino acid	melkproductie milk production kg/dag	% van geïnjecteerde ^{14}C						gedurende 3 uur ³		eerste ⁴ ^{14}C in CO_2 na:		max. ⁵ activiteit CO_2 na:			
		caseïne		albumine		lactose		citraat		vet		totaal		min	min
		gedurende 48 uur ²	gedurende 3 uur ³	gedurende 48 uur ²	gedurende 3 uur ³	gedurende 48 uur ²	gedurende 3 uur ³	gedurende 48 uur ²	gedurende 3 uur ³	gedurende 48 uur ²	gedurende 3 uur ³	gedurende 48 uur ²	gedurende 3 uur ³		
glutaminezuur	?	5,1	0,7	7,3	0,7	1,3	15,0	41	0,6	10					
asparaginezuur	14,5	4,2	0,8	7,6	0,6	1,8	15,0	33	0,7	6					
asparaginezuur	9,1	5,4	1,1	5,5	0,5	1,4	13,9	34	0,5	8					
alanine	13,6	8,9	1,6	7,8	0,6	2,0	20,9	31	0,7	20					
alanine	9,1	11,0	2,0	7,6	0,3	1,4	22,3	32	1,5	10					
serine	14,5	12,3	1,4	9,0	0,1	1,2	24,0	11	1,2	8					
threonine	10,0	17,3	2,2	4,9	0,04	1,0	25,4	9	0,8	22					
threonine	10,0	18,8	4,3	2,6	0,05	1,1	26,8	6	1,4	17					
isoleucine	11,4	21,2	3,3	2,2	0,2	1,2	28,1	9	1,0	20					
leucine	13,6	40,9	7,7	2,1	0,3	1,5	52,5	5	0,5	9					
tyrosine	12,7	27,1	4,4	5,8	0,2	2,8	40,3	13							
propionzuur	4,5-8,0	1,7		6,0		1,3		41							
glucose		3,2		51,0		7,8		23							

¹ % of injected ^{14}C

² during 48 hours

³ during 3 hours

⁴ first ^{14}C in CO_2 after:

⁵ maximal activity of CO_2 after:

Referentie: Egan en Black, 1968

Egan et al., 1970

Black, 1968

Black et al., 1968

daar hier de infusie van glucose (4-5 dagen) werd afgewisseld met blanco-perioden (4-5 dagen), zonder een tussenliggende overgangperiode. Nadere gegevens staan vermeld in tabel 26.

Het rantsoen werd tweemaal daags in gelijke hoeveelheden verstrekt in van voren en opzij gesloten voerbakken.

Voor de scheiding van urine en faeces werd een urinaal bevestigd aan een door de proefdieren gedragen tuig. De faeces werden verzameld in een gegalvaniseerde bak die in de grup achter de koeien werd geplaatst. Enkele malen per dag werd de mest uit deze bak overgebracht in een verzamelvat. De urine stroomde door het urinaal in een plastic fles. Urine die langs het urinaal stroomde en in de mestbak kwam werd apart verzameld.

De warmteproductie werd bepaald uit de consumptie van zuurstof en de produktie van koolzuur en methaan. De metingen werden verricht zoals beschreven door VAN ES (1961, 1966) en VAN DER HONING (1975) bij een temperatuur van 15°C en een relatieve vochtigheid van ongeveer 75%. In elke hoofdperiode werden deze metingen 2 of 3 maal verricht gedurende 48 uur.

5.2.2. *Glucose-infuus*

In de proeven G 1, G 3, G 4 en G 6 werd glucose toegediend via een duodenumfistel. Met behulp van een slangpomp werd een waterige oplossing met 9% glucose continu via de fistel in het duodenum gebracht.

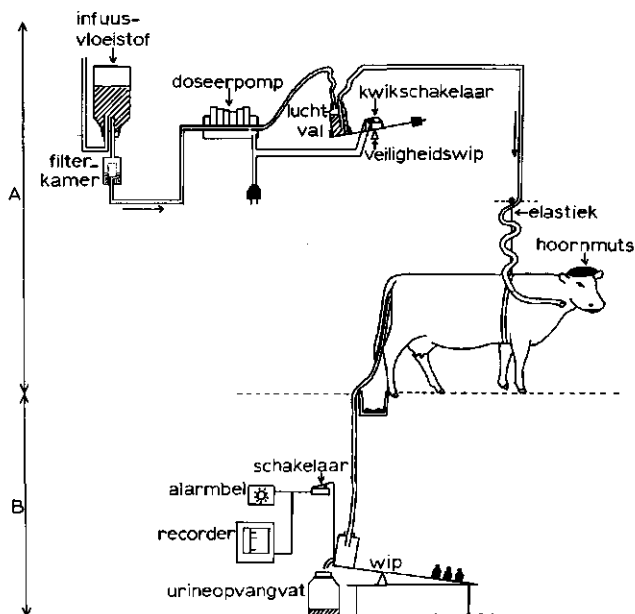
In de daaropvolgende proeven werd vóór het begin van de voorperiode een catheter aangebracht in de rechter vena jugularis. Via deze catheter werd een 30-procentige steriele glucose-oplossing in het bloed gebracht. Figuur 19 geeft een overzicht van de gebruikte proefopstelling.

5.2.3. *Wegen en bemonsteren*

De rantsoenbestanddelen (ruwvoer en krachtvoer) werden klaargemaakt in aparte zakken en gewogen met een nauwkeurigheid van 5 g of minder. Alle rantsoenen voor een proef werden op dezelfde dag klaargemaakt en gewogen. Bij het vullen van iedere zak met krachtvoer werd een kleine hoeveelheid in een fles gedaan ter verkrijging van een monster. Het krachtvoer werd bemonsterd in duplo. Bij het vullen van de zak met ruwvoer werd telkens een handvol monster genomen. Deze bemonstering werd in triplo uitgevoerd.

De voerresten werden iedere dag verzameld, gedroogd bij 60-70°C, bewaard tot het einde van de proefperiode en dan gewogen. Als de voerrest klein was en voornamelijk uit hooi bestond werd verondersteld dat hij 95% droge stof bevatte en dezelfde chemische samenstelling had in de droge stof als het hooi. Voyerresten groter dan ongeveer 1% werden bemonsterd en geanalyseerd.

Van de monsters van het ruwvoer, het krachtvoer en de voerrest werd ongeveer 200 g gewogen, gedroogd bij 60-70°C en opnieuw gewogen na 3 tot 4 uur blootgesteld te zijn aan lokaallucht van normale vochtigheid. Vervolgens werden de monsters onmiddellijk gemalen met een Peppink-analysemolen (slagkruis 20 cm, zeef 1,25 mm). De monsters, gereed voor analyse, werden bewaard in goed gesloten, glazen potten.



Figuur 19. Proefopstelling voor het infunderen van de glucose oplossing (A) en het registreren van het tijdstip van de urinelozingen (B).

Figure 19. Equipment for the infusion of glucose (A) and the registration of the time of urination (B).

Iedere dag werden de faeces gewogen tot 5 g nauwkeurig. Na grondig mengen werd een vast gewichtspercentage verzameld in een plastic emmer met een goed sluitend deksel waaraan de eerste dag 10–15 ml formaline als conserveermiddel was toegevoegd. Deze verzamelmonsters werden bewaard bij 2–4°C.

De urine werd opgevangen in vaten met een hoeveelheid zwavelzuur die voldoende was om te verhinderen dat de urine basisch werd en N-verliezen zouden kunnen optreden. De verzamelde urine werd iedere dag tot 5 g nauwkeurig gewogen. Na mengen werd een vast percentage van de totale hoeveelheid verzameld in een plastic emmer met deksel. De monsters werden bewaard bij 2–4°C.

De melk werd direct na het melken gewogen tot 5 g nauwkeurig en bemonsterd zoals de urine. Aan de plastic emmer met het verzamelmonster van de melk werd alle 2 à 3 dagen 600 mg kwikchloride als conserveermiddel toegevoegd. De monsters werden bewaard bij 2–4°C.

Aan het einde van de proef werden de verzamelmonsters van faeces, urine en melk verder behandeld:

- De faeces werden grondig gekneed en gemengd, waarna submonsters werden genomen voor de onmiddellijke analyse van droge stof en stikstof. Een monster van ongeveer 1000 g werd gewogen en vervolgens gedroogd bij 60–70°C en verder behandeld als het ruwvoer en het krachtvoer.

- Het verzamelmonster van de urine werd gemengd, bemonsterd en geanalyseerd.
- Het verzamelmonster van de melk werd verhit tot 40°C, gemengd, bemonsterd en geanalyseerd.
- De verse verzamelmonsters van faeces, urine en melk werden bewaard om, indien nodig, nogmaals geanalyseerd te worden.

Tijdens de G7 werd de uitscheiding van N in de urine voor iedere dag apart bepaald. Het tijdsverschil tussen de laatste urinelozingen van twee opeenvolgende dagmonsters bedraagt echter meestal geen 24 uur. Om voor dit tijdsverschil te kunnen corrigeren werd een opstelling gekozen waarbij het tijdstip van de lozingen werd geregistreerd.

De urine van de eerste lozing werd als een apart monster behandeld om later, in evenredigheid met de tijd, over de voorgaande en de betreffende dag verdeeld te kunnen worden (voor opstelling zie figuur 19).

5.2.4. *Analysemethoden*

De analysemethoden voor droge stof, as, etherextract, koolstof en verbrandingswaarde werden uitgevoerd als beschreven door VAN ES (1961) en NIJKAMP (1969, 1971). N werd bepaald volgens de Kjeldahl-methode, ureum en ammoniak volgens de Conway-methode. De bepaling van het glucosegehalte in de infuusvloeistof en het lactosegehalte in de melk geschiedde volgens de polarimetrische methode. Het glucosegehalte in het bloed werd titrimetrisch bepaald volgens het normvoorschrift van het Nederlands Normalisatie Instituut (NEN 2404, april 1964; UDC: 612.122.1: 543.242.6). De aanwezigheid van glucose in de urine werd getest met Fehlings-reagens. De bepaling van de α -glucose-polymeren werd uitgevoerd als beschreven door GAILLARD en VAN 'T KLOOSTER (1973).

5.2.5. *Correctie voor toegevoegde conserveermiddelen*

De toevoeging van zwavelzuur aan het urinemonster en van formaline aan het faecesmonster veranderden de samenstelling enigszins.

- Voor de toevoeging van zwavelzuur werd niet gecorrigeerd, daar de weging van de urine plaats had na de toevoeging. Zowel de invloed van de verdunning als van het verlies aan koolzuur had dus plaats vóór de weging.
- De correctie voor de toevoeging van formaline aan de faeces werd toegepast als beschreven door VAN ES (1961).
- De toevoeging van HgCl_2 (maximaal 2,4 g) aan de melk (meestal meer dan 2,5 kg) was zo klein dat geen correctie werd nodig geacht.

5.2.6. *Proefdieren*

De proeven werden uitgevoerd met volwassen lacterende koeien van het Fries-Hollandse veeslag. De experimenten werden verricht in de verteringsstal (G 1 t/m G 7) en in de respiratiekamers (G 8 t/m G 13). Tijdens de proef werden de dieren eenmaal per week gewogen. In tabel 26 zijn gegevens betreffende de proefdieren vermeld.

5.2.7. Rantsoenen

Gedurende de eerste proefserie (G 1, G 2, G3) werd een rantsoen verstrekt dat weinig α -glucose-polymeren bevatte. Om dit te bereiken werd 2 kg cellulose in het rantsoen opgenomen. Tijdens de tweede proefserie (G 4, G 5, G 6) ontving het proefdier een normaal rantsoen. In beide proefseries werd ervoor gezorgd dat het rantsoen voorzag in de energiebehoefte, terwijl ook de hoeveelheid verstrekt vre ongeveer overeenkwam met de norm van het Centraal Veevoederbureau.

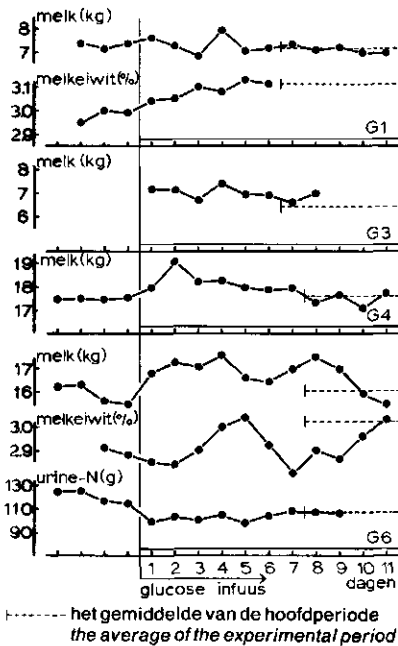
Daar een overmaat aan eiwit het effect van de gluconeogenese uit aminozuren op de uitscheiding van urine-N kan vertroebelen (zie figuur 18) werden de proeven voortgezet met rantsoenen waarin voldoende energie werd verstrekt maar waarvan het vre-gehalte aanzienlijk beneden de CVB-norm bleef.

Nadere gegevens betreffende de rantsoenen staan vermeld in tabel 26.

5.3. RESULTATEN

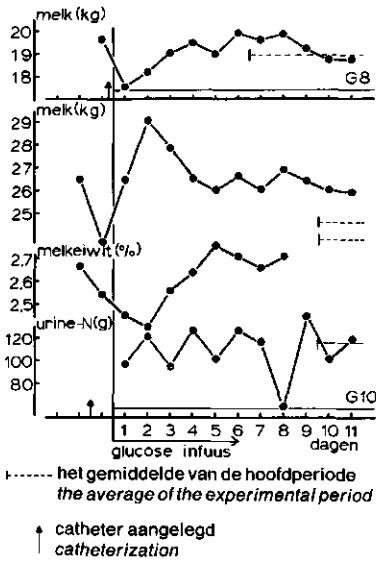
Tabel 27 en figuur 20 vermelden de resultaten van de eerste twee proefseries (G 1 t/m G 6) waarin de extra glucose via een duodenumfistel werd verstrekt.

De resultaten van de G 7, waarin afwisselend een infuus met en zonder glucose intraveneus werd toegediend zijn weergegeven in tabel 30 en 31 en figuur 23 en 24.



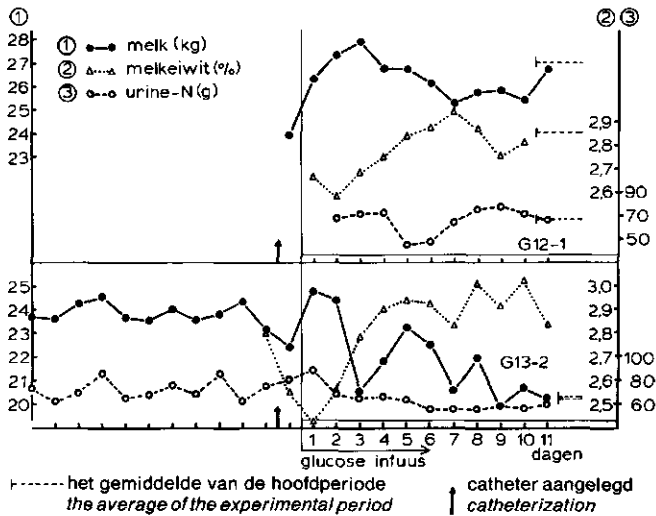
Figuur 20. De invloed van het glucose-infuus in het duodenum op de melkproductie, het melkeiwitgehalte en de hoeveelheid urine-N.

Figure 20. The influence of the glucose infusion in the duodenum on the milk production, protein content of the milk and the quantity of urinary N.



Figuur 21. De invloed van het intraveneuze glucose-infuus op de melkproductie, het melkeiwitgehalte en de hoeveelheid urine-N.

Figure 21. The influence of the intravenous infusion of glucose on the milk production, the protein content of the milk and the quantity of urinary N.



Figuur 22. De invloed van het intraveneuze glucose-infuus op de melkproductie, het melkeiwitgehalte en de hoeveelheid urine-N.

Figure 22. The influence of the intravenous infusion of glucose on the milk production, the protein content of the milk and the quantity of urinary N.

Tijdens de G 8 t/m G 13 werd een beperkte hoeveelheid eiwit met het rantsoen verstrekt. De invloed van het intraveneus glucose-infuus wordt weergegeven in tabel 28 en 29 en figuur 21 en 22.

5.3.1. De energie- en eiwitvoorziening

Tijdens de perioden waarin glucose werd geïnfundeed werd eenmaal een negatieve energiebalans gemeten (G 12-1); tijdens de blanco-perioden was dit driemaal het geval (G 9, G 11 en G 12-2), zie tabel 29. De meetnauwkeurigheid van de energiebalans is echter niet zeer groot, de standaardafwijking bedraagt 500-1000 kcal. Met uitzondering van de G 12-2 is de negatieve energiebalans steeds zodanig klein dat er daardoor geen extra uitscheiding van urine-N als gevolg van desaminering van aminozuren te verwachten is.

VAN ES en BOEKHOLT (1976) vonden dat eiwitmobilisatie eerst duidelijk optreedt bij energiebalansen kleiner dan ongeveer -20 MJ (-5000 kcal).

De vre-voorziening werd berekend uit het in de proeven bepaalde verteerbaar ruw eiwit. Rekening houdend met het verschil in verteerbaarheid van het eiwit tussen schapen en koeien (zie 3.10.2) zijn de vermelde voorzieningspercentages vermoedelijk wat te laag.

Hoewel vanaf de G 7 minder eiwit verstrekt werd kon alleen in de G 9 een duidelijk negatieve N-balans worden vastgesteld (tabel 29).

5.3.2. Het glucosegehalte in het bloed en de aanwezigheid van glucose in de urine

Tijdens de G 1 t/m G 6 werd telkens gedurende 7 dagen de urine getest op de aanwezigheid van glucose in de urine, terwijl dit tijdens de G 7 gedurende de gehele proef gebeurde. Geen enkele maal werd een positieve reactie waargenomen.

De afwezigheid van glucose in de urine is in overeenstemming met de normale glucosegehalten in het bloed (tabel 30). Ook kort na het begin van het glucose-infuus kon geen verandering in het bloedglucosegehalte worden waargenomen. Hoewel de bloedglucose slechts werd bepaald in de G 7 is geen afwijkende reactie te verwachten tijdens de overige proeven daar in die proeven minder glucose werd verstrekt.

5.3.3. De melkproductie

Het aanleggen van de catheter voor het intraveneuse infuus had steeds een daling van de melkproductie tot gevolg (figuur 21, 22 en 23). Omdat kort daarna (0-1 dag) de infusie van glucose begon is er niet steeds een duidelijk onderscheid tussen het herstel van de produktie en de toename tengevolge van glucose-toediening. Een toename van de melkproductie na het begin van het glucose-infuus trad niet op bij de lage produktie van de G 1 en de G 3 (figuur 20), maar was wel duidelijk waar te nemen in de overige infuusperioden (figuur 20, 21, 22 en 23).

De stijging van de produktie werd na enkele dagen gevolgd door een daling. Dit is het meest duidelijk tijdens de G 4 (figuur 20), G 10 (figuur 21), G 12-1 (figuur 22) en bij herhaling tijdens de G 7 (figuur 23). Van een hogere melkproductie tijdens de hoofdperioden met een glucose-infuus ten opzichte van de bijbehorende blanco-perioden, is dan ook niets te bespeuren (tabel 27 en 28). Tijdens de korte perioden van de G 7 daarentegen kan duidelijk een hogere produktie worden geconstateerd bij toediening van glucose (tabel 31). De

Tabel 27. Resultaten van de eerste twee proefseries.
 Table 27. Results of the first two experimental series.

	G1	G2	G3	G2-G1	G2-G3	G4	G5	G6	G5-G4	G5-G6
opgenomen ds ¹ , I _T	9,2	9,2	9,4			11,5	12,5	12,2		
glucose-infuus	+	-	+			+	-	+		
opgenomen N, I _N	186	184	190			302	321	315		
faecaal-N, F _N	79	75	77			119	111	114		
verteerde N, D _N	107	109	113	+2	-4	183	210	201	+27	+9
urine-N, U _N	68	77	68	+9	+9	82	98	107	+16	-9
melk-N, L _N	35	34	32	-1	+1	83	74	76	-9	-2
N-balans, R _N	+4	-2	+13	-6	-14	18	37	18	+20	+19
melk, L	7,16	6,73	6,42			17,57	16,35	16,07		
- eiwitgehalte ³	3,11	3,21	3,22	+0,1	0,0	3,01	2,90	3,02	-0,11	-0,12
- vetgehalte ⁴	-	-	-			3,38	3,34	3,15	-0,04	+0,19
dn	0,575	0,592	0,595			0,605	0,654	0,638		
dn, ir ²	0,822	0,841	0,842			0,796	0,849	0,832		
U _N /D _N , ir	0,444	0,496	0,426	+0,052	+0,070	0,342	0,360	0,408	+0,018	-0,048
vre-behoefte ⁵ g	797	770	750			1350	1274	1229		
vre-voorziening ⁶ %	84	88	94			85	103	102		

¹ excl. glucose

² F_N, met = 5 g/kg ds

³ protein content

⁴ fat content

⁵ D_{XF} - requirement

⁶ D_{XF} - supply/requirement

Tabel 28. Resultaten van de laatste drie proefseries.
 Table 28. Results of the last three experimental series.

	G8	G9	G9-G8	G10	G11	G11-G10	G12-1	G13-1	G13-G12	G12-2	G13-2	G12-G13
Opgenomen ds ¹ , I _r	13,7	13,7		14,9	15,4		14,5	15,3		13,9	13,9	
glucose-influus	+	-		+	-		+	-		-	+	
opgenomen N, I _N	299	300		344	357		314	329		298	296	
faecaal-N, F _N	111	121		123	135		122	134		120	111	
verteerde N, D _N	188	179	-9	221	222		192	195	+3	177	185	-7
urine-N, U _N	77	86	+9	117	116		67	64	-3	72	66	+6
melk-N, L _N	102	107	+5	107	107		121	98	-23	104	101	+3
N-balans, R _N	9	-14	-23	-4	-2		4	32	+28	2	18	-16
melk, L	18,97	17,97		24,63	24,20		26,94	22,11		23,92	20,25	
- eiwitgehalte ⁴	3,42	3,79	+0,37	2,78	2,83		2,86	2,83	-0,03	2,77	3,19	-0,42
- vetgehalte ⁵	3,90	4,60	+0,70	3,84	4,18		3,58	4,52	+0,94	4,10	3,59	+0,51
- energie ⁶	751	820		694	726		669	769		714	698	
vre-behoefte ⁷	1545	1591		1905	1954		1947	1862		1870	1537	
vre-voorziening ⁸	76	70		72	71		62	65		59	75	
urine, (ureum+NH ₃)-N _g				80	79		54	50	-4	56	47	+9
dn	0,629	0,596		0,642	0,621		0,612	0,592		0,596	0,625	
dn, ir ³	0,857	0,824		0,859	0,837		0,843	0,825		0,829	0,860	
U _N /D _N , ir	0,302	0,349	+0,047	0,397	0,389		0,245	0,237	-0,008	0,290	0,258	+0,032
beschikbare energie ² , M _E kcal	37619	35366		40976	38718		39251	39203		34431	37765	
energie-balans, R _E	472	-278		828	-1748		-1141	856		-3462	3274	
energie in urine, U _E	1713	2013	+300	1748	1738		1301	1187	-114	1289	1216	+73
energie in melk, L _E	14238	14725		17085	17556		18021	17005		17082	14124	

¹ excl. glucose

² incl. glucose

³ F_N, met = 5 g/kg ds

⁴ protein content

⁵ fat content

⁶ energy content

⁵ D_{xp}-requirement

⁸ D_{xp}-supply/requirement

maal werd meer opgenomen dan tijdens de infuusperiode. Tijdens de G 13-2 traden grote schommelingen op in de melkproductie. Hiervoor is geen oorzaak aan te geven.

5.3.3.1. Het melkeiwit

Het eiwitgehalte van de melk vertoont een duidelijk verband met de melkproductie. Een stijging van de productie gaat meestal gepaard met een daling van het gehalte zoals blijkt uit figuur 20 (G 1 en G 6), figuur 21 (G 10), figuur 22 (G 12-1) en figuur 23. Duidelijk anders reageert het eiwitgehalte in het tweede gedeelte van de infuusperiode van de G 13-2 (figuur 22). De daling van de melkproductie na het aanleggen van de catheter gaat steeds samen met een daling van het eiwitgehalte, figuur 21 (G 10), figuur 22 (G 13-2) en figuur 23. Er is geen systematisch verschil waar te nemen tussen de hoofdperioden met en zonder glucose-infuus.

De totale melkeiwitproductie (niet vermeld) vertoont enige stijging na het infunderen van glucose. De stijging van de melkproductie is relatief iets groter dan de daling van het eiwitgehalte. Dit komt ook tot uiting in de proefuitkomsten van de kortdurende perioden van de G 7 (tabel 31). Evenals de hogere melkproductie is ook de hogere melkeiwitproductie van korte duur.

5.3.3.2. Het melkvet

Alleen tijdens de G 7 werd het vetgehalte van de melk van elke melkwinning afzonderlijk bepaald. Het vetgehalte in de morgenmelk was steeds aanzienlijk lager dan in de avondmelk. Bij een gemiddelde avondmelk- en morgenmelkproductie van 13,0 kg en 17,5 kg bedroeg het vetgehalte gemiddeld 3,76 en 2,67%. Het verschil is zelfs zo groot dat in de grotere hoeveelheid morgenmelk meestal minder vet aanwezig was dan in de avondmelk. Bij de wisselingen van het infuus (blanco naar glucose en glucose naar blanco) daalde het vetgehalte in de eerstvolgende avondmelk in vier van de vijf gevallen, terwijl de eerstvolgende morgenmelk steeds een lager vetgehalte toonde. Figuur 23 laat een duidelijke daling van het gehalte zien in de dagmelk bij vier van de vijf wisselingen. Hoewel een directe invloed van het glucose-infuus op het vetgehalte niet waar te nemen is, ligt het gemiddelde gehalte in de blanco-perioden (3,3%) hoger dan in de glucose-perioden (2,9%) (tabel 31).

In de balansproeven gaat de toediening van glucose vrijwel steeds gepaard met een daling van het vetgehalte, alleen de G 4 vormt hierop een uitzondering.

5.3.3.3. De lactose

Het lactosegehalte is relatief veel minder variabel dan het eiwit- en vetgehalte (zie figuur 23). Het lactosegehalte vertoont een neiging tot dalen in de glucose-perioden van de G 7. De verandering in het lactosegehalte is naar verhouding klein ten opzichte van de verandering in de totale melkproductie. De totale lactoseproductie volgt dan ook zeer duidelijk het verloop van de melkproductie (figuur 23).

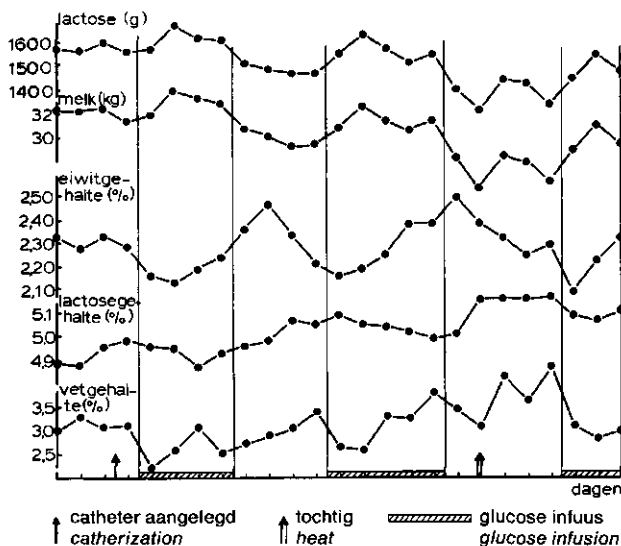
5.3.4. De uitscheiding van N in de urine

De hoeveelheid N die met de urine wordt uitgescheiden is mede afhankelijk van de hoeveelheid N die geresorbeerd wordt en de N die langs andere wegen wordt uitgescheiden of wordt aangezet in de weefsels (zie figuur 18). Tabel 27 geeft de resultaten van opgenomen en uitgescheiden hoeveelheden N van de eerste twee proefseries. Tijdens de eerste drie balansproeven met een glucose-infuus (G 1, G 3 en G 4) wordt minder N met de urine uitgescheiden dan in de bijbehorende blanco-perioden. In de vierde infuusproef (G 6) komt echter meer N in de urine terecht.

Als de hoeveelheid werkelijk verteerde N groter is kan meer N in de urine worden uitgescheiden. Dit is eveneens het geval als de hoeveelheid N in de melk kleiner is. Het lijkt juist bij het vergelijken van twee proeven hiermee rekening te houden. Om het gecorrigeerde verschil in urine-N te krijgen moet het oorspronkelijke verschil verminderd worden met het verschil in werkelijk verteerde N en vermeerderd worden met het verschil in melk-N. In het overzicht van de voornaamste resultaten (tabel 29) wordt naast de originele urine-N de gecorrigeerde hoeveelheid vermeld. Na correctie zijn de verschillen in de eerste proefserie (G 1 - G 3) beide positief en in de tweede serie beide negatief.

Om een wat beter beeld te krijgen van de aard van de optredende veranderingen werd in de G 7 een andere proefopzet gekozen. In plaats van het meten van verschillen tussen twee balansperioden werden de veranderingen gemeten tijdens kortdurende blanco- en glucose-perioden.

Figuur 24 toont het verloop van de urine-N-productie tijdens de G 7. De producties zijn gecorrigeerd naar een daglengte van 24 uur. De uitscheiding



Figuur 23. Het verloop van enkele kenmerken van de melkproductie.

Figure 23. The course of some characteristics of the milk production.

6. ONDERZOEK NAAR DE STIKSTOFHUISHOUDING

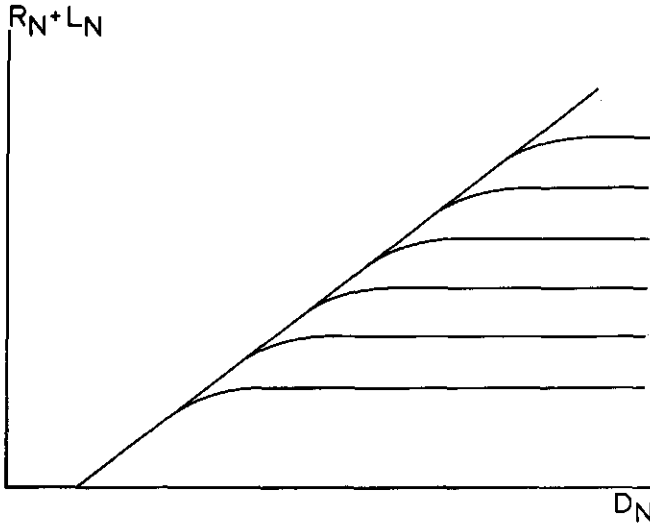
6.1. INLEIDING

Evenals bij de eenmagigen is ook bij de herkauwers de eiwitbehoefte in feite een aminozurenbehoefte. Voor niet te extreme rantsoenen is het echter mogelijk de benutting van het eiwit te bestuderen in relatie met het opgenomen verteerbare eiwit. Daar het eiwitgehalte wordt berekend uit het gehalte aan N zullen we de hoeveelheid N gebruiken als maatstaf voor het eiwit. De term verteerbaar ruw eiwit zal worden gebruikt in plaats van voedernorm ruw eiwit. Beide zijn in de hier beschreven proeven echter vrijwel steeds aan elkaar gelijk omdat als ruwvoer voornamelijk hooi werd gebruikt. Bij het voedernorm ruw eiwit is het vre gecorrigeerd voor de aanwezigheid van ammoniak in het ruwvoer (zie FRENS, 1958).

De verwerking van het eiwit onderscheidt zich van de verwerking van de energie in het bijzonder doordat in de eiwitstofwisseling de verstrekking van een extra hoeveelheid eiwit niet behoeft te resulteren in een grotere hoeveelheid eiwit in melk- en/of weefseltoename: zodra het aanbod de behoefte overschrijdt wordt het eiwit als energiebron gebruikt. Bij het onderzoek naar de benutting van het voereiwit is het daarom meestal van belang dat geen overmaat aan eiwit wordt verstrekt.

De schijnbare verteerbaarheid van het eiwit wordt bepaald door de werkelijke verteerbaarheid en het metabolisch faecaal eiwit. Dit laatste vormt meestal het overgrote deel van de N-fractie in de faeces. De hoeveelheid N in de faeces wordt mede bepaald door de aanwezigheid van beschikbare koolhydraten in de dikke darm. In een oriënterend onderzoek met fisteldieren werd nagegaan hoe de uitscheiding van N in mest en urine werd beïnvloed door de toevoeging van zetmeel of eiwit aan de digesta in de dikke darm door infusie via een ileumfistel (hoofdstuk 6.2).

Figuur 25 geeft een theoretische benadering van de omzetting van toenemende of afnemende hoeveelheden opgenomen eiwit in weefsel- en melkeiwit. Het dier gebruikt voor onderhoud een hoeveelheid eiwit die afhankelijk is van het lichaamsgewicht en de samenstelling van het rantsoen, in het bijzonder de hoeveelheid droge stof die nodig is voor onderhoud (het snijpunt met de X-as). Als een hoeveelheid eiwit wordt toegevoegd aan rantsoenen met een tekort aan eiwit zullen lacterende dieren extra N vastleggen in melk en weefsel in directe verhouding tot de extra hoeveelheid opgenomen eiwit (de hellende lijn). Als we de maximale produktie van het dier onder de gegeven omstandigheden naderen, zal de omzetting van voereiwit in melk- en weefselwit verminderen, wat tot uiting komt in een afbuiging van de hellende lijn. Na deze kromming zal de toevoeging van meer eiwit niet resulteren in de produktie van meer eiwit (de horizontale lijn). Op welk niveau de richting van de lijn begint te veranderen hangt voornamelijk af van het produktieniveau van het dier. Bij een afnemende



Figuur 25. Een schematische voorstelling van de omzetting van verteerbaar ruw eiwit (D_N) in melkeiwit (L_N) en weefsel-eiwit (R_N) bij toenemende of afnemende hoeveelheden opgenomen vre (uitgedrukt op N-basis).

Figure 25. A schematic picture of the utilization of digestible crude protein (D_N) for the synthesis of protein in milk (L_N) and tissues (R_N) at an increasing or decreasing intake of D_N (expressed on an N-basis).

opname van eiwit gebeurt hetzelfde in tegengestelde richting. Ter bestudering van dit reactiemechanisme werden een aantal N-balansproeven uitgevoerd met rantsoenen met een geringe of een normale hoeveelheid eiwit. Hieraan zal aandacht worden besteed in hoofdstuk 6.3.

Bij de behandeling van de literatuur werd de eiwitbehoefte benaderd door het vaststellen van de afzonderlijke onderdelen (factoren) van de behoefte. In hoofdstuk 6.4 zullen enkele factoren worden bepaald uit de beschikbare gegevens. Tevens zal aandacht worden besteed aan het verschil in vertering van het eiwit door schapen en koeien en de invloed van het voederniveau. Tenslotte zal ruime aandacht worden besteed aan de verwerking van het verteerde eiwit. Hierbij zal onder andere de hellende lijn uit figuur 25 (de minimumlijn) berekend worden. De resultaten zullen worden vergeleken met de uitkomsten van proeven van andere onderzoekers.

6.2. DE INVLOED VAN PROCESSEN IN DE DIKKE DARM OP DE EIWTBENUTTING

6.2.1. Algemene proefopzet

Het onderzoek naar de invloed van de hoeveelheid koolhydraten en eiwit in de dikke darm op de hoeveelheid eiwit in de faeces werd uitgevoerd met

koeien voorzien van een fistel in het einde van de dunne darm (ileum). Via deze ileumfistel werd maiszetmeel of soya-eiwit toegevoegd aan de digesta die het caecum bereikt. Ter vergelijking werd tevens een proef zonder infuus uitgevoerd. Na een voorperiode van meer dan 7 dagen werd tijdens een hoofdperiode van tenminste 8 dagen de N-balans bepaald. Het zetmeel en het eiwit werd, gemengd met water, continu door middel van een slangpomp in de ileumfistel gepompt.

Alle proefseries werden verricht met twee dieren. Tijdens de eerste twee proefseries werden drie opeenvolgende proeven uitgevoerd, die als volgt waren ingedeeld: zetmeel, blanco en eiwit. Beide dieren ontvingen hier dus gelijktijdig eenzelfde behandeling. De derde proefserie bestond uit twee proeven: blanco en eiwit. Tijdens beide perioden ontving één dier een infuus met eiwit. Tabel 33 geeft een overzicht van de uitgevoerde proeven en de toegepaste behandelingen. In de eerste twee proefseries werd vóór het begin van de balansperiode gedurende 4 halve dagen elk uur een monster genomen van de ileuminhoud. Als indicator werden Cr_2O_3 en PEG tweemaal daags in de pens gebracht. Voor en

Tabel 33. Gebruikte dieren en rantsoenen
Table 33. Animals and rations used.

Proef en behandeling ¹	dier animals	gewicht body weight kg	rantsoen, ration	
			hooi hay kg	krachtvoer concentrates kg
experiment and treatment ¹				
G 14A-Z	Witschoft 12	—	4,0	6,34
G 15A		—	4,0	6,34
G 16A-P		—	4,0	6,34
G 14B-Z	Tonia	—	4,0	4,22
G 15B		—	4,0	4,22
G 16B-P		—	4,0	4,22
G 17A-Z	Witschoft 12	566	6,0	6,0
G 18A		586	6,0	6,0
G 19A-P		599	6,0	6,0
G 17B-Z	Tonia	568	7,0	11,0
G 18B		559	7,0	9,0
VE1A-P	Dina 4	572	3,5	3,5
VE2A		549	3,5	3,5
VE1B	Anna 22	575	3,5	3,5
VE2B-P		561	3,5	3,5

¹ Z = zetmeelinfuus, starch infusion
P = eiwitinfuus, protein infusion

tijdens het nemen van de ileummonsters werden de rantsoenen met een tussentijd van 12 uur verstrekt.

6.2.2. *Wegen, bemonsteren en analyseren*

De uitvoering van de proeven kwam vrijwel geheel overeen met die beschreven in hoofdstuk 5.

De urine werd opgevangen in vaten waarin, ter verhinderen van een bacteriële werking, vooraf kwikjodide was toegevoegd. Van de dagelijkse hoeveelheden urine werd een constant percentage bewaard ter verkrijging van een verzamelmonster. Aan het verzamelmonster werd zwavelzuur toegevoegd om verlies van N te verhinderen. De analyseresultaten werden gecorrigeerd voor deze toevoeging, maar niet voor de gewichtsvermindering van het monster door CO₂-verlies.

Ter conservering van de faeces- en ileummonsters werd fenol toegevoegd, daar formaline de analyse van aminozuren en α -amino-N kan beïnvloeden.

Chroomoxyde, poly-ethyleenglycol, α -amino-N en α -glucosepolymeren werden geanalyseerd volgens de op het laboratorium gebruikelijke methode: in vers materiaal:

chromoxyde, zie VAN 'T KLOOSTER et al. (1969)

PEG, zie HYDEN (1955)

in gevriesdroogd materiaal: α -amino-N, zie VAN SLIJKE et al. (1941)

α -glucose-polymeren, zie GAILLARD en VAN 'T KLOOSTER (1973).

De analyse van α -glucosepolymeren werd uitgevoerd zonder voorafgaande extractie met 90% ethanol, zodat het analyseresultaat ook de mono-, di- en oligosacchariden omvat.

De analyse van aminozuren werd verricht met een JEOL-aminozuren-analysator in gevriesdroogd materiaal.

6.2.3. *Proefdieren*

Alle dieren waren voorzien van 2 duodenumfistels, 1 ileumfistel en 1 pensfistel. Dina 4 en Anna 22 waren voorzien van re-entrant-ileumfistels. Tabel 33 geeft een overzicht van de gebruikte proefdieren.

6.2.4. *Rantsoenen*

Alle rantsoenen bestonden uit hooi en krachtvoer. Tabel 33 geeft een overzicht van de verstrekte hoeveelheden.

6.2.5. *Resultaten*

De resultaten van de opname en uitscheiding van droge stof en N in de verschillende proefperiodes worden weergegeven in de tabellen 34 t/m 36.

De rantsoenen werden in alle proefperiodes door alle dieren goed opgenomen. Alleen tijdens de G 18 trad bij Tonia bij het begin van de hoofdperiode een verstoring van het verteringsproces op. De blanco-proef werd later alsnog met een maand vertraging uitgevoerd. Het nemen van de ileummonsters, behorend bij de blanco-periode, ging juist aan de verstoring vooraf.

Tabel 34. Een overzicht van de voornaamste resultaten van de N-balans in de eerste proefserie.
 Table 34. A survey of the most important results of the N balance in the first experimental series.

	Witschoft 12						verschil, difference			Tonia			verschil, difference									
	G14A		G15A		G16A		G14-G15		G16-G15		G14B		G15B		G16B		G14-G15		G16-G15			
	zetmeel ¹	starch	blanco	blanc	eiwit	protein	zetmeel	starch	blanco	blanc	zetmeel	starch	blanco	blanc	eiwit	protein	zetmeel	starch	blanco	blanc		
rantsoen, ration	I _T	g	8832	8951	9042	9042					7257	7236	7236	7244			7257	7236	7236	7244		
ds,	I _N	g	198	200	201	201	-2	1			155	154	154	154			155	154	154	154		
N,																						
infuus, infusio		g	455	0	0	0					478	0	0	0			478	0	0	0		
zetmeel	N	g	0	0	12	12	12				0	0	0	11			0	0	0	11		
faeces																						
ds,	F _T	g	3192	3093	2940	2940					2987	2396	2396	2550			2987	2396	2396	2550		
N,	F _N	g	83	77	75	75	6	-2			77	57	57	69			77	57	57	69		
verteerd, digested																						
ds,	D _T	g	6095	5857	6181	6181					4748	4840	4840	4765			4748	4840	4840	4765		
N,	D _N	g	115	123	138	138	-8	15			78	97	97	97			78	97	97	97		
urine-N,	U _N	g	95	102	104	104	-7	2			65	70	70	73			65	70	70	73		
melk-N,	L _N	g	0	0	0	0					23	21	21	20			23	21	21	20		
N-balans,	R _N	g	20	21	34	34	-1	13			-9	6	6	3			-9	6	6	3		
verteerbaarheid, digestibility																						
ds ² ,	d _T	%	64	65	68	68					59	67	67	65			59	67	67	65		
N ² ,	d _N	%	58	61	63	63					50	63	63	55			50	63	63	55		

¹ zetmeel-infuus, starch infusion

² exclusief infuus, excluding infusion

Tabel 35. Een overzicht van de voornaamste resultaten van de N-balans in de tweede proefserie.
 Table 35. A survey of the most important results of the N balance in the second experimented series.

		Witschoff 12						verschil, difference		Tonia		verschil, difference
		G17A	G18A	G19A	G17-G18	G19-G18	G17B	G18B			G17-G18	
		zetmeel ¹	blanco	eiwit ²			zetmeel	blanco				
		starch	blanc	protein			starch	blanc				
rantsoen, ration		I _T	10489	10492			13861	13777				
ds,	g	10454	10489	10492			13861	13777				
N,	g	213	214	215	- 1	1	297	288			9	
influx, infusie												
zetmeel	g	506	0	0			478	0				
N	g	0	0	14		14	0	0				
faeces												
ds,	g	4047	3572	3665			5526	5019				
N,	g	103	85	94	18	9	150	127			23	
verteerd, digested												
ds,	g	6913	6917	6923			8812	8758				
N,	g	110	129	135	- 19	6	146	161			- 15	
urine-N,												
melk-N,	g	76	96	99	- 20	3	60	78			- 18	
	g	28	23	23	5	0	95	77			+ 18	
N-balans,												
verteerbaarheid, digestibility	g	6	10	14	- 4	4	- 8	6			- 14	
ds ² ,	%	61	66	65			60	64				
N ² ,	%	52	60	56			50	56				

¹ zetmeel-influx, starch infusie

² eiwit-influx, protein infusie

³ exclusief influx, excluding infusie

Tabel 36. Een overzicht van de voornaamste resultaten van de N-balans in de derde proefserie uitgevoerd met Dina 4 en Anna 22.

Table 36. A survey of the most important results of the N balance in the third experimental series with Dina 4 and Anna 22.

behandeling <i>treatment</i>	Dina 4		verschil <i>difference</i>	Anna 22		verschil <i>difference</i>
	VE1A eiwit <i>protein</i>	VE2A blanco <i>blanc</i>	VE1-VE2	VE1B blanco <i>blanc</i>	VE2B eiwit <i>protein</i>	VE2-VE1
<i>rantsoen, ration</i>						
ds, I _T	g	6187		6191	6180	
N, I _N	g	138	0	138	138	0
<i>infuus, infusion</i>						
N	g	23	23	0	24	24
<i>faeces</i>						
ds, F _T	g	2128		2148	2147	
N, F _N	g	70	12	56	66	10
<i>verteerd, digested</i>						
ds, D _T	g	4153		4043	4188	
N, D _N	g	90	10	82	95	13
urine-N, U _N	g	66	10	66	77	11
N-balans, R _N	g	24	0	16	18	2
<i>verteerbaarheid, digestibility</i>						
ds, d _T	%	66		65	66	
N, d _N	%	49		60	52	

De toevoeging van zetmeel aan de ileum-digesta resulteerde in de G14A in een kleine toename van de hoeveelheid droge stof en N in de faeces. In de overige proeven was het verschil beduidend groter. In tabel 37 worden de verschillen tussen infuusperiode en blanco-periode weergegeven, gecorrigeerd voor verschillen in opgenomen droge stof en N. De correctie werd verricht met de aanname dat de verteerbaarheid van de ds 67% bedroeg en de werkelijke verteerbaarheid van het eiwit gelijk was aan 85%. Uit de tabel blijkt dat er een sterk verband bestaat tussen de toename in de faecaal ds en de faecaal N en dat het N-gehalte van het verschil in droge stof ongeveer 4% (25% eiwit) bedraagt.

In alle proeven met een zetmeelinfuus werd minder N in de urine uitgescheiden. In G14B ging de toename voornamelijk ten koste van de N-balans, terwijl in de G17B de eiwitvoorziening zo krap was dat de toename van de faecaal N resulteerde in een vermindering van de retentie.

Het N-gehalte van de faecaal ds-toename is groter dan het gehalte in de faeces van de blanco-periode (tabel 38). Dit komt eveneens tot uiting in het N-gehalte van de faeces tijdens de zetmeel-infuusperiodes. Alle 4 gehalten zijn groter dan in overeenkomstige blanco-perioden. Een bevestiging hiervan kan men tevens vinden in de hogere gehalten aan α -amino-N na infusie van zetmeel. De toename van de hoeveelheid eiwit in de faeces is waarschijnlijk een gevolg van een toename aan microbiële activiteit in het caecum en colon, gestimuleerd

Tabel 37. Verschillen in droge stof (ΔF_T) organische stof (ΔF_O) en N (ΔF_N) in de faeces, gecorrigeerd voor verschillen in opgenomen hoeveelheden, en verschillen in urine-N (ΔU_N), melk-N (ΔL_N) en N-balans (ΔR_N) tussen perioden met en zonder infuus.

Table 37. Differences in dry matter (ΔF_T) organic matter (ΔF_O) and N (ΔF_N) in faeces, corrected for differences in intake, and differences in urine-N (ΔU_N), milk-N (ΔL_N) and N-balance (ΔR_N) between periods with and without infusion.

	zetmeel infuus, starch infusion				eiwit infuus, protein infusion						
	G14A	G14B	G17A	G17B	G16A	G16B	G19A	VE1A	VE2B		
zetmeel, starch	g	455	478	506	478	N g	12	11	14	23	24
ΔF_T	g	139	584	486	479	ΔF_T g	-183	151	92	68	3
ΔF_O	g	81	512	408	443	ΔF_O g	-144	63	104	92	1
ΔF_N	g	6	20	18	22	ΔF_N g	-2	12	9	12	10
$\Delta F_N/\Delta F_T$	g/kg	45	34	37	45						
ΔU_N	g	-7	-5	-20	-18	ΔU_N g	2	3	3	10	11
ΔL_N	g	-	2	5	+18	ΔL_N g	-	-1	0	-	-
ΔR_N	g	-1	-15	-4	-14	ΔR_N g	13	-3	4	0	2

door de aanwezigheid van het geïnfundeerde zetmeel.

De toename aan ds in de faeces was in de laatste drie proeven ongeveer gelijk aan of zelfs groter dan de geïnfundeerde hoeveelheid zetmeel. Het organische-stofgehalte van de faeces in de infuusperiode verschilt niet van het gehalte in de blanco-perioden. De toename in faecaal ds bestond dus voornamelijk uit organische stof (tabel 37).

Het gehalte aan α -glucosepolymeren in de faecaal ds is in alle proeven zeer laag, maar vrijwel constant. Het gehalte in de faeces komt goed overeen met het gehalte in de ileum-digesta.

De verschillen met de blanco-periode bedroegen zowel bij infusie van zetmeel als van eiwit minder dan 10 g. Dit duidt erop dat er in faeces geen restanten van het geïnfundeerde zetmeel meer aanwezig waren. Een uitzondering vormt G 17B waar het gehalte in de faeces ongeveer twee maal zo hoog was (tabel 38), het verschil bedroeg echter slechts ruim 100 g. De extra hoeveelheid α -glucosepolymeren is echter ook hier niet afkomstig van het geïnfundeerde zetmeel, daar ook het gehalte in de ileum-digesta verhoogd was. Wellicht was hier al een verstoring van het verteringsproces aanwezig daar na het nemen van de ileum-monsters de proef tijdelijk gestaakt moest worden.

De infusie van eiwit in het ileum had geen duidelijke invloed op de hoeveelheid droge stof in de faeces (tabel 37). De hoeveelheid faecaal ds was in de G16A, in tegenstelling met de andere eiwitinfuusperioden, minder dan in de blanco-periode. Een vergelijking van de verteerbaarheid van ds en N in de G14A, G16A en de blanco-periode G15A met de andere proeven laat zien dat de G15A op hetzelfde niveau ligt, maar dat de verteerbaarheden van G14A en G16A de hoogste zijn van alle proeven. De wat afwijkende verschillen tussen infuusperiode (zetmeel en eiwit) en blanco-periode zijn dus niet het gevolg van een afwijkend resultaat in de blanco-periode.

Een vergelijking van de eiwitinfuusproeven met de blanco-perioden (tabel 34 t/m 37) laat zien dat de hoeveelheid N in de faeces tijdens de infuusperioden, met uitzondering van de G16A, toeneemt met ongeveer 10 g. Deze hoeveelheid

Tabel 40. Gehalten aan aminozuren in faeces en ileum van Witschoft 12.
 Table 40. Contents of amino acids in faeces and ileum of Witschoft 12.

aminozuur <i>amino acid</i>	faeces		ileum		faeces		ileum	
	G 14A zetmeel <i>starch</i>	G 15A blanco <i>blanc</i>	G 16A eiwit <i>protein</i>	G 15A blanco <i>blanc</i>	G 17A zetmeel <i>starch</i>	G 18A blanco <i>blanc</i>	G 19A eiwit <i>protein</i>	G 18A blanco <i>blanc</i>
	g/16 g N • 100							
lys	469	463	437	305	483	466	459	420
hist	119	116	116	111	122	122	120	125
arg	227	234	242	177	233	247	235	237
asp	647	618	626	602	672	652	641	650
thr	387	359	338	363	402	341	345	385
ser	341	338	329	347	362	344	325	367
glu	941	848	840	875	899	802	833	863
prol	371	294	308	297	328	334	324	344
gly	406	374	365	339	393	401	362	369
ala	509	469	425	419	490	460	430	433
val	382	383	370	318	400	390	379	391
ileu	319	328	331	241	353	364	361	324
leu	533	514	516	457	545	485	486	464
tyr	197	202	204	151	211	240	213	216
phe	—	253	276	212	277	281	281	277
cys	185	160	166	131	178	180	164	190
meth	158	142	134	70	162	146	136	112
EAA*	2594	2792	2760	2254	2977	2842	2802	2735
NEAA	3543	3303	3263	3161	3533	3413	3292	3432
100 • $\frac{\alpha\text{-amino-N}}{\text{totaal-N}}$	55	54	53	53	57	55	51	49
EAA essentiële aminozuren <i>essential amino acids</i>				NEAA niet-essentiële aminozuren <i>non-essential amino acids</i>				

faeces (lysine, histidine, arginine, glutaminezuur, proline, leucine, tyrosine en phenylalanine) of aanzienlijk lager (asparaginezuur en cystine). Geen van de gehalten in de faeces vertoont een overeenkomstige verandering tijdens de eiwitinfusperiode. Het gehalte van de α -amino-N in de totaal-N is zeer veel groter in de promine, maar daarentegen juist kleiner in de faeces tijdens het promine-infuus. Het aminozuurgehalte in de faeces tijdens het promine-infuus wordt dus niet beïnvloed door de samenstelling van de promine.

In de ileum-digesta komen zowel hogere als lagere aminozuren-gehalten voor dan in de faeces. Hogere gehalten vertonen threonine, serine, glutaminezuur en proline, terwijl de gehalten lager zijn voor lysine, arginine, glycine, alanine, valine, isoleucine, leucine, tyrosine, phenylalanine en methionine.

6.2.6. Discussie

De infusie van zetmeel in het ileum leidde tot een verhoogde uitscheiding van droge stof en N in de faeces. Deze bevinding is in overeenstemming met

Table 41. Gehalten aan aminozuren in faeces en ileum van Tonia en in het geïnfundeerde eiwit (promine).

Table 41. Contents of amino acids in faeces and ileum of Tonia and in the infused protein (promine).

aminozuur <i>amino acids</i>	faeces		ileum		faeces		ileum	pro- mine
	G 14B zetmeel <i>starch</i>	G 15B blanco <i>blanc</i>	G 16B eiwit <i>protein</i>	G 15B blanco <i>blanc</i>	G 17B zetmeel <i>starch</i>	G 18B blanco <i>blanc</i>	G 18B blanco <i>blanc</i>	
	g/16 g N * 100							
lys	493	432	386	343	536	494	388	660
hist	128	113	104	117	125	124	129	234
arg	251	210	242	201	245	261	233	800
asp	646	596	561	643	726	700	699	147
thr	374	338	297	376	423	391	398	348
ser	336	303	303	362	373	356	389	551
glu	954	782	764	896	986	886	919	2021
prol	278	298	271	309	330	319	364	576
gly	386	376	342	372	410	405	390	387
ala	528	440	390	442	537	496	464	371
val	375	364	330	360	439	413	399	491
ileu	325	308	293	258	394	384	328	481
leu	533	517	479	516	533	522	503	765
tyr	203	188	194	177	247	237	205	342
phe	271	257	256	247	301	296	259	506
cys	167	161	—	200	155	159	166	97
meth	116	138	61	107	148	139	107	74
EAA	2866	2677	2448	2525	3144	3024	2744	4359
NEAA	3498	3144	2825	3401	3764	3558	3596	4492
100 * $\frac{\alpha\text{-amino-N}}{\text{totaal-N}}$	59	53	50	55	56	51	59	72
EAA essentiële aminozuren <i>essential amino acids</i>					NEAA niet-essentiële aminozuren <i>non-essential amino acids</i>			

het resultaat van een zetmeelinfusie in het ileum van schapen door ORSKOV en FOOT (1969). De toename van de faecaal droge stof was in drie van de vier proeven ongeveer gelijk aan of zelfs groter dan de hoeveelheid toegevoegd zetmeel. In verhouding tot de opgenomen droge stof werd bij het zetmeelinfusus 1-8% meer droge stof uitgescheiden in de faeces, resulterend in een 1-8 eenheden lagere verteringscoëfficiënt van de ds. In eerdere onderzoeken aan dit laboratorium (VAN 'T KLOOSTER en ROGERS, 1969 en VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT, 1972) werd in 10 dierproeven 5 tot 15% van de opgenomen droge stof geresorbeerd tussen ileum en faeces. De extra droge stof in de faeces is waarschijnlijk afkomstig van het door de micro-organismen omgezette zetmeel en de droge stof die zonder zetmeelinfusus in de dikke darm geresorbeerd zou zijn. De extra droge stof was dus in de dikke darm aanwezig.

De infusie van zetmeel resulteerde tevens in een verhoging van de faecaal N. De toename van de faecaal N bedroeg 3, 13, 8 en 6% van de opgenomen N en is groter dan het percentage dat in proeven door VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT (1972) tussen ileum en faeces werd geresorbeerd (3,9 tot 5,9%). De verhoogde uitscheiding van faecaal N bij het zetmeelinfuus gaat dus gepaard met een toevoer van N naar de dikke darm en is niet afkomstig uit de dunne darm. Waarschijnlijk betekent dit een transport van ureum uit het bloed naar de dikke darm. THORNTON et al. (1970) gaven een infuus van glucose in het ileum van schapen en toonden aan dat ureum werd gebonden in de dikke darm. Ook NOLAN en LENG (1973) vonden met behulp van isotopentechnieken dat ureum wordt getransporteerd van het bloed naar de dikke darm. Een derde gedeelte van de ammoniak in de dikke darm was afkomstig van ureum uit het bloed.

Een verdere aanwijzing voor het transport van ureum naar de dikke darm kan men vinden in de vermindering van de uitscheiding van N via de urine. THORNTON et al. (1970) stellen dat er een preferentie bestaat voor de uitscheiding van N via de pens en de dikke darm boven de uitscheiding via de urine. Het is echter niet waarschijnlijk dat er sprake is van een preferentie, maar eerder van oorzaak en gevolg: de N uit het bloed die door de micro-organismen wordt vastgelegd en met de faeces wordt uitgescheiden behoeft niet via de urine te worden uitgescheiden.

KAUFMANN en HAGEMEISTER (1973) vonden bij melkkoeien een synthese van 18 tot 22 g microbiel eiwit per 100 g in de pens gefermenteerde organische stof. HOGAN and WESTON (1970) vermeldden een microbiële eiwitsynthese in de pens van schapen van 23 g eiwit per 100 g gefermenteerde organische stof. In de zetmeelinfuusproeven bedraagt de toename van de faecaal N, uitgedrukt als eiwit ($6,25 \cdot N$) per 100 g geïnfundeerd zetmeel 9, 26, 22 en 28 g. Dit komt goed overeen met de genoemde grootte van de microbiële eiwitsynthese.

Het aandeel van de α -amino-N in de totaal-N (51–55%) is iets lager dan in de proeven verricht door VAN 'T KLOOSTER en BOEKHOLT (1972) (55–60%). In de duodenum-digesta vonden zij een gehalte van 63–69%. Het hogere gehalte in de zetmeelinfuusproeven (55–59%) is mogelijk het gevolg van een hoger gehalte aan microbiel eiwit.

De hoeveelheid koolhydraten die de dikke darm bereikt is van invloed op de hoeveelheid faecaal N en dus op de verteerbaarheid van het eiwit. Deze hoeveelheid is onder normale omstandigheden steeds veel kleiner dan de hoeveelheid zetmeel die geïnfundeerd werd. De invloed op de verteerbaarheid is daarom waarschijnlijk beperkt. Verschillen in de verteerbaarheid van de droge stof van een rantsoen tussen dieren kunnen echter gepaard gaan met verschillen in de schijnbare verteerbaarheid van het eiwit. Bij het bepalen van het vregehalte van een voedermiddel of rantsoen met een klein aantal dieren kan dit van belang zijn.

Bij een voldoende N-voorziening met het rantsoen zijn de nadelige gevolgen van een grotere uitscheiding van faecaal N als gevolg van een grotere hoeveelheid beschikbare koolhydraten in de dikke darm te verwaarlozen. De grotere N-uitscheiding met de faeces gaat waarschijnlijk ten koste van het ureumgehalte

in het bloed en dus ook van de uitscheiding van N via de urine. Onder die omstandigheden vervult de dikke darm een concurrentiepositie van de pens met betrekking tot de recirculatie van N. Slechts bij een beperkte N-voorziening zijn de micro-organismen in de pens afhankelijk van de grootte van de recirculatie en is de concurrentiepositie van de dikke darm van belang. Door het lage ureumgehalte in het bloed verkeert de dikke darm dan echter in een nadelige positie, daar de toevoer naar de pens voornamelijk via het speeksel plaats vindt.

De infusie van eiwit ging in 4 van de 5 proeven gepaard met een geringe toename van de faecaal droge stof en een toename van de faecaal N. De toename van de N in verhouding tot de toename van de droge stof was in alle vier proeven groter dan bij de zetmeelinfuusproeven.

Dit zou erop kunnen duiden dat slechts een klein gedeelte van de extra hoeveelheid N werd omgezet in microbiel eiwit. Kennelijk had de afbraak van eiwit de overhand, wat gezien de ruime eiwit-koolhydraten-verhouding waarschijnlijk lijkt. Een aanwijzing in dezelfde richting kan men vinden in de verhouding van de α -amino-N tot de totaal-N. In alle eiwitinfuusproeven was deze kleiner dan in de blanco-perioden. Dit is mogelijk het gevolg van de toevoeging van een hoeveelheid niet-eiwit-N. Het ammoniakgehalte in de faeces werd niet bepaald.

De geïnfundeerde N kwam ongeveer voor de helft in de urine en voor de helft in de faeces terecht. De capaciteit van de microben in de dikke darm om N vast te leggen lijkt meer beperkt te zijn door de energievoorziening dan door de N-voorziening. De overmaat N wordt waarschijnlijk als ammoniak in het bloed opgenomen, in de lever omgezet tot ureum en met de urine uitgescheiden.

De aminozuregehalten in de ileum-digesta (blanco-periode) en de faeces van de verschillende proefperioden laten duidelijke verschillen zien. De gehalten in de faeces tijdens de verschillende proefperioden vertonen onderling een grotere overeenkomst dan met de ileum-digesta. Het is aannemelijk dat de microbiële activiteit in de dikke darm een duidelijke invloed heeft op het aminozuren-patroon.

6.3. DE BENUTTING VAN HET EIWIT BIJ EEN VERSCHILLEND EIWITNIVEAU

6.3.1. Algemene proefopzet

De eerste proefserie werd uitgevoerd met 6 koeien en bestond uit 2 opeenvolgende proefperioden. Tijdens de eerste proefperiode werd een rantsoen verstrekt met een hoeveelheid eiwit, overeenkomend met de norm van het CVB (hierna te noemen: normaal rantsoen). Tijdens de tweede proefperiode werd het eiwit in het rantsoen verminderd door gebruik van een eiwitarm krachtvoer (hierna te noemen: eiwitarm rantsoen). Gedurende de tweede proefserie werd in 3 opeenvolgende perioden aan 4 koeien een eiwitarm, een normaal en een eiwitarm rantsoen verstrekt.

Tabel 42. Gegevens betreffende proefdieren en rantsoenen.
 Table 42. Data concerning experimental animals and rations.

proef exp.	dier animal	gewicht weight	rantsoen ration		proef exp.	dier animal	gewicht weight	rantsoen ration		
	nr	kg	kg			nr	kg	kg		
			hooi hay	meelmengsel concentrates				hooi hay	brok pellets	soyaschroet soybean meal
R 122	1	522	8,0	9,00	NR 1	1	511	7,0		
	2	550	8,0	5,50		2	510	7,0	5,0	
	3*	547	8,0	7,00		3	575	7,0	6,0	
	4	511	8,0	7,25		4	466	7,0	6,5	
	5	531	8,0	7,00	NR 2	1	536	7,0	4,0	1,0
	6	478	8,0	8,00		2	515	7,0	4,0	1,0
R 123	1	519	8,0	8,50	NR 3	1	570	7,0	3,5	
	2	550	8,0	4,50		2	523	7,0	5,0	1,0
	3*	521	8,0	7,50		3	604	7,0	5,0	1,0
	4	498	8,0	5,75		4	491	7,0	5,0	
	5	524	8,0	5,75						
	6	480	8,0	7,25						

* koe 3 uit de R 122 werd vóór de R 123 vervangen door een ander proefdier
 cow nr 3 from R 122 was replaced by another cow before R 123

Na een voorperiode van ongeveer 2 weken werd in een hoofdperiode van 12 dagen de energie- en N-balans bepaald op een wijze zoals vermeld in 5.2.

6.3.2. Wegen, bemonsteren en analyseren

Op enkele uitzonderingen na was de gedragslijn hetzelfde als die beschreven in hoofdstuk 5.

De urine werd ditmaal niet opgevangen in vaten met wat zwavelzuur. Ter vermindering van een bacteriële werking in de urine werd vooraf kwikjodide in het opvangvat gebracht. Van de urine werd een neutraal en een zuur verzamelmonster gemaakt. Het zure monster werd aangezuurd met zwavelzuur om verlies van N te verhinderen. Aan het neutrale monster, gebruikt voor de bepaling van het koolzuur- en koolstofgehalte, werd 2 ml formaline als conserveermiddel toegevoegd.

De analyseresultaten werden gecorrigeerd voor de toevoeging van zwavelzuur of formaline aan het verzamelmonster.

6.3.3. Proefdieren

De proeven werden uitgevoerd met volwassen koeien van het Fries-Hollandse veeslag. Het lichaamsgewicht van de proefdieren lag tussen 466 en 604 kg, de melkproduktie tussen 1 en 23 kg (zie tabel 42 en 44). Tijdens de hoofdperiode verbleven de dieren in de verteringsstal of in de respiratiekamers.

6.3.4. Rantsoenen

De gebruikte rantsoenen bestonden uit hooi en krachtvoer (zie tabel 33). Voor de eerste proefserie werd een normaal en een eiwitarm meelmengsel

samengesteld. Het eiwitarme mengsel werd verkregen door vervanging van sojaschroot door eiwitarme produkten. Het eiwitrijke rantsoen, voor de 2e proefperiode, werd verkregen door naast een eiwitarme krachtvoerbrok soya-schroot te verstrekken.

Tabel 43. De opname en vertering van de rantsoenen.
Table 43. Intake and digestion of rations.

proef <i>exp.</i>	dier <i>animal</i>	rantsoensamenstelling <i>r ration composition</i>					vre D _{XP}	% van CVB-norm <i>% of Dutch standard</i>
		ds I _T	re I _{XP}	vre D _{XP}	re I _{XP/T}	vre D _{XP/T}		
nr	nr	g			%			
122	1	15021	2065	1187	13,75	7,90	68	
123	1	14574	1763	919	12,10	6,30	57	
122	2	11769	1544	920	13,12	7,82	85	
123	2	10854	1276	716	11,76	6,59	73	
122	3*	13129	1768	1046	13,46	7,97	77	
123	3*	13476	1634	821	12,12	6,10	56	
122	4	13451	1811	1028	13,46	7,64	69	
123	4	12091	1437	765	11,88	6,33	57	
122	5	13024	1757	1107	13,48	8,50	81	
123	5	11740	1407	811	11,40	6,90	67	
122	6	13824	1892	1148	13,68	8,30	77	
123	6	13110	1586	897	11,86	6,84	64	
NR1	1	10328	1066	517	10,32	5,00	62	
NR2	1	10415	1426	891	13,69	8,56	132	
NR3	1	9155	1086	640	11,86	6,99	145	
NR1	2	10409	1074	496	10,32	4,76	54	
NR2	2	10458	1431	878	13,68	8,40	98	
NR3	2	10422	1205	661	11,57	6,34	80	
NR1	3	11242	1152	562	10,25	5,00	54	
NR2	3	11289	1504	915	13,32	8,10	93	
NR3	3	10441	1208	687	11,57	6,58	82	
NR1	4	11619	1186	563	10,21	4,85	53	
NR2	4	11715	1541	952	13,16	8,13	92	
NR3	4	10410	1204	676	11,56	6,49	72	

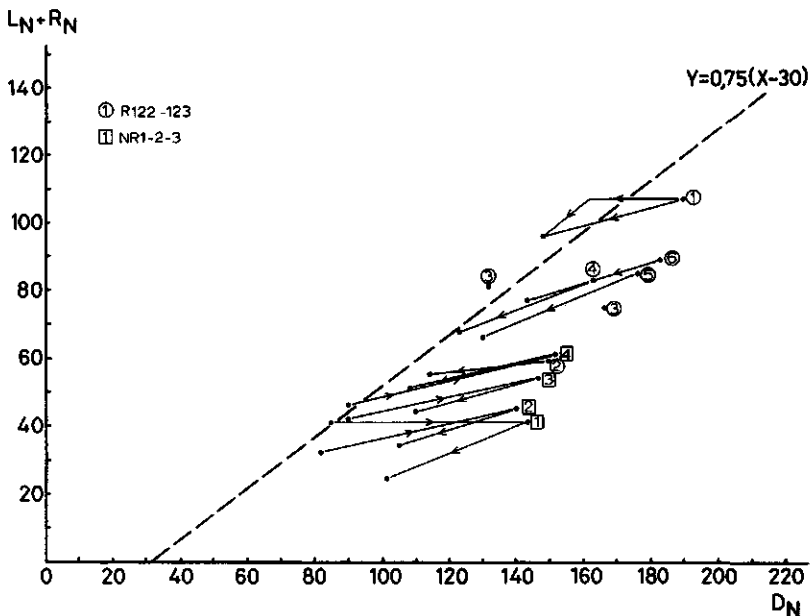
* verschillende dieren
different animals

6.3.5. Resultaten en discussie

De resultaten van de energie- en N-balansproeven zijn vermeld in tabel 43 en 44. In verband met het dalen van de melkproductie bij het vorderen van het lactatiestadium, werd in sommige proeven de hoeveelheid krachtvoer aangepast aan de melkproductie die verwacht werd in de proefperiode. In tabel 43 wordt de vre-voorziening uitgedrukt als percentage van de vre-behoefte, berekend volgens de CVB-norm. De hoeveelheid vre werd hierbij bepaald in de koeienproef. Ten gevolge van het verschil in verteerbaarheid tussen koeien en schapen zijn de aangegeven voorzieningspercentages lager dan de feitelijke, daar de CVB-norm is gebaseerd op verteerbaarheidsgegevens met schapen.

De berekende energiebalans is in vrijwel alle proeven duidelijk positief. Het gebruik van eiwit ten behoeve van de energievoorziening kan daarom uitgesloten worden geacht tenzij het eiwitaanbod de behoefte overschrijdt. De negatieve N-balansen komen voornamelijk voor bij de proeven waarin een eiwitarm rantsoen werd verstrekt. Dit vormt een aanwijzing dat bij die rantsoenen de eiwitvoorziening onvoldoende was. Onder die omstandigheden kunnen we een maximale benutting van het eiwit verwachten. Geprojecteerd in figuur 25 zullen de proeven met een onvoldoende eiwitvoorziening deel uitmaken van de hellende lijn, terwijl de proeven met een ruime eiwitvoorziening op de horizontale lijnstukken liggen.

In figuur 26 zijn de verkregen proefresultaten weergegeven op soortgelijke



Figuur 26. De benutting van het eiwit in opeenvolgende proeven met een eiwitarm en een normaal rantsoen.

Figure 26. The utilization of the protein in successive experiments with a protein poor and a normal ration.

Tabel 44. De retentie van energie en N en de produktie van melk.
 Table 44. Retention of energy and N and production of milk.

proef <i>exp.</i>	dier <i>animal</i>	balans, <i>retention</i>		melk, <i>milk</i>			benutting van het verschil in vre <i>utilization of difference in D_{xp}</i>	
		energie <i>energy</i>	N		eiwit <i>protein</i>	vet <i>fat</i>		N
nr	nr	kcal	g	kg	%	g	%	
122	1	2326	4,6	22,93	2,85	3,71	102,5	15
123	1	1869	0,2	21,29	2,87	3,54	96,0	
122	2	1148	1,3	12,14	3,04	3,53	57,8	-4
123	2	1508	6,3	10,33	3,03	3,66	49,1	
122	3*	- 504	- 9,5	16,24	3,30	3,83	84,1	-
123	3*	- 1180	1,7	18,05	2,81	3,86	79,4	
122	4	414	4,1	15,47	3,26	5,17	79,0	25
123	4	1262	- 7,2	14,22	3,35	4,67	74,6	
122	5	2169	2,6	15,75	3,34	4,05	82,4	29
123	5	2353	- 8,0	13,80	3,45	3,88	74,5	
122	6	2418	7,1	19,40	2,70	3,61	82,0	17
123	6	2495	0,6	18,30	2,67	3,46	76,5	
NR1	1	1658	2,9	8,02	2,99	3,74	37,6	9
NR2	1	3466	12,5	5,13	3,53	3,81	28,4	
NR3	1	1195	16,4	1,00	4,91	4,08	7,7	29
NR1	2	370	- 15,2	9,23	3,27	3,89	47,2	30
NR2	2	1369	- 4,7	8,55	3,71	4,10	49,8	
NR3	2	n.b.	- 7,7	7,53	3,55	4,01	41,9	17
NR1	3	- 536	- 9,6	9,92	3,33	4,35	51,8	29
NR2	3	1182	2,7	9,47	3,43	4,00	50,9	
NR3	3	n.b.	5,6	6,16	3,96	5,01	38,2	13
NR1	4	1134	- 14,8	10,15	3,80	5,02	60,5	33
NR2	4	2740	2,3	10,11	3,72	4,67	58,9	
NR3	4	n.b.	2,8	7,41	4,13	5,84	47,9	13

* verschillende dieren
different animals -
 n.b. = niet bepaald, *not determined*

wijze als in figuur 25. De punten die betrekking hebben op de proef met een eiwitarm en een normaal rantsoen zijn daarbij verbonden. De verbindingslijnen geven niet het verloop van de eiwitbenutting weer bij verlaging of verhoging van de eiwitvoorziening. Theoretisch verloopt de benutting volgens een gebogen

lijn zoals aangegeven bij de hoogste verbindingslijn in figuur 26.

In figuur 26 is tevens de hellende lijn (minimumlijn) weergegeven die proeven vertegenwoordigt, waarin minder dan 65% van de vre-behoefte volgens de CVB-norm werd verstrekt. De afleiding van deze lijn zal in hoofdstuk 6.5 worden besproken.

Bij het vergelijken van twee bij elkaar behorende punten in figuur 26 moet men ermee rekening houden dat er tussen beide proeven 1 maand tijdsverschil is. Als de melkproduktie ten gevolge van het lactatiestadium 1 kg per maand daalt, zal het tweede punt onafhankelijk van de eiwitvoorziening ongeveer 5 g N lager liggen. Rekening houdend met dit verschil vormt de tangens van de verbindingslijn een maat voor de benutting van de hoeveelheid verteerbaar ruw eiwit die het verschil vormt tussen het eiwitarme en het normale rantsoen. Bij 10 van de 13 verbindingslijnen ligt deze benutting tussen de 10 en 30% (tabel 44). Dit is aanzienlijk minder dan de maximale benutting die overeenkomt met de minimumlijn (75%). De lagere benuttingspercentages hebben in het bijzonder betrekking op die lijnen, die wat verder van de minimumlijn verwijderd liggen: 122/123-2, 122/123-6, NR 2/3-3 en NR 2/3-4. De lijnen van de NR 1/2/3-1 tonen een wat afwijkend verloop als gevolg van een sterke produktiedaling die geen verband houdt met de aard van het rantsoen.

In figuur 25 en 26 is de afbuiging van de minimumlijn naar de horizontale lijn vrij abrupt weergegeven. Voor de eiwitvoorziening van het melkvee is de aard van de afbuiging van groot belang daar de optimale voorziening op dit lijnstuk is gelegen. De resultaten van de onderhavige proeven verschaffen geen inzicht in de overgang van de hellende naar de horizontale lijn.

6.4. VERWERKING VAN BESCHIKBARE GEGEVENS VAN ENERGIE- EN N-BALANSPROEVEN MET MELKVEE

6.4.1. Beschikbare gegevens

Voor de uitvoering van een aantal berekeningen werd gebruik gemaakt van de resultaten van energie- en N-balansproeven uit eigen onderzoeken en uit onderzoeken aan dit laboratorium uitgevoerd door DR. IR. A. J. H. VAN ES en DR. IR. Y. VAN DER HONING. Verder kon worden gebruik gemaakt van resultaten die welwillend door andere onderzoekers ter beschikking waren gesteld: resultaten van energie- en N-balansproeven uitgevoerd aan het 'Ruminant Nutrition Laboratory' te Beltsville, USA, door DR. P. W. MOE c.s., resultaten van N-balansproeven uitgevoerd door DR. P. D. MÖLLER van het 'Landøkonomisk Forsøgslaboratorium' te Kopenhagen (MÖLLER, 1973) en resultaten van verteringsproeven met gras uitgevoerd aan het toenmalige Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek te Wageningen door A. KEMP (zie KEMP et al., 1961). Het materiaal werd aangevuld met gegevens over krachtvoedermiddelen van de Nederlandse veevoedertabel. Tabel 45 geeft een overzicht van de beschikbare gegevens en de belangrijkste kenmerken.

Tabel 45. Een overzicht van de beschikbare gegevens.
Table 45. Survey of data available.

referentienummer reference number	rantsoen type ration type	aantal number	diersoort kind of animal	herkomst source
1	ruwvoer ¹ + krachtvoer ²	362	melkkoeien ⁶	laboratorium voor Fysiologie der Dieren, Wageningen
2	hooi ³ + krachtvoer	101	melkkoeien	zie 1
3	silage + krachtvoer	56	melkkoeien	zie 1
4	ruwvoer + krachtvoer	258	melkkoeien/ schapen ⁷	zie 1
5	ruwvoer + krachtvoer	115	melkkoeien	Landøkonomisk Forsøgslaboratorium, Kopenhagen
6	ruwvoer + krachtvoer	342	melkkoeien	Ruminant Nutrition Laboratory, Beltsville, USA
7	gras	62	melkkoeien	zie 1
8	gras	54	melkkoeien	Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek, Wageningen
9	ruwvoer + krachtvoer	257	droogstaande koeien ⁸	zie 1
10	krachtvoedermiddelen ⁴	254	schapen	Nederlandse veevoedertabel
11	geselecteerde gegevens ⁵	21	melkkoeien	zie 1

		referentienummer, reference number								
		1			11			6		
		aantal number	gemiddelde average	spreiding RSD	aantal number	gemiddelde average	spreiding RSD	aantal number	gemiddelde average	spreiding RSD
W	kg	362	530	39	21	521	31	342	552	102
PL ⁹	%	350	40	17	15	40	16	339	51	24
q	%	358	56	4	19	54	5	342	59	6
I _r	g	362	14495	2136	21	13830	2229	342	12937	3390
I _{XP}	g	362	2332	541	21	1626	345	342	2349	809
D _{XP}	g	362	1463	398	21	851	210	342	1641	626
I _{XF}	g	334	2348	1408	19	3093	1136	—	—	—
M _E	kcal	358	35215	5067	19	31815	4035	342	33134	8793
I _{XP} /I _r	g/kg	362	160	23	21	117	11	342	181	39
D _{XP} /I _r	g/kg	362	100	19	21	61	7	342	127	36
d _o	%	362	69	5	19	66	6	342	70	7
L	g	362	18851	5246	21	17660	6010	—	—	—
L _N /L	g/kg	362	4.90	0.33	19	4.83	0.27	342	5.76	0.83
R _E	kcal	358	-237	2508	19	-264	2509	342	690	5618
R _N	g	361	7	10	21	-2	7	340	10	22

¹ roughage ² concentrates ³ hay ⁴ feedstuffs ⁵ selected data ⁶ milking cows ⁷ sheep ⁸ dry cows

⁹ PL = % lang, long

6.4.2. Berekening van het verteerbaar ruw eiwit en het metabolisch faecaal eiwit.

Voor de berekening van de werkelijke verteerbaarheid van het eiwit en het metabolisch faecaal eiwit werd gebruik gemaakt van verschillende vergelijkingen, waarvan sommige reeds eerder werden vermeld (3.2.1) (zie tabel 46). De verteerbare N wordt berekend als het verschil tussen de opgenomen N en de faecaal N. Daarom werd de voorkeur gegeven aan een directe berekening van de faecaal N. Tevens komen dan de verschillen tussen de vergelijkingen duidelijker naar voren. Overigens bestaat er geen essentieel verschil tussen de beide benaderingswijzen. Voorts zal ter vergelijking met de resultaten van de faecaal N en omdat deze berekeningswijze veel wordt toegepast, ook de berekening van de verteerbare N worden vermeld.

In de vergelijkingen 1, 2, 5 en 7 is a een maat voor de werkelijke onverteerbaarheid van het eiwit, terwijl a¹ in vergelijking 9 de werkelijke verteerbaarheid

Tabel 48. Regressie-analyse ter bepaling van F_N/I_T , F_N/F_T en D_N/I_T (formule 5, 6, 7 en 9 uit tabel 46): $Y = aX + b$.

Table 48. Regression analysis for the estimation of F_N/I_T , F_N/F_T and D_N/I_T (formula 5, 6, 7 and 9 from table 46): $Y = aX + b$.

referentie- nummer uit tabel 45 reference number from table 45	Y g/kg	X			b	r ² %	\bar{Y} g/kg	RSD	VC %	signifi- cantie signifi- cance
		I_N/I_T	$k \cdot I_N/I_T$	I_N/F_T						
		a ₁	a ₂	a ₃						
	D_N/I_T (formule 9)									
1 rr ¹	0,833			-5,3	95	16,0	0,75	4,7	***	
5 rr	1,011			-8,3	93	14,9	0,68	4,5	***	
6 rr	0,912			-6,1	96	20,3	1,24	6,1	***	
9 rr	0,913			-6,4	97	14,1	0,87	6,2	***	
10 kv ¹	0,936			-5,3	98	30,6	3,80	12,4	***	
7 gr ¹	0,934			-6,3	98	27,4	0,85	3,1	***	
8 gr	0,929			-5,5	99	21,2	0,63	3,0	***	
	F_N/I_T (formule 5)									
1 rr	0,167			5,3	41	9,6	0,75	7,9	***	
5 rr	-0,011			8,3	0	8,0	0,68	8,4	NS	
6 rr	0,087			6,1	16	8,6	1,24	14,5	***	
9 rr	0,087			6,4	22	8,3	0,87	10,5	***	
10 kv	0,064			5,3	18	7,7	3,80	49,4	***	
7 gr	0,066			6,3	18	8,7	0,85	9,7	***	
8 gr	0,071			5,5	38	7,6	0,63	8,3	***	
	F_N/I_T (formule 6)									
1 rr		0,42		5,9	50	9,6	0,70	7,2	***	
6 rr		0,41		5,1	41	8,6	1,05	12,2	***	
9 rr		0,49		4,8	60	8,3	0,63	7,5	***	
10 kv		0,42		4,2	42	7,7	3,20	41,5	***	
7 gr		0,24		6,6	23	8,7	0,82	9,4	***	
	F_N/F_T (formule 7)									
1 rr			0,223	11,4	77	28,7	2,10	7,3	***	
6 rr			0,143	14,9	66	29,5	3,60	12,2	***	
9 rr			0,171	13,9	84	26,3	2,16	8,2	***	
10 kv			0,049	27,6	50	40,4	17,27	42,8	***	
7 gr			0,060	27,2	10	36,2	4,00	11,1	*	

NS niet significant, *not significant*

* $P < 0,05$

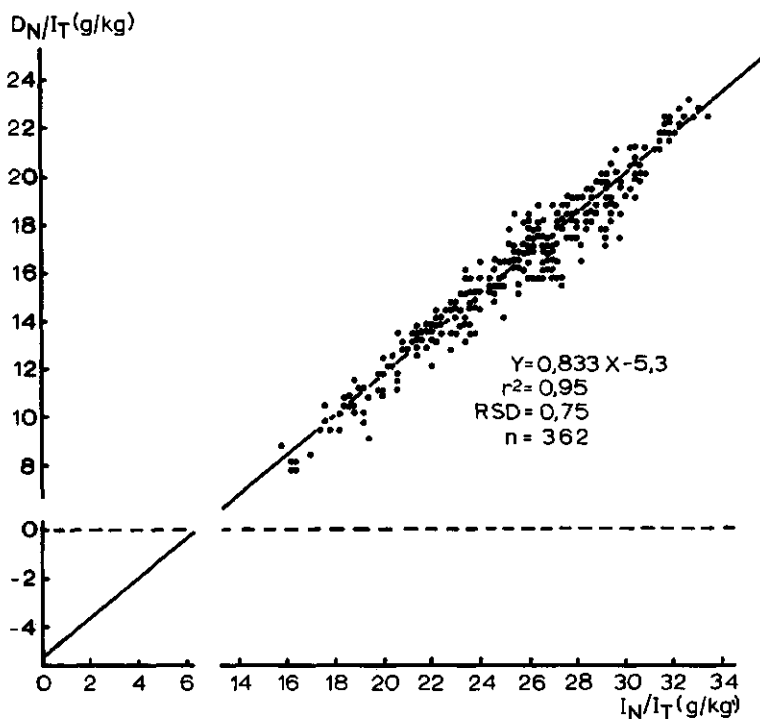
*** $P < 0,001$

¹ rr = rantsoen voor rundvee, *rations for cattle*

kv = krachtvoedermiddelen, schapen, *concentrate feedstuffs, sheep*

gr = grasrantsoenen voor melkvee, *grass-rations for cattle*

Vrijwel alle regressievergelijkingen zijn zeer significant. De niet-significante regressie verkregen uit de Deense gegevens kan het gevolg zijn van het feit dat hier slechts drie soorten rantsoenen werden gebruikt, terwijl het overige materiaal zeer gevarieerde rantsoenen vertegenwoordigt.



Figuur 27. De relatie tussen het gehalte aan verteerbare N en het N-gehalte in het rantsoen in 362 proeven met melkkoeien.

Figure 27. The relation between the digestible-N-content and N-content of the ration in 362 experiments with lactating cows.

6.4.2.1. De werkelijke verteerbaarheid van het eiwit

De grotere r^2 bij formule 6 (tabel 48) ten opzichte van formule 5 vormt een aanwijzing dat verschillen in de werkelijke (on)verteerbaarheid van het eiwit gepaard gaan met verschillen in de (on)verteerbaarheid van de droge stof. Met uitzondering van de grasrantsoenen zou de werkelijke onverteerbaarheid van het eiwit 40–50% van de onverteerbaarheid van de droge stof bedragen (a_2). De gemiddelde bijbehorende onverteerbaarheid van het eiwit ($a_2 \cdot k$) bedraagt 14, 12, 16 en 9%. Het lagere gemiddelde (9%) voor de gegevens uit de veevoedertabel is waarschijnlijk het gevolg van een hogere verteerbaarheid van het eiwit bij schapen. Volgens formule 5 bedraagt de onverteerbaarheid van het eiwit in de rundveerantsoenen 8–17% en volgens formule 7 14–22%. Figuur 27 geeft een beeld van de gegevens waaruit de eerste regressielijn van tabel 48 werd berekend. Tengevolge van de verschillen in de werkelijke verteerbaarheid

van het eiwit zou men verwachten dat de spreiding van Y groter wordt bij het toenemen van X. In figuur 27 lijkt dit ten dele het geval te zijn tot een N-gehalte van 28 g/kg (17,5% re), daarboven neemt de spreiding weer af. De overige vergelijkingen van formule 9 uit tabel 48, waarvan de figuren niet zijn weergegeven, vertonen een beeld waarbij de spreiding over het gehele gebied gelijk blijft. Dit zou erop kunnen wijzen dat de verschillen in werkelijke verteerbaarheid kleiner zijn bij het toenemen van het eiwitgehalte. De verschillen in vregehalte bij een bepaald re-gehalte kunnen in dit materiaal mogelijk beïnvloed zijn door verschillen in voederniveau.

Voor grasrantsoenen is er niet veel verschil tussen formule 5 en formule 6 ($r^2 = 18$ en 23%). De onverteerbaarheid van het eiwit bedraagt 7 resp. 6%. De verteerbaarheid van het gras lijkt dus wat beter dan van de overige rantsoenen.

6.4.2.2. De metabolische faecaal stikstof

In tabel 48 is de constante b een maat voor de MFN. Met uitzondering van de niet-significante regressievergelijking uit de Deense gegevens ligt de MFN, berekend uit formule 5 (of formule 9), tussen 5,3 en 6,4 g N per kg droge stof. Groter zijn de verschillen in de gecorrigeerde formule (6): 4,8 tot 5,9 voor de rundveerantsoenen, 4,2 voor de schapenrantsoenen (voedermiddelen) en 6,6 voor de grasrantsoenen voor melkvee.

Drukt men de MFN uit per kg faecaal ds (formule 7) dan treedt er een verschil van ongeveer 100% op tussen de MFN voor de rundveerantsoenen enerzijds en de schapen- en grasrantsoenen anderzijds. De MFN per kg faecaal ds lijkt dus niet constant te zijn.

De berekende MFN-waarden zijn over het algemeen iets groter dan het gemiddelde van 4,9 g per kg ds dat het onderzoek van de literatuurgegevens opleverde (3.2.3, tabel 3).

6.4.3. Verschillen in werkelijke verteerbaarheid en MFN tussen ruwvoer en krachtvoer

In de literatuur zijn geen gegevens beschikbaar waarbij een vergelijking werd gemaakt in werkelijke verteerbaarheid en MFN tussen ruwvoerders en krachtvoer.

Uit de beschikbare gegevens van de energie- en N-balansen werden gegevens geselecteerd die betrekking hebben op rantsoenen met hooi plus krachtvoer en grassilage plus krachtvoer (tabel 45, nr. 2 en 3). De gegevens werden verwerkt via een multiple regressie-analyse waarbij de opgenomen N en droge stof, aanwezig in ruwvoer en krachtvoer, afzonderlijk konden worden ingebracht. In tabel 49 zijn de verkregen resultaten vermeld.

Duidelijk komt naar voren dat de splitsing van het rantsoen in een ruwvoeren en een krachtvoeraandeel geen betere regressievergelijking oplevert (geen verschillen in r^2 en VC). De onverteerbaarheid van het ruw eiwit (a) in het ruwvoer is in alle regressievergelijkingen groter dan van het ruw eiwit in het krachtvoer. Het eiwit in het krachtvoer lijkt wat beter verteerbaar dan in het hooi en de silage. Wat de MFN betreft (b) doen zich geen eenduidige veranderingen voor.

Tabel 49. Een multiple regressie-analyse ter bepaling van verschillen in werkelijke verteerbaarheid en MFN tussen ruwvoer (r) en krachtvoer (k), in hooi en silagerantsoenen:

$$F_N = a \cdot I_N + b \cdot I_T + c \text{ (g).}$$

Table 49. A multiple regression analysis for the estimation of differences in true digestibility and MFN between roughage (r) and concentrates (k), in hay- and silage-rations:

$$F_N = a \cdot I_N + b \cdot I_T + c \text{ (g).}$$

rantsoen ration	I_N	$I_{N, r}$	$I_{N, k}$	I_T	$I_{T, r}$	$I_{T, k}$	c	R^2	RSD	VC
		g			kg			%		%
	a	a_1	a_2	b	b_1	b_2				
hooi, hay n = 101	0,120			5,6			7,5	80	8,8	7,1
		0,138	0,111	5,5			7,8	80	8,8	7,1
		0,142	0,097**		5,3	6,0	7,3	81	8,8	7,1
	0,128				5,6	5,0	8,2	81	8,8	7,1
silage n = 56	0,154			4,8			6,7	90	6,5	5,1
		0,169	0,145	4,8			4,9	90	6,5	5,1
		0,162	0,047 NS		4,3	8,2	5,2	91	6,3	5,0
	0,158				4,8	4,6	6,3	90	6,6	5,2

significantie: NS niet significant, not significant

significance ** $P < 0,01$

overige, rest $P < 0,001$

6.4.4. Verschillen in verteerbaarheid tussen koeien en schapen en de invloed van het voederniveau.

Bij het bespreken van de literatuur werd reeds aandacht geschonken aan de invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid van het eiwit (3.10.2.1) en het verschil in verteerbaarheid tussen rundvee en schapen (3.10.2.2).

De resultaten van de vertering in 258 energie- en N-balansproeven met melk-koeien (tabel 45, nr. 4) werden vergeleken met overeenkomstige gegevens van schapen. De verteerbaarheidsgegevens van schapen t.a.v. het rantsoen dat door de koeien werd opgenomen werden berekend uit de samenstelling van het rantsoen en de resultaten van verteringsproeven met schapen waarin de rantsoencomponenten werden verstrekt. De ontbrekende verteerbaarheidsgegevens voor een aantal mengvoeders werden berekend uit de gegevens van de Nederlandse veevoedertabel. Aangenomen werd dat de schapen werden gevoerd op onderhoudsniveau. Het voederniveau voor de koeien werd berekend als het quotiënt van de verstrekte beschikbare energie (M_E) en de hoeveelheid M_E nodig voor onderhoud ($115 \cdot W^{3/4}$), verminderd met één:

$$VN = M_E / (115 \cdot W^{3/4}) - 1 \quad (79)$$

De resultaten van een multiple regressie-analyse staan vermeld in tabel 50. De afleiding van de in de regressie-analyse toegepaste verschillen in vre-gehalte of verteerbaarheid van het ruw eiwit tussen schapen (s) en koeien (k) was als volgt:

$$D_{XP, s/I_T} = a_1 * I_{XP/I_T} + c_1 \quad (80)$$

$$D_{XP, k/I_T} = a_2 * I_{XP/I_T} - b * VN + c_2 \quad (81)$$

$$D_{XP, sk/I_T} = (a_1 - a_2) * I_{XP/I_T} + b * VN + (c_1 - c_2) \quad (82)$$

Op soortgelijke wijze werd afgeleid:

$$d_{XP, sk} = (a_1 - a_2) * I_{XP/I_T} + b * VN + (c_1 - c_2) \quad (83)$$

$$\text{en: } d_{XP, sk} = (a_1 - a_2) * I_T/I_{XP} + b * VN + (c_1 - c_2) \quad (84)$$

De nauwkeurigheid van de aldus verkregen verschillen is klein daar alle afwijkingen en fouten in de beide uitgangsgedaten samen komen in het kleine verschil. Als resultaat van de regressie-analyse kan men dus geen grote r^2 verwachten.

Het verschil in verteerbaarheid tussen koeien en schapen ($d_{XP, sk}$) is gemiddeld 7,9 eenheden (tabel 50). Dit is 12,5% van de gemiddelde verteerbaarheid

Tabel 50. Multiple regressie-analyse ter bepaling van de factoren die van invloed zijn op het verschil in verteringscapaciteit van het eiwit tussen runderen en schapen, berekend uit 258 gegevens.

$$y = a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n + c.$$

Table 50. Multiple regression analysis for the estimation of factors influencing the difference in the capacity of the digestion of crude protein between cattle and sheep, calculated from 258 data.

$$y = a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n + c.$$

nr	Y	X				c	R ²	\bar{y}	SD of RSD	VC
		voeder-niveau feeding level	I _{XP} /I _T g/kg	I _T /I _{XP} g/g	D _{XP, s} /I _T g/kg					
1	D _{XP, sk} /I _T , g/kg	2,59**	0,031**			3,1	7,7	12,9	4,8 4,7	37,5 36,2***
2	d _{XP, sk} , %	1,63**	-0,030***			9,8	6,5	7,9	2,8	35,3***
3		1,58**		0,68**		0,8	5,1		2,8	35,3***
4	D _{XP, k} /I _T , g/kg	-1,30 NS			0,92***	-0,9	94,5	104,6	18,9 4,5	18,1 4,3***
5	d _{XP, k} , %	1,09*						63,0	4,0	6,4
6			0,074***			0,65***	14,7	56,4	2,7	4,2***
7				-1,87***		0,46***	18,3	65,5	2,4	3,8***
8		0,20 NS				0,44***	43,2	66,2	2,4	3,7***
9		0,18 NS		-1,85***		0,45***	18,3	65,5	2,4	3,8***
	gemiddelde, average	1,82	164,9	6,2	117,4	70,9				
	SD	0,35	21,9	0,9	20,2	4,4				

s = schapen sheep k = koeien cows sk = verschil tussen schapen en koeien difference between sheep and cows NS niet significant not significant * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

van de koeienrantsoenen. Het gemiddelde verschil in vre-gehalte ($D_{XP, sk/I_T}$) bedraagt 1,3% vre.

De regressievergelijkingen van tabel 50 geven de invloed weer van twee of meer afzonderlijke factoren op de afhankelijke variabele. Volgens de regressieberekening (nr. 1) kan men het verschil in vre-gehalte toeschrijven aan een verschil in werkelijke verteerbaarheid van ongeveer 3 eenheden ($0,031 \pm 0,015$), een invloed van het voederniveau ter grootte van $2,59 (\pm 0,91)$ g vre/kg per eenheid en een constant verschil (3,1) dat het gevolg zou kunnen zijn van een verschil in MFN (0,5 g/kg). De invloed van het voederniveau op de verteerbaarheid bedraagt ongeveer 1,6 eenheid per eenheid voederniveau (nr. 2 en 3, $1,63 \pm 0,54$ en $1,58 \pm 0,54$). Het gemiddelde verschil in vre-gehalte tussen rundvee en schapen wordt voor bijna 40% veroorzaakt door een verschil in werkelijke verteerbaarheid. De invloed van het voederniveau berekend uit de regressievergelijkingen 1, 2 en 3 bedraagt in alle drie vergelijkingen 35-40% van het totale verschil. De regressie 2 en 3 bevestigen dus het resultaat van 1.

In een berekening van de regressie tussen het vre-gehalte voor koeien en schapen kon geen significante invloed van het voederniveau worden vastgesteld (nr. 4). Minder duidelijk was de invloed van het voederniveau eveneens op de relatie van de verteerbaarheden (nr. 5, 8 en 9). Voor de afwezigheid van een duidelijke invloed van het voederniveau op het verband in vre-gehalten en verteerbaarheden kan men wellicht de volgende verklaring geven. De regressie analyse als toegepast in tabel 50 nr. 1, 2 en 3 geeft een verklaring van de invloed van het voederniveau op de absolute verschillen in vre-gehalte en verteerbaarheid. De regressies 5, 8 en 9 daarentegen trachten een verklaring te geven van de verschillen die resulteren nadat eerst een procentueel verband is gelegd tussen beide vre-gehalten of verteerbaarheden. Bij een hoge verteerbaarheid of een hoog vre-gehalte is het verschil groter dan wanneer beide klein zijn.

Dit wordt bevestigd door de zeer significante invloed van het eiwitgehalte (nr. 6, 7, 8 en 9). Elke afwijking van het procentuele verband verstoort het aantonen van de invloed van het voederniveau.

Uit de analyse van bovengenoemde gegevens kan met enige voorzichtigheid worden aangenomen dat bij toename van het voederniveau met 1 eenheid de verteerbaarheid ongeveer 1,6 eenheid afneemt, dit is ongeveer 2,5 procent. Dat is aanzienlijk minder dan de verteringsdepressie van 3 tot 6 eenheden, of tenminste 5% die op grond van de literatuurstudie (3.10.2.1) werd verwacht.

Het verschil in werkelijke en schijnbare verteerbaarheid van het eiwit tussen rundvee en schapen bedraagt ongeveer 3 eenheden terwijl daarnaast een constant verschil van 3 g/kg werd waargenomen (tabel 50, nr. 1). Bij een eiwitgehalte in het rantsoen van 16% (10% vre) zou men op grond van het bovenstaande bij een gelijk voederniveau van rundvee en schapen een verschil verwachten van 0,8% in vre-gehalte, of wel ongeveer 8% van de hoeveelheid vre. Ditzelfde percentage geldt dan ook voor het verschil in verteerbaarheid (ongeveer 5 eenheden). Ook in 6.4.2.1 kan men een aanwijzing vinden voor verschillen in verteerbaarheid van 4 tot 7 eenheden.

De proefresultaten werden weergegeven in een grafiek als figuur 25. Te beginnen bij klasse 5 werd vervolgens op subjectieve wijze beoordeeld of de punten uit een hogere klasse meer naar rechts lagen dan die uit de lagere klassen. Zo ja, dan was in deze klasse de maximale efficiëntie niet bereikt en behoorde deze klasse niet tot de gegevens in groep A. Aldus werd achtereenvolgens vastgesteld dat de klassen 5, 4 en 3 niet tot groep A behoorden. Proeven met een negatieve energie balans werden slechts bij de selectie betrokken als de N-balans groter was dan -5 g. Na selectie resteerden nog slechts 21 proeven uit het uitgangsmateriaal van 362 proeven.

De wijze van selectie sluit niet uit dat ook andere factoren dan de N-voorziening van invloed zijn geweest op de selectie. In tabel 45 (nr. 11) zijn een aantal kenmerken van de geselecteerde proeven vermeld, naast het materiaal (nr. 1) waaruit de proeven geselecteerd werden. Met uitzondering van de kenmerken die betrekking hebben op de N-voorziening levert een vergelijking van beide materialen slechts een duidelijk verschil in de gemiddelde hoeveelheid opgenomen ruwe celstof. De rantsoensamenstelling van de re-rijke, re-arme rantsoenen kan mogelijk aanleiding geven tot een wat minder efficiënte benutting van het eiwit.

6.4.5.2. De minimale eiwitbehoefte

Het grensgebied aan de linkerkant van de puntenzwerm in figuur 28 geeft informatie over de maximale efficiëntie van de omzetting van vre in eiwit, vastgelegd in melk en weefsels. Het is tevens een maat voor de minimale hoeveelheid vre die nodig is om in de behoefte te voorzien.

De geselecteerde punten behoeven niet alle op dezelfde hellende lijn te liggen als gevolg van verschillen in lichaamsgewicht. Als het gewicht van invloed is moeten de resultaten van proeven met dieren met een kleiner gewicht meer naar links liggen dan de resultaten van dieren met een hoger gewicht. Een regressie met de beide variabelen uitgedrukt per metabolisch gewicht leverde geen verbetering op. In dit proefmateriaal kunnen de geselecteerde proeven dus als één groep beschouwd worden.

De uitgevoerde proeven strekten zich uit over een periode van 1 maand. Men dient er daarom rekening mee te houden dat het gesorteerde effect niet zonder meer hoeft overeen te komen met het effect op lange termijn. Bovendien is het niet duidelijk welke invloed een grotere N-voorziening heeft op de grootte van de melkproductie op langere termijn.

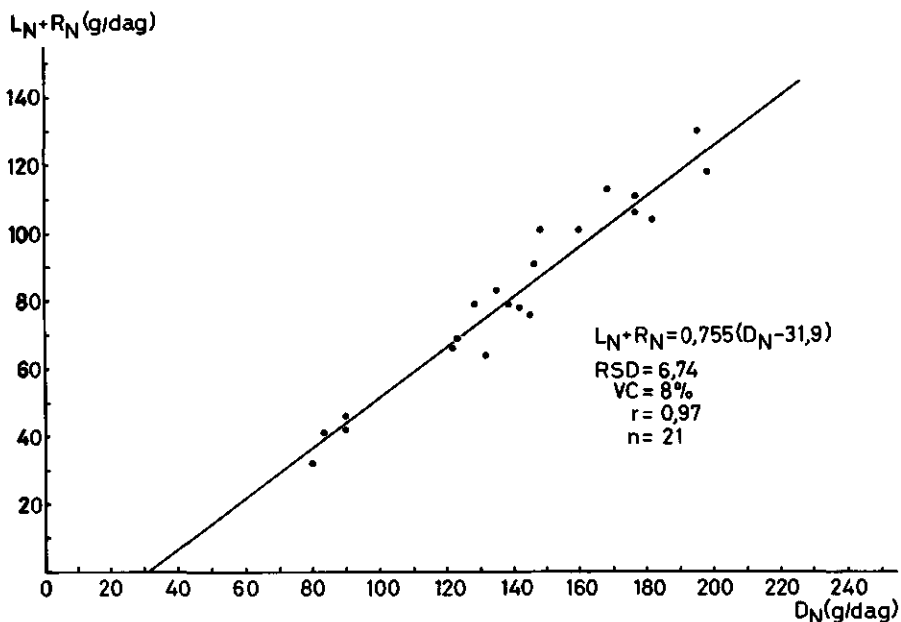
De regressieberekening uit de geselecteerde gegevens levert de minimumlijn:

$$L_N + R_N - 82,3 = (0,755 \pm 0,043) (D_N - 140,9) \quad (86)$$

$$RSD = 6,74 \quad VC = 8\% \quad r^2 = 0,94 \quad n = 21$$

$$\text{of: } L_N + R_N = 0,755 (D_N - 31,9) \quad (87)$$

In figuur 32 is deze regressie in beeld gebracht. De overeenkomstige verge-



Figuur 32. De minimumlijn verkregen door regressie-analyse uit gegevens van energie- en N-balansproeven met een positieve energiebalans of een negatieve energiebalans en een N-balans groter dan -5 g. en een eiwitvoorziening kleiner dan 65% van de CVB-norm.

Figure 32. The minimum line, calculated by regression analysis of data from energy, and N-balance experiments with a positive R_E or a negative R_E and a R_N higher than -5 g and a protein-supply lower than 65% of the Dutch standard.

lijkingen in de eerdere bewerking van gecombineerde gegevens (VAN ES en BOEKHOLT, 1976) waarin minder dan 70% resp. 80% van de behoefte werd verstrekt was:

$$L_N + R_N - 72,1 = (0,58 \pm 0,04) (D_N - 125,2) \quad (88)$$

$$RSD = 16,2 \quad VC = 22\% \quad r^2 = 0,77 \quad n = 72$$

of: $L_N + R_N = 0,58 (D_N - 0,9)$ (89)

$$L_N + R_N - 89,5 = (0,56 \pm 0,02) (D_N - 159,6) \quad (90)$$

$$RSD = 18,7 \quad VC = 21\% \quad r^2 = 0,77 \quad n = 156$$

of: $L_N + R_N = 0,56 (D_N + 0,2)$ (91)

De laatste twee vergelijkingen (88 en 90 of 89 en 91) komen goed overeen. Er bestaat echter een duidelijk verschil met de eerste vergelijking (86/87). Hoewel het aantal beschikbare gegevens drastisch is verminderd is de variatiecoëfficiënt

meer dan 60% kleiner. De laatste twee regressielijnen (89 en 91) gaan nagenoeg door de oorsprong. De regressielijn in de eerste vergelijking (87) blijft op enige afstand van de oorsprong, hetgeen meer met de werkelijkheid overeenkomt. De efficiëntie resulterend uit de vergelijking 86 (75%) is aanzienlijk groter dan de efficiëntie die berekend werd in de laatste twee vergelijkingen (ongeveer 60%).

Indien we figuur 32 vergelijken met figuur 28 valt op dat in het linker grensgebied meer punten aanwezig zijn dan de 21 geselecteerde punten waaruit de minimumlijn werd berekend. Blijkbaar voldoen deze punten niet aan de gestelde eisen: een eiwitvoorziening kleiner dan 65% van de CVB-norm en een positieve energiebalans bij een N-balans kleiner dan -5 g. Dit kan het gevolg zijn van:

- een negatieve energiebalans en een N-balans kleiner dan -5 g.
- een laag lichaamsgewicht en dus een kleine berekende behoefte
- een laag vetgehalte in de melk en dus een kleine berekende behoefte
- een hoge N-retentie

Een negatieve energiebalans kan de benutting van de N beïnvloeden, maar dit is niet noodzakelijk. Een laag lichaamsgewicht en een laag vetgehalte geven een relatief kleine berekende behoefte en dus een hoger voorzieningspercentage. In het bijzonder het vetgehalte behoeft niet van invloed te zijn op de N-benutting. Een hoge retentie kan de oorzaak zijn dat punten met een hoger voorzieningspercentage toch in het linker grensgebied terecht komen. Er bestaat dus geen duidelijk onderscheid tussen de 21 geselecteerde punten en de overige punten in het grensgebied. De overige punten bezitten echter geen duidelijk selectiekenmerk en zijn derhalve niet gebruikt voor het bepalen van de minimumlijn.

6.4.5.3. Vergelijking van de minimumlijn met andere gegevens

Daar de minimumlijn werd verkregen uit de Wageningse gegevens met melkgevende koeien is het van belang het resultaat te vergelijken met de overige gegevens.

De resultaten van de Wageningse proeven met droogstaande, voornamelijk niet-drachtige koeien (figuur 29) vertonen een zeer grote verscheidenheid. De meest links gelegen punten met de hoogste efficiëntie sluiten echter zeer nauw aan bij de berekende minimumlijn. De benutting van het eiwit door droogstaande koeien lijkt niet af te wijken van de benutting door lacterende dieren. De uitkomsten van de proeven met droogstaande koeien passen ook ten aanzien van het intercept goed bij de minimumlijn, afgeleid van proeven met lacterende koeien.

Ook de resultaten die liggen in het linker grensgebied van het Amerikaanse materiaal (figuur 30) sluiten opvallend goed aan bij de minimumlijn. De Amerikaanse gegevens omvatten meer proeven met lagere produkties maar eveneens proeven met een veel hogere produktie dan in het Wageningse materiaal.

Opgemerkt dient te worden dat ook bij hoge produkties de minimumlijn zijn rechtlijnig verloop lijkt te behouden. Blijkbaar neemt de maximale efficiëntie niet af bij het bereiken van zeer hoge produkties.

Bij het beschouwen van de Deense proefresultaten (figuur 31) moet men er rekening mee houden dat dit materiaal bestaat uit resultaten van proeven met N-deficiënte rantsoenen en rantsoenen waarin de N-voorziening werd vergroot door sojaschroot of ureum. Van de ureumhoudende rantsoenen is de maximale N-benutting waarschijnlijk lager dan van de normale rantsoenen. Vooral van de proeven met N-deficiënte rantsoenen kan men een maximale benutting verwachten. Dit is wellicht de reden dat meer resultaten van deze proeven in het minimumgebied liggen en dus ook meer ter linkerzijde van de minimumlijn als gevolg van onvermijdelijke toevalsfouten.

6.4.5.4. Verteerbaar ruw eiwit voor onderhoud en produktie

De minimumlijn kan ons informatie verschaffen over de minimale hoeveelheid vre die nodig is voor produktie en onderhoud. De vre-behoefte wordt uitgedrukt in vre bepaald in verteringsproeven met schapen op of iets boven het onderhoudsniveau. De minimumlijn is afgeleid van proeven met melkvee en moet dus gecorrigeerd worden voor het verschil in N-verteerbaarheid tussen koeien en schapen.

Als correctie zal worden aangenomen een constante verhoging van 8% en daarnaast een verhoging van 2,5% per voederniveau boven onderhoud. Een eenheid van voederniveau komt ongeveer overeen met 10 kg melk.

Volgens de formule van de minimumlijn zou de minimale onderhoudsbehoefte gelijk zijn aan het intercept op de X-as en 32 g D_N bedragen (formule 87). Dit komt overeen met 200 g vre. Voor de produktie van 1 kg melk met 3,3% eiwit zou volgens dezelfde formule $1/0,755 \cdot 33 = 44$ g vre nodig zijn. Bij een produktie van 20 kg melk bedraagt de correctie $8 + 2 \cdot 2,5 = 13\%$. De gecorrigeerde minimale behoefte bedraagt dan $1,13 \cdot 200 = 226$ g vre door onderhoud en $1,13 \cdot 44 = 50$ g vre per kg melk. Dit is 61% resp. 79% van de betreffende CVB-normen.

De onderhoudsbehoefte werd verkregen door extrapolatie van de minimumlijn naar $Y = 0$. Deze extrapolatie heeft echter plaats op een aanzienlijke afstand van het gemiddelde van de beide variabelen ($Y = 82$, $X = 141$) en buiten het gebied waarin de punten in figuur 32 liggen. Het betrouwbaarheidsinterval van het intercept is derhalve zeer groot. De vergelijking van de minimumlijn met in het bijzonder de Amerikaanse gegevens en de gegevens van de droogstaande koeien versterkt echter het vertrouwen in de juistheid van het intercept. Het blijft overigens verstandig geen al te grote waarde toe te kennen aan het verkregen intercept. Wel kan men stellen dat de uitgevoerde berekening een aanwijzing vormt dat de minimale vre-behoefte voor onderhoud meer afwijkt van de CVB-norm dan de behoefte voor produktie.

Om een indruk te krijgen van de verhouding tussen minimale behoefte en de CVB-norm kan men beter uitgaan van de totale behoefte (onderhoud + produktie). Bij de gemiddelde produktie van de minimumlijn ($Y = 82$ g N)

bedraagt de minimale behoefte 61% van de CVB-norm, dat is na correctie bijna 70%.

Er bestaat dus een groot verschil tussen de minimale behoefte en de CVB-norm. De uitgangspunten voor beide zijn echter ook duidelijk verschillend. De minimumlijn gaat uit van een maximale efficiëntie, de CVB-norm daarentegen beoogt een optimale benutting van het verstrekte vre op langere termijn, dus zonder schade aan de latere melkproductie. De CVB-norm moet liggen op de afbuigende lijn tussen de minimumlijn en de horizontale lijn (zie figuur 23). In 6.4.6 zal getracht worden enige informatie te verkrijgen over de aard van de afbuigende lijn.

6.4.5.5. Berekening van de endogene urine-N

In 3.3.1 werd reeds melding gemaakt van de door HARRIS et al (1972) voorgestelde methode ter berekening van de EUN. Zij stelden voor de EUN te berekenen uit de regressie van de U_N als afhankelijke variabele en de $D_{N, tr}$ als onafhankelijke variabele. Uit de bespreking van het theoretische model (figuur 5) kwam naar voren dat de berekening slechts uitgevoerd mag worden met die waarnemingen, waarbij de N-voorziening gelijk is aan of kleiner dan de hoeveelheid die nodig is om een maximale N-retentie te bereiken. Bovendien moet als onafhankelijke variabele niet de schijnbaar verteerde N maar de werkelijk verteerde N gebruikt worden.

De gegevens waaruit de minimumlijn berekend werd voldoen aan de gestelde eisen. Daarom werd een regressieanalyse uitgevoerd met de urine-N per kg metabolisch gewicht ($U_N/W^{3/4}$) als afhankelijke variabele en de werkelijk verteerde N per kg metabolisch gewicht ($D_{N, tr}/W^{3/4}$) als onafhankelijke variabele:

$$U_N/W^{3/4} - 0,54 = (0,20 \pm 0,04) (D_{N, tr}/W^{3/4} - 1,93) \quad (92)$$

$$RSD = 0,068 \quad r = 0,76 \quad P < 0,001$$

$$\text{of: } U_N/W^{3/4} = 0,20 * D_{N, tr}/W^{3/4} + 0,16 \quad (93)$$

De EUN is gelijk aan het intercept op de Y-as: 0,16 g N per kg metabolisch gewicht. De standaarddeviatie van het intercept ($SD = 0,087$) wordt vrijwel geheel veroorzaakt door de spreiding van de regressiecoëfficiënt en nog verhoogd door de extrapolatie naar een punt ($D_{N, tr} = 0$) ver van het gemiddelde.

De aldus berekende EUN is hoger dan de waarde $0,10 * W^{3/4}$ die in 3.3.2 werd berekend uit literatuurgegevens van proeven met N-vrije rantsoenen. De berekende EUN verklaart het grootste deel van de onderhoudsbehoefte die resulteerde uit de verkregen minimumlijn. Dat de hier gevonden EUN wat groter lijkt dan die verkregen met eiwitvrije rantsoenen is mogelijk het gevolg van een uiterst zuinig gebruik van de N in proeven met zeer eiwitarme rantsoenen.

6.4.6. *Vergelijking van de benutting van het vre tussen rantsoenen met een verschillende hoeveelheid vre*

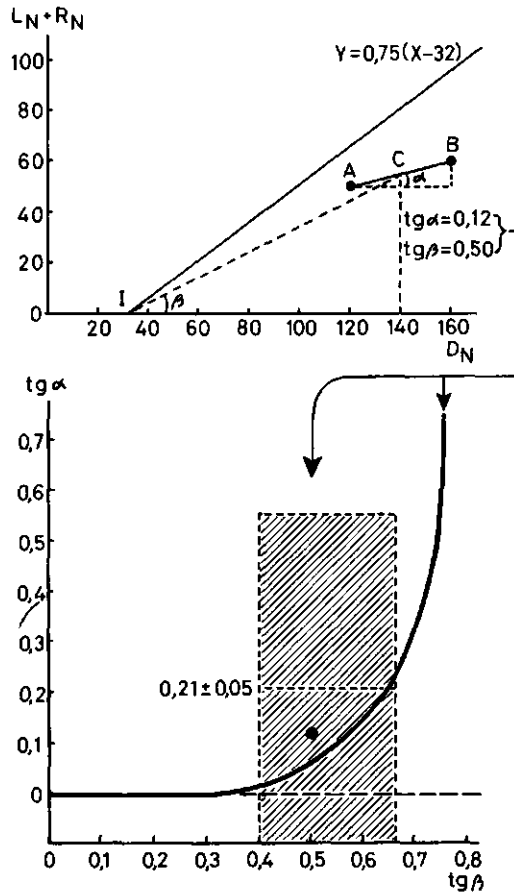
Om een indruk te krijgen van de verandering in de benutting van het vre bij verstreking van verschillende hoeveelheden vre werd een selectie toegepast in de beschikbare Wageningse gegevens van lacterende koeien. Uit het beschikbare materiaal werden paarsgewijze proeven geselecteerd die werden verricht met eenzelfde dier in twee opeenvolgende proefperioden. Op deze wijze werden 220 proefparen verkregen. Vervolgens werden 146 paren geëlimineerd omdat het verschil in vre-voorziening minder was dan 10% of omdat binnen het paar een negatieve energiebalans voorkwam. Een negatieve energiebalans kan van invloed zijn op de N-benutting, maar dit is niet noodzakelijk. Om een eventuele invloed van een negatieve energiebalans uit te sluiten werden alle negatieve energiebalansen geëlimineerd. Elk van de 54 resterende paren komt overeen met 2 punten in figuur 28. Men zou mogen verwachten dat de verbindingslijn tussen twee punten op grote afstand van de minimumlijn horizontaal loopt, maar in het gebied van de afbuigende lijn de richting van deze lijn benadert.

Voor de 54 paren werd de helling van de verbindingslijn en de ligging bepaald zoals aangegeven in figuur 33a voor het paar bestaande uit de punten A en B. Punt A kan zowel de eerste als de tweede proef voorstellen. Het midden van de verbindingslijn AB wordt aangeduid met C, terwijl I het intercept van de minimumlijn met de X-as voorstelt. Tangens α is een maat voor de helling van AB. Tangens β geeft de ligging ten opzichte van de minimumlijn. Tussen 2 opeenvolgende proeven bestaat steeds een verschil in lactatiestadium van ongeveer 1 maand. Ter correctie van de daling van de melkproductie werd de hoeveelheid melk-N in de tweede proef vermeerderd met 5 gN (ongeveer 1 kg melk). Tussen de twee proeven heeft tevens een rantsoenverandering plaats gehad waardoor de spreiding in de resultaten mogelijk groter wordt.

De aldus berekende $\text{tg } \alpha$ en $\text{tg } \beta$ werden vervolgens grafisch uitgezet in een grafiek als aangegeven in figuur 33b. Deze grafiek geeft tevens de verwachte ligging van de punten weer (lijn a). Als de punten ver van de minimumlijn verwijderd liggen is de waarde van $\text{tg } \beta$ klein. De verbindingslijn AB loopt naar verwachting horizontaal, dus $\text{tg } \alpha$ is ongeveer nul. Als de punten dicht bij de minimumlijn komen wordt $\text{tg } \beta$ groter maar ook de helling van AB wordt groter en dus $\text{tg } \alpha$. Als AB in het gebied van de minimumlijn ligt wordt $\text{tg } \beta$ gelijk aan $\text{tg } \alpha$.

De resultaten van de bewerking der gegevens zijn niet in overeenstemming met de verwachting. Van het totale aantal punten (54) lagen er 39 verspreid in de rechthoek die in figuur 33b is weergegeven. Van de 33 paren met een verschil in vre-voorziening van meer dan 20% lagen 29 punten in het aangeduide gebied. Er kon geen verband tussen $\text{tg } \beta$ en $\text{tg } \alpha$ worden vastgesteld. Voor 43 van de 54 proefparen werd een positieve $\text{tg } \alpha$ berekend.

De berekende $\text{tg } \alpha$ heeft een grote onnauwkeurigheid als gevolg van toevalsfouten en verandering van het rantsoen. Dit is waarschijnlijk de reden dat geen verband tussen $\text{tg } \alpha$ en $\text{tg } \beta$ werd gevonden. Het grote aantal positieve waarden voor $\text{tg } \alpha$ doet vermoeden dat een grotere vre-voorziening stimulerend werkt op



Figuur 33. a. De bepaling van de helling van de verbindingslijn van 2 punten ($\text{tg}\alpha$) en de ligging van deze lijn ten opzichte van de minimumlijn ($\text{tg}\beta$), uitgevoerd in de resultaten van proeven met een verschillende hoeveelheid vre.

b. Het verband tussen $\text{tg}\alpha$ en $\text{tg}\beta$. De lijn geeft het verwachte verband weer, de rechthoek de ligging van de berekende resultaten.

Figure 33. a. The determination of the slope of the line connecting 2 points ($\text{tg}\alpha$) and the situation of this line with respect to the minimum line ($\text{tg}\beta$), carried out in the results of experiments with a different protein supply.

b. The relation between $\text{tg}\alpha$ and $\text{tg}\beta$. The line shows the expected relation, the rectangle shows the situation of the results.

de vastlegging van N in melk en weefsels. Tengevolge van de grote onnauwkeurigheid van $\text{tg}\alpha$, die wellicht mede wordt veroorzaakt door de overgang op een ander rantsoen tussen proef A en B, is de spreiding in de efficiëntie van de benutting van het extra vre (het verschil tussen A en B) zeer groot (-7% tot +56%). De benutting van het extra vre kan daarom het beste gekarakteriseerd

worden door het gemiddelde van alle waarden van $tg \alpha$, met uitzondering van duidelijke extremen. Het gemiddelde en de standaarddeviatie van het gemiddelde voor 44 van de 54 punten bedraagt $21 \pm 5,2\%$. Dit gemiddelde komt volledig overeen met de resultaten van een overeenkomstige berekening, die werd vermeld in 6.3.5. Daar werd voor 10 van de 13 verbindinglijnen een benutting gevonden tussen 10 en 30%, waarbij de lagere percentages vooral gelden voor de lijnen die wat verder van de minimumlijn lagen. Zeven van de punten uit 6.3.5 zijn ook opgenomen in de hierboven genoemde 44 punten.

Hoewel dit hier niet kon worden aangetoond blijft het aannemelijk dat de hogere benuttingspercentages dichter bij de minimumlijn liggen, dan de lagere. Het is van belang te weten hoe het in figuur 33b aangegeven gebied ligt ten opzichte van de in de praktijk gehanteerde CVB-norm. Eerder werd vermeld dat de minimumlijn overeenkomt met bijna 70% van de CVB-norm. De gemiddelde CVB-norm ter hoogte van het gemiddelde van de minimumlijn ($Y = 82$, $X = 141$) bedraagt dus $100/69 \cdot 141 = 203g D_N$, waarbij reeds werd gecorrigeerd voor het verschil tussen koeien en schapen. De waarde van $tg \beta$ voor deze CVB-norm is dan $82/(203-32) = 0,48$.

Als we aannemen dat deze $tg \beta$ bij benadering ook geldt voor andere produktieniveaus wordt duidelijk dat tweederde deel van het in figuur 33b aangeduide gebied is gelegen tussen de minimumlijn en de behoefte volgens de CVB-norm. Het midden van het gebied komt dan ongeveer overeen met 90% van de CVB-norm.

Gezien het verwachtingspatroon in figuur 33b (lijn) zou het benuttingspercentage van een extra hoeveelheid vre bij 90% van de CVB-norm (het midden van het gebied, $tg \beta = 0,53$) minder bedragen dan 20%.

De wijze waarop deze verhoogde of verlaagde benutting zich manifesteert is van belang. Enkele mogelijkheden zijn:

- een verandering van het melkeiwitgehalte bij gelijkblijvende produktie
- een verandering van de geproduceerde melkhoeveelheid bij een gelijkblijvend melkeiwitgehalte
- een verhoging van de N-retentie.

Uit de multiple regressie-analyse, waaraan in 6.4.7.1 nog aandacht zal worden geschonken, volgt dat een verhoging van de vre-voorziening met 10% resulteert in een verhoging van het melk-N-gehalte van 0,04 g/kg (0,25 g melkeiwit) of bijna 0,8% van het gemiddelde gehalte.

Bij een produktie van 5 resp. 25 kg melk bedraagt de CVB-norm $368 + 5 \cdot 63 = 683$ g vre resp. $368 + 25 \cdot 63 = 1943$ g vre. De melkeiwitproduktie is dan ongeveer $5 \cdot 33 = 165$ resp. $25 \cdot 33 = 825$ g. Een verhoging van de vre-voorziening met 10% komt overeen met 68 resp. 194 g vre terwijl de toename van de hoeveelheid melkeiwit $0,8 \cdot 1,65 = 1,3$ resp. $0,8 \cdot 8,25 = 6,6$ g bedraagt. Het extra geproduceerde melkeiwit is slechts $100 \cdot 1,32/68 = 1,9\%$ resp. $100 \cdot 6,6/194 = 3,4\%$ van het extra vre. Een gemiddelde efficiëntie voor de benutting van het vre van 20% betekent een extra hoeveelheid geproduceerd eiwit gelijk aan 13,6 g resp. 38,8 g. Naast een kleine verhoging van het melkeiwitgehalte kan

Tabel 51. Het verband tussen het gehalte aan melk-N (Y) en het vetgehalte (X₁) de hoeveelheid melk (X₂) en de mate van eiwitvoorziening (X₃): $Y = aX_1 + bX_2 + cX_3 + d$.
 Table 51. The relation between the content of milk N (Y) and fat (X₁), the quantity of milk (X₂) and the level of protein supply (X₃): $Y = aX_1 + bX_2 + cX_3 + d$.

Y	X ₁	X ₂	X ₃	constante	r ²	\bar{Y}	RSD	VC
	vet fat g/kg	melk ¹ L _E /730 kg	vre-voor- ziening ³ CVB-norm %/100		%			%
	a	b	c	d				
Wageningen-data:								
melk-N,						4,81	0,40	8,4
L _N /L,	0,036 ²			3,38	13		0,38	7,9
g/kg	0,040 ²	-0,038 ²		3,93	36		0,32	6,7
	0,044 ²	-0,037 ²	0,41 ²	3,36	40		0,31	6,5
melk-N,						4,90	0,33	6,8
L _N /L _E ,	-0,026 ²			5,92	9		0,32	6,5
g/730 kcal	-0,022 ²	-0,036 ²		6,44	40		0,26	5,2
	-0,019 ²	-0,035 ²	0,36 ²	5,94	45		0,25	5,1
		-0,038 ²		5,59	34		0,27	5,6
Beltsville-data:								
melk-N,						5,76	-	-
L _N /L _E ,								
g/730 kcal		-0,048 ²		6,50	20		0,74	12,8

¹ 1 kg melk (4% vet) is ongeveer 730 kcal (1 kg milk, 4% fat, is about 730 kcal)

² zeer significant, $P < 0,001$ (very significant, $P < 0,001$)

³ D_{XP}-administratie relatief tot de Nederlandse standaard

vergelijking werd ook een regressie-analyse in de Amerikaanse gegevens uitgevoerd.

Een verhoging van het melkvetgehalte met 10 g/kg (= 1% vet of 25% van 4% vet) resulteert in een verhoging van het melk-N-gehalte met ongeveer 0,4 g/kg (is 8% van 4,8 g/kg). Men drukt de behoefte echter niet uit per kg melk, maar per kg meetmelk (4% vet). Na correctie van het melk-N-gehalte voor het vetgehalte is de invloed van een hoger (ongecorrigeerd) vetgehalte juist tegengesteld. Een verhoging van het vetgehalte met 10 g/kg gaat gepaard met een daling van de hoeveelheid melk-N per kg FCM van ongeveer 0,2 g (4% van 4,8 g/kg). Het N-gehalte van de FCM wordt dus nauwelijks beïnvloed door het vetgehalte.

Het melk-N-gehalte daalt met bijna 0,4 g/kg (8%) bij een verhoging van de melkgift met 10 kg. Deze daling is onafhankelijk van het vetgehalte. De Amerikaanse gegevens laten een nog iets sterkere daling zien (10%). Het melk-N-gehalte in de Amerikaanse proeven is ongeveer 0,7 g/kg hoger dan in de Wageningse proeven (4,9 g/kg resp. 5,6 g/kg bij ongeveer 20 kg melk).

De daling van het melkeiwitgehalte bij een stijgende produktie houdt in dat ook de eiwitvoorziening per kg FCM mag afnemen. In 6.4.2.4 werd berekend dat de verteerbaarheid van het eiwit daalt met ongeveer 2,5% als het voeder-niveau met één eenheid (ongeveer 10 kg melk) toeneemt. Deze daling van de eiwitvoorziening met 2,5% per 10 kg melk wordt ruimschoots gecompenseerd door de daling van het melkeiwitgehalte met ongeveer 8% per 10 kg melk. Er is zelfs ruimte voor een veel grotere daling van de verteerbaarheid zoals bijvoorbeeld naar voren komt uit het onderzoek van EKERN (1972).

Er is dus geen reden aanwezig voor een verhoging van de vre-voorziening bij toename van de melkproduktie zoals wordt voorgesteld door REID et al. (1966) en PAQUAY et al. (1974).

Als we rekening houden met de verandering in het melkeiwitgehalte, kan de geproduceerde hoeveelheid melk-N worden afgeleid van de vijfde regressie-vergelijking uit tabel 51 bij een vetgehalte van 4%:

$$\begin{aligned} L_N &= L \cdot L_{N/L} \\ &= L(-0,022 \cdot 4 - 0,036 \cdot L + 6,44) \\ &= L(5,56 - 0,036 \cdot L) \end{aligned} \quad (97)$$

De ligging van deze lijn in figuur 34 komt zeer goed overeen met de ligging van de gegevens. Dat de ligging van de punten niet overeenkomt met de verwachte lijn (96) kan dus worden toegeschreven aan de verlaging van het melkeiwitgehalte met het toenemen van de produktie.

6.4.8. Slotbeschouwing

De verteerbaarheid van het eiwit kan het nauwkeurigste worden voorspeld als rekening wordt gehouden met de onverteerbaarheid van de droge stof. Het resultaat van de regressie-analyse wordt wellicht gedeeltelijk veroorzaakt doordat een deel van de faecaal droge stof uit eiwit bestaat en omdat verschillen in verteerbaarheid van de droge stof tussen dieren mogelijk gepaard gaan met gelijkgerichte verschillen in de verteerbaarheid van het eiwit. Zo werd in hoofdstuk 6.2 gevonden dat de aanwezigheid van meer energie in de vorm van koolhydraten in de dikke darm een grotere uitscheiding van faecaal N tot gevolg heeft.

De werkelijke verteerbaarheid van het eiwit in rundveerantsoenen bedraagt ongeveer 85%. De verschillen in werkelijke verteerbaarheid tussen verschillende rantsoenen en verschillende voedermiddelen lijken klein. De werkelijke verteerbaarheid van het ruw eiwit in krachtvoer lijkt wat beter dan van het ruwvoer.

De berekende MFN-waarden komen vrij goed overeen met de waarde van ongeveer 4,9 g N per kg droge stof die werd verkregen uit de literatuurstudie (3.2.3), maar is over het algemeen iets groter (4,6 tot 6,6 g N per kg ds). De relatie van de MFN met de droge stof leverde een meer constante waarde dan de relatie met de faecaal droge stof.

Het vre dat in ons land wordt gehanteerd bij de rantsoenberekening is ge-

baseerd op verteringsproeven met schapen. Bij het beschouwen van proefresultaten met runderen moet men steeds rekening houden met een aanzienlijk verschil tussen beide diersoorten. In de bewerkte gegevens bedroeg dit verschil 12,5%. Het kan enerzijds worden toegeschreven aan een verschil tussen runderen en schapen (ongeveer 8%), anderzijds aan een verschil in voeder-niveau (ongeveer 2,5% per eenheid). Voor een correcte vergelijking van de resultaten van proeven met rundvee met de in de praktijk gehanteerde vre moet dus een correctie voor beide verschillen worden toegepast.

N-balansproeven geven ons goede informatie over de benutting van de N op korte termijn. Zij geven ons echter geen informatie over het effect van de N-voorziening op de hoogte van de melkproductie op langere termijn. De in dit proefschrift besproken resultaten hebben alle betrekking op kortdurende proeven.

Resultaten van energiebalansproeven worden gewoonlijk uitgedrukt per kg metabolisch gewicht ($W^{3/4}$), omdat de onderhoudsbehoefte evenredig is met het metabolisch gewicht. In de hier bewerkte gegevens betreffende de N-huishouding werd geen beter verband verkregen tussen de hoeveelheden benut eiwit en verstrekt eiwit, indien deze werden uitgedrukt per $W^{3/4}$. In de figuren zijn deze hoeveelheden niet uitgedrukt per $W^{3/4}$. Er bleek geen aantoonbare invloed van het lichaamsgewicht op dit verband te bestaan. Dit is mogelijk het gevolg van een te kleine spreiding in de gewichten gecombineerd met een relatief klein aandeel van het onderhoud in de totale N-voorziening. De behoefte aan eiwit voor onderhoud is het gevolg van de excretie van endogene urine-N, het verlies van N met haren, schilfers, hoeven e.d. en de uitscheiding van metabolisch faecaal N. De eerste twee hoeveelheden worden geacht evenredig te zijn met het metabolisch gewicht, de MFN daarentegen wordt bepaald door de opgenomen droge stof. De droge stof opgenomen ter voorziening in het onderhoud is echter afhankelijk van de energiebehoefte voor onderhoud, die op haar beurt afhankelijk is van het metabolisch gewicht. Het lijkt derhalve zinvol ook bij de N-voorziening rekening te houden met een onderhoudsbehoefte die evenredig is met het metabolisch gewicht. Voor de praktijk heeft dit als voordeel dat er een vaste verhouding bestaat tussen de eiwit- en de energiebehoefte voor onderhoud.

Bij een krappe eiwitvoorziening is de benutting van het verstrekte eiwit bij de herkauwers meer afhankelijk van een juiste energievoorziening dan bij de eenmagigen, omdat de eiwitsynthese in de pens voor een belangrijk deel bepaald wordt door de aanwezigheid van energie in de juiste vorm. Voor een optimale melkproductie gedurende de lactatie is een voldoende energievoorziening een eerste vereiste. Daarnaast echter speelt de eiwitvoorziening een belangrijke rol.

De minimumlijn geeft een duidelijke aanwijzing voor de maximale efficiëntie van de benutting van het eiwit en vormt een maat voor de minimale behoefte. De maximale benutting bedraagt ongeveer 75%. De minimumlijn sluit goed aan bij het linkergrensgebied van de Wageningse proeven met droogstaande

koeien en de Amerikaanse en Deense resultaten verkregen met melkvee. Het verschil tussen de vre-behoefte, afgeleid van de minimumlijn, en de CVB-norm bedraagt ongeveer 30%.

Het benuttingspercentage van een extra verstrekte hoeveelheid vre is zeer waarschijnlijk het grootste in de nabijheid van de minimumlijn, dus bij verhoging van een krappe vre-voorziening. Het gemiddelde benuttingspercentage van 20%, als berekend in 6.4.6. voor het gehele materiaal, houdt dan in dat de benutting van een extra hoeveelheid vre in de nabijheid van de CVB-norm kleiner is dan 20%. De bijdrage van een verhoging van het melkeiwitgehalte bij toenemen van het voorzieningspercentage is zeer klein en vrijwel te verwaarlozen.

Het is van groot belang te weten of de extra benutting tot stand komt door verhoging van de melkproductie of een verhoging van de retentie. Directe informatie is hierover niet aanwezig. Een vergelijking van de gemiddelde eiwitproductie, $L_N + R_N$, en de eiwitvoorziening, D_N , uit de Wageningse gegevens (tabel 45, nr. 1) met de geselecteerde gegevens van de minimumlijn (tabel 45, nr. 11) kan ons echter enige informatie verschaffen. Het verschil in melk-N-gehalte tussen beide materialen ($4,90 - 4,83 = 0,07$ gN/kg) kan overeenkomstig de regressie-analyse van tabel 51 (nr. 6) worden toegeschreven aan een verschil in produktieniveau (1,19 kg) en een verschil in vre-voorziening ($94\% - 58\% = 36\%$). Het aldus berekende verschil ($-1,19 * 0,035 + 0,36 * 0,36 = 0,09$ gN/kg) komt zeer goed overeen met het werkelijke verschil. Het verschil in produktieniveau moet bij de vergelijking van beide materialen geëlimineerd worden. Als we het gehalte van 4,83 g N/kg corrigeren naar een productie die 1,19 kg hoger is, verkrijgen we een gehalte van $4,83 - 1,19 * 0,035 = 4,79$ gN/kg. Het verschil in melk-N, dat na deze correctie overblijft, bedraagt dan $18,85 * 4,90 - 17,66 * 4,79 = 7,8$ gN. Van dit verschil moet $1,19 * 4,79 = 5,7$ gN worden toegeschreven aan het verschil in melkproductie. Er resteert dus een verschil van 2,1 gN ten gevolge van het verschil in eiwitvoorziening. Volgens de regressie-vergelijking uit tabel 51 zou dit verschil $17,66 * 0,36 * 0,36 = 2,3$ gN bedragen.

Het verschil in retentie tussen beide materialen is 9 gN. Het gecorrigeerde verschil in vre-voorziening (36%) komt overeen met 554 g vre of 88 gN. Het benuttingspercentage van het gecorrigeerde verschil in vre tussen beide materialen bedraagt derhalve $100 * (9 + 2,1)/88 = 13\%$, waarvan $100 * 9/88 = 10\%$ het gevolg is van het verschil in N-retentie. In de berekening werd geen rekening gehouden met de mogelijkheid van een hogere melkproductie bij een hogere vre-voorziening. Een hogere melkproductie resulteert in een groter benuttingspercentage. Een toename van de melkproductie met 1 kg (5 gN) betekent in de voorgaande berekening een verhoging van het benuttingspercentage met 5%. Uit de berekening komt naar voren dat bij verhoging van de vre-voorziening waarschijnlijk een groot gedeelte van het vre wordt benut voor een verhoging van de N-retentie.

Bij het verhogen van de vre-voorziening van de minimale behoefte naar de CVB-norm bedraagt het benuttingspercentage bij het naderen van de CVB-norm waarschijnlijk minder dan 20%. Het verstrekken van meer vre is dan uit

een oogpunt van eiwitsynthese weinig aantrekkelijk, temeer daar de benutting grotendeels betrekking heeft op de aanzetting van lichaamseiwit. Indien een verhoging van de vre-voorziening echter op langere termijn een verhoging van de melkproduktie teweegbrengt kan dit wel voordelig zijn daar het nut van een hogere melkproduktie groter is dan de daarmee gepaard gaande extra synthese van melkeiwit. Zolang er geen duidelijke informatie is over het verband tussen de vre-voorziening en de hoogte van de melkproduktie op langere termijn, mag men uit het lage benuttingspercentage niet concluderen dat de vre-behoefte volgens de CVB-norm verlaagd kan worden. Uit een oogpunt van benutting van het eiwit zijn er op grond van de resultaten van kortdurende proeven geen bezwaren tegen een vre-voorziening lager dan de CVB-norm.

Het melkeiwitgehalte stijgt bij het afnemen van de produktie met bijna 1% per kg melk. De daarmee gepaard gaande daling van de behoefte wordt echter gecompenseerd door een verminderde feitelijke vre-voorziening als gevolg van de daling van de verteerbaarheid bij het stijgen van het voederniveau. De daling in de eiwitvoorziening is echter naar alle waarschijnlijkheid kleiner dan de daling van het melkeiwitgehalte. Er is dus eerder reden tot een verlaging van de vre-voorziening bij een hogere produktie dan tot een verhoging.

In niet te extreme rantsoenen vormt het vre een goede maatstaf voor de vre-voorziening. Het houdt echter geen rekening met de afbraak en synthese van eiwit in voormagen. Het zoeken naar een maatstaf die hiermee wel rekening houdt biedt daarom wellicht perspectieven voor de toekomst. Een goede karakterisering van rantsoenen en/of rantsoenbestanddelen is daarvoor een belangrijk vereiste.

SAMENVATTING

Het stikstof metabolisme van de herkauwers heeft de laatste decennia een grote belangstelling genoten. Reeds vanaf het begin van deze eeuw wordt onderzoek verricht naar het gebruik van diverse eiwitbronnen in de rantsoenen voor rundvee en schapen. Naast de biochemische en fysiologische processen van de N-huishouding werd in de literatuur veel aandacht geschonken aan de microbiologische aspecten van de pensfermentatie. Schaarser is de literatuur met betrekking tot de interpretatie van de kwalitatieve gegevens in een kwantitatieve benadering van de eiwitbehoefte.

Bij de eenmagigen wordt de hoeveelheid en de samenstelling van het eiwit dat de maag bereikt geheel bepaald door de kwaliteit en kwantiteit van het in het voedsel aanwezige eiwit. De meermagigen nemen wat de eiwitvoorziening betreft een uitzonderingspositie in. Door de activiteit van bacteriën en protozoën in de voormagen is de overeenkomst tussen het voedsleiwit en het eiwit dat de echte maag bereikt veel kleiner dan bij de eenmagigen. Het aminozurenpatroon van het voedsleiwit is daardoor bij de herkauwer minder bepalend voor de eiwitvoorziening dan bij de eenmagige.

De eiwitbehoefte kan men vaststellen door na te gaan welke hoeveelheid eiwit in het voedsel voldoende is voor het in stand houden van het lichaam (onderhoud) of voor het handhaven van een bepaald produktieniveau. Een andere methode voor het bepalen van de behoefte is die waarbij de bijdrage van elk van de afzonderlijke onderdelen (factoren) van de N-huishouding in de totale behoefte wordt gemeten of afgeleid.

Hoofdstuk 2 geeft een overzicht van de literatuur betreffende de algemene aspecten van de N-huishouding. Figuur 1 geeft een overzicht van de processen die plaats vinden in het N-metabolisme van de herkauwers. Een gedeelte van het eiwit in het rantsoen passeert de pens onaangetast. Een gemiddelde van ongeveer 60% wordt door de bacteriën en protozoën afgebroken tot peptiden en aminozuren of zelfs tot ammoniak. In paragraaf 2.2 wordt tevens aandacht besteed aan de methoden om de eiwitafbraak in de pens te bepalen. De mate van eiwitafbraak wordt voor een groot deel bepaald door de oplosbaarheid van het eiwit.

De ammoniak die in de pens wordt gevormd kan ter plaatse worden geresorbeerd. Het grootste gedeelte van de geresorbeerde ammoniak wordt omgezet in ureum. Een gedeelte van het ureum wordt via het speeksel naar de pens teruggevoerd. Deze recirculatie is bekend als de 'ureumkringloop'.

Ook aminozuren kunnen in de pens en wellicht eveneens in de netmaag en boekmaag geresorbeerd worden. De concentratie aan vrije aminozuren is echter meestal zo klein dat dit van ondergeschikt belang is.

De micro-organismen in de pens zijn in staat uit eenvoudige N-verbindingen aminozuren te synthetiseren en zij kunnen deze, evenals andere in de voormagen aanwezige aminozuren, benutten voor de synthese van eiwitten. De kool-

aandacht geschonken aan de bepaling van de verteerbaarheid van het eiwit. Er zijn slechts weinig onderzoeken verricht naar de invloed van het voeder-niveau op de verteerbaarheid van het eiwit. De weinige resultaten wekken de indruk dat men rekening moet houden met een verteringsdepressie van 3 tot 6 eenheden of tenminste 5%. Daarnaast bestaat er een verschil in verteerbaarheid van het eiwit tussen runderen en schapen. De gegevens in de Europese voedertabellen zijn meestal gebaseerd op verteringsproeven met schapen. Het verschil betekent dat het rundvee in feite minder vre ontvangt dan de gehaltecijfers aangeven. Bij het vaststellen van de vre-behoefte en het verklaren van resultaten van proeven met rundvee dient men hiermee rekening te houden. De waargenomen verschillen in verteerbaarheid van het eiwit lopen uiteen van 0 tot 7 eenheden. Het is aannemelijk rekening te houden met een verschil van ongeveer 5 eenheden of 8%.

Tabel 15 geeft een schatting van de vre-behoefte voor onderhoud en produktie op grond van de factoriële methode en een overzicht van de in verschillende landen gehanteerde normen.

In 3.4.10 wordt aandacht besteed aan het metaboliseerbaar eiwit, een maatstaf voor de eiwitvoorziening die rekening houdt met de eiwitafbraak en eiwitsynthese in de pens. Het is de moeite waard het onderzoek op dit gebied op de voet te volgen, daar het niet uitgesloten is dat in de naaste toekomst een model voor de N-benutting kan worden ontwikkeld dat beter voldoet dan het vre-systeem. In het bijzonder bij gebruik van sterk uiteenlopende, weinig conventionele rantsoenen is het duidelijk dat een systeem gebaseerd op re of vre een grotere kans op miswijzing geeft.

Hoofdstuk 4 behandelt de literatuur over de gluconeogenese uit aminozuren. Bij de herkauwers worden de in het voedsel aanwezige koolhydraten in de pens voor een groot deel omgezet in vluchtige vetzuren. Van deze vetzuren kan alleen propionzuur dienen als precursor voor glucose. Indien uit het verstrekte voer onvoldoende suikers worden geresorbeerd om in de glucosebehoefte te voorzien moet het lichaam glucose vormen uit andere stoffen zoals propionzuur en aminozuren.

De noodzaak tot het gebruik van aminozuren voor de nieuwvorming van glucose (gluconeogenese) kan een verhoging van de eiwitbehoefte betekenen.

In paragraaf 4.2 wordt aandacht besteed aan de glucosevoorziening uit koolhydraten die de pens onaangetast passeren en uit propionzuur. Er bestaat weinig overeenstemming in de resultaten van de onderzoeken met betrekking tot de hoeveelheid zetmeel die het duodenum bereikt. Naar verwachting zal de geresorbeerde hoeveelheid glucose in de meeste gevallen ongeveer gelijk zijn aan 10% of iets meer van het opgenomen zetmeel. Het geresorbeerde propionzuur wordt slechts voor een deel gebruikt voor de glucosesynthese.

In paragraaf 4.3 wordt getracht de omvang van de glucosebehoefte voor onderhoud en produktie vast te stellen, terwijl in 4.4 de voorziening en de behoefte met elkaar worden vergeleken. Deze vergelijking levert ons geen duidelijk antwoord op de vraag of andere stoffen dan glucose en propionzuur nodig

zijn om in de behoefte te voorzien, daar aan de schatting van behoefte en produktie te veel onzekerheden zijn verbonden.

Het mechanisme van de gluconeogenese wordt besproken in paragraaf 4.5, waarbij tevens aandacht wordt besteed aan de mogelijke precursors. In de literatuur wordt dikwijls aangenomen dat de aminozuren een belangrijke bijdrage leveren in de glucosevorming. In 4.6 wordt een kritische beschouwing gegeven van de literatuur waarbij extra aandacht wordt besteed aan de gebruikte technieken en de interpretatie van de resultaten. In het bijzonder wordt aandacht besteed aan het onderscheid tussen het gebruik van aminozuren voor de vorming van glucose en de noodzaak hiertoe. Uit de bespreking van de literatuur komt naar voren dat in de vermelde onderzoeken duidelijk de vorming van glucose uit aminozuren wordt aangetoond. Er wordt echter geen onderscheid gemaakt tussen de vorming van glucose uit aminozuren als gevolg van een overmaat aan aminozuren en die welke het gevolg is van een tekort aan glucose uit andere precursors: de proeven betroffen vrijwel steeds de eerstgenoemde situatie. Deze proeven leveren derhalve geen informatie over de vraag of er inderdaad aminozuren nodig zijn ter aanvulling van een glucose tekort.

Het onderzoek naar de gluconeogenese uit aminozuren (hoofdstuk 5) werd uitgevoerd met lacterende volwassen koeien. De opname en uitscheiding van N werd gemeten onder normale omstandigheden en tijdens externe toevoer van glucose in het duodenum of het bloed. Figuur 18 geeft een schematisch overzicht van de opname en uitscheiding van N. Als aminozuren worden gebruikt voor de vorming van glucose wordt de N van deze aminozuren als ureum met de urine uitgescheiden. Als de synthese van glucose uit aminozuren niet langer optreedt door externe toevoer van glucose naar het bloed, en de aminozuren benut kunnen worden voor de eiwitsynthese, zal de hoeveelheid urine-N dalen. Deze daling is een maat voor de gluconeogenese uit aminozuren. In totaal werd 8 maal een proef met een glucose-infuus, variërend van 200–900 g/dag, vergeleken met een blanco-periode. De voorperiode voor de blanco- en de infuusproef duurde 7–14 dagen, de eigenlijke proefperiode 7–10 dagen. Tijdens één proef (G 7) werd gedurende 4 à 5 dagen afwisselend een infuus met glucose en met water gegeven.

Tijdens het glucose-infuus werd geen glucose in de urine waargenomen. Het glucosegehalte in het bloed vertoonde ook kort na het begin van het infuus normale waarden. De melkproduktie nam over het algemeen toe in de eerste 2 à 3 dagen na het begin van het infuus. Daarna daalde de produktie weer tot normaal niveau. Tijdens de hoofdperiode met een glucose-infuus werd dan ook geen hogere produktie waargenomen. De kortdurende stijging van de produktie ging meestal gepaard met een daling van het eiwitgehalte. De toediening van glucose resulteerde veelal in een verlaging van het vetgehalte. Het lactosegehalte was minder variabel dan het eiwit- en het vetgehalte en vertoonde neiging tot dalen tijdens de glucose-infuusperioden.

Zowel in de balansproeven met een eiwitarm rantsoen (vanaf G 7) als in de proeven met een normale eiwit voorziening konden geen verschillen tussen de blanco- en de infuusperiode worden waargenomen, die wijzen op de aanwezig-

heid van gluconeogenese uit aminozuren (tabel 29). In de proef met afwisselende infusie van glucose en water is echter een duidelijke invloed van de glucose waar te nemen (figuur 24). De daling van de uitscheiding van N in de urine tijdens deze proef werd slechts voor 75% veroorzaakt door een verminderde excretie van ureum en ammoniak.

In de onderzoeken kon geen aanwijzing worden gevonden dat bij een produktie die niet hoger is dan 25 kg melk aminozuren moeten worden gebruikt om in de glucosebehoefte te voorzien. Bij een hogere produktie moet het gebruik van aminozuren evenwel niet uitgesloten worden geacht. Bij een ruime eiwitvoorziening kunnen glucogene aminozuren worden gebruikt voor de glucosesynthese. Dit mag niet worden opgevat als een behoefte aan aminozuren voor dit proces.

In hoofdstuk 6 worden de resultaten van het onderzoek naar een aantal aspecten van de N-huishouding besproken. De invloed van processen in de blinde en dikke darm op de eiwitbenutting werd bestudeerd in verschilproeven waarin tijdens één van beide proeven zetmeel of eiwit in een ileumfistel werd geïnfundeed. De infusie van ongeveer 500 g zetmeel resulteerde in een sterke toename van de faecaal droge stof en faecaal N (tabel 37). Het N-gehalte van de drogestof-toename bedroeg ongeveer 4% (25% eiwit). De toename van de faecaal N ging gepaard met een vermindering van de urine-N.

De infusie van ongeveer 75 resp. 150 g eiwit had geen duidelijke invloed op de droge stof in de faeces. Van de geïnfundeerde N werd ongeveer 10 g teruggevonden in de faeces, terwijl de overige N in de urine terecht kwam (tabel 37).

De capaciteit van de microben in de dikke darm om N vast te leggen lijkt meer beperkt te zijn door de energievoorziening dan door de N-voorziening.

De benutting van het eiwit bij een verschillend eiwitniveau (paragraaf 6.3) werd bestudeerd in verschilproeven met lacterende koeien die een normaal of een eiwitarm rantsoen ontvingen. De resultaten zijn vermeld in figuur 26 en tabel 43 en 44. De tangens van de verbindingslijn van 2 punten in fig. 26 is een maat voor de benutting van het vre dat het verschil vormt tussen het eiwitarme en het normale rantsoen. Bij 10 van de 13 lijnen ligt deze benutting tussen de 10 en 30% (tabel 44).

Met behulp van de beschikbare gegevens van 1192 energie- en/of N-balansproeven uit binnen- en buitenland en de resultaten van verteringsproeven met schapen betreffende 254 krachtvoedermiddelen konden diverse berekeningen worden uitgevoerd (paragraaf 6.4).

De werkelijke verteerbaarheid van het eiwit in rundveerantsoenen bedraagt ongeveer 85%. De verteerbaarheid van het ruw eiwit in krachtvoer lijkt wat beter dan van het ruwvoer. De berekende MFN-waarden komen goed overeen met de waarde van ongeveer 4,9 g N per kg droge stof, die werd verkregen uit de literatuurstudie (3.2.3), maar is over het algemeen iets groter (4,6 tot 6,6 g N per kg ds).

Het vre voor rundvee is gebaseerd op de resultaten van verteringsproeven met schapen. Men dient rekening te houden met een aanzienlijk verschil in verteerbaarheid tussen beide diersoorten. Het bij de verwerking van de gegevens gevonden verschil kan worden toegeschreven aan een verschil tussen runderen en schapen van ongeveer 8% en aan een verschil van ongeveer 2,5% per eenheid voederniveau.

Voor een nadere bestudering van de benutting van het eiwit werden uit de Wageningse gegevens alle proeven geselecteerd waarin minder dan 65% van de CVB-norm werd verstrekt. Proeven met een negatieve energiebalans werden geëlimineerd als de N-balans kleiner was dan -5 g N. Het resultaat wordt getoond in figuur 32. De gevonden minimumlijn is een maat voor de maximale efficiëntie van de benutting van het vre en voor de minimale vre-behoefte. De minimumlijn, die overeenkomt met ongeveer 70% van de CVB-norm, sluit goed aan bij de overige gegevens (fig. 29, 30 en 31).

De benutting van het vre werd eveneens berekend uit een verzameling van telkens 2 opeenvolgende proeven met eenzelfde dier en een verschil in vre van tenminste 10% (6.4.6). Elk van de 54 geselecteerde paren komt overeen met 2 punten in fig. 28. Voor de 54 paren werd de helling en de ligging van de verbindingslijn bepaald als aangegeven in fig. 33a. Dit leverde de punten in fig. 33b. Van de 54 punten lagen er 39 in de rechthoek van fig. 33b. Het gemiddelde en de standaarddeviatie van het gemiddelde bedroeg $21 \pm 5.2\%$. Het gemiddelde benuttingspercentage van het vre bedraagt dus ongeveer 20%. Voor een belangrijk deel is dit evenwel het gevolg van een verschil in N-retentie en in mindere mate van een verschil in melkeiwitproductie.

Het eiwitgehalte van de melk toont een verband met het vetgehalte, de hoeveelheid melk en de mate van eiwitvoorziening. Een verhoging van het vetgehalte met 1% (b.v. van 3 naar 4%) resulteert in een verhoging van het melk-N-gehalte van 0,4 g/kg (8% van het totale gehalte), maar in een verlaging van het N-gehalte in de FCM (4% van het gehalte). Bij een verhoging van de melkgift met 10 kg daalt het N-gehalte met ongeveer 8%. Deze daling van het melk-N-gehalte weegt ruimschoots op tegen de daling in verteerbaarheid bij verhoging van het voederniveau. Het bovenstaande komt ook tot uiting in het verband tussen de geproduceerde melk-eiwit en de bij de betreffende proef behorende vre-behoefte volgens de CVB-norm (fig. 34).

Er dient nogmaals op gewezen te worden dat de resultaten van de proeven van hoofdstuk 6 slechts het effect weergeven op korte termijn. Indien een extra eiwitgift op langere termijn stimulerend werkt op de melkproductie dient dit effect mede in de beschouwing te worden betrokken.

THE NITROGEN METABOLISM OF THE LACTATING COW AND THE ROLE OF THE GLUCONEOGENESIS FROM AMINO ACIDS

SUMMARY

The nitrogen metabolism of the ruminant has received close attention during the last decades. At the beginning of this century, the use of various protein sources in the rations of cattle and sheep was investigated. In addition to the biochemical and physiological processes of N metabolism, the literature paid much attention to microbiological aspects of ruminal fermentation. Literature on interpretation of qualitative results in a quantitative approach to protein requirement is scarcer.

In monogastric animals, the quantity and composition of protein reaching the stomach is determined by the quality and quantity of the protein in the ration. Ruminants behave in a different way. Through activity of bacteria and protozoa in the forestomachs, there is less similarity between the protein of the ration and the protein reaching the abomasum. Hence, in ruminants, the amino acid supply to the blood is less determined by the amino acid pattern of the ration than in monogastric animals.

There are several ways of determining the protein requirement. One can determine the quantity of protein in the ration just sufficient for maintenance or for a certain production. The requirement can also be determined factorially, the various parts (factors) in the total requirement being analysed and summed.

Chapter 2 gives a survey of the literature on general aspects of N metabolism. Figure 1 shows the processes in the N metabolism of the ruminant. Part of the protein in the ration passes the rumen undegraded. An average of about 60% of the protein is degraded to peptides and amino acids or even ammonia. Section 2.2 deals with methods of measuring the protein degradation in the reticulo-rumen. The extent of break-down of protein is largely determined by the solubility of the protein.

Ammonia can be formed and absorbed in the rumen. The greater part of the absorbed ammonia is converted into urea. Part of the urea is returned to the rumen by saliva. This recirculation is known as the 'urea cycle.'

Amino acids can also be absorbed from the rumen and probably from the reticulum and omasum too. The concentration of free amino acids, however, is usually so small that this absorption can be ignored.

The micro-organisms in the rumen can synthesize amino acids from simple N compounds. They can use these as well as other amino acids present in the rumen for synthesis of proteins. Carbohydrates in the rumen form an important substrate for bacteria. They provide energy and are the important material for the synthesis of cells.

Results from the literature on degradation and synthesis of protein in the rumen assist in estimating the real amount of protein that reaches the small intestine and can be utilized by the ruminant. This amount can be smaller than the amount ingested as feed, or larger as a result of urea recycling. The microbial activity in the rumen has a levelling effect on the amount of protein reaching the duodenum.

It is generally accepted that the digestion of the protein in the small intestine is about the same in ruminants and monogastric animals. Several published trials with cows and sheep showed that the net absorption of non-ammonia N in the small intestine was about 70%.

The activity of the microbes can also be detected in the caecum and colon. Usually, however, the amount of N in faeces equals or is somewhat smaller than the amount reaching the large intestine. The amount of organic matter in the large intestine influences the extent of N excretion with the faeces.

Section 2.9 gives a model calculation to indicate the quantitative influence of degradation and synthesis of protein in the rumen on the protein supply in the small intestine.

Chapter 3 deals with literature on the estimation of the protein requirement of lactating cows by the factorial method.

Metabolic faecal N (MFN) consists of the residues of gastric and intestinal juice, bile and pancreatic juice, epithelial cells and mucus from the intestinal wall and residues from microbial fermentation in the gastro-intestinal tract. Only part of the MFN is of endogenous origin. The MFN is mainly determined by the amount of food passing through the gastro-intestinal tract. It is a common usage to relate MFN to dry matter intake. In monogastric animals, one can observe the influence of crude fibre, whereas in ruminants this influence is of no importance.

Section 3.2.1 reviews many correct and less correct methods for determining the MFN. Table 3 surveys original data from the literature on the excretion of MFN by cattle and sheep. Published data from analysis by linear regression gave an average of 4.9 g MFN per kg dry matter intake for both cattle and sheep.

Animals given protein-free rations also excrete N in urine. The fraction of N excreted in urine that is independent of the ingested N is called endogenous urinary N (EUN, Section 3.3). EUN seems proportional to metabolic weight. Section 3.3.1 gives some methods for the estimation of EUN and discusses excretion of urinary N on the basis of a simple model. Table 4 shows original data for the estimation of EUN. A graph of collected data (fig. 6) shows the EUN is not quite proportional to metabolic weight. At a lower weight, the excretion is larger. For a weight of more than 200 kg EUN in g equals $0.10 \cdot W^{3/4}$, where W is live weight in kg. The loss of N in hair and scurf is estimated to be $0.02 \cdot W^{3/4}$ g.

About 15–20% of live weight gain during growth and pregnancy is due to gain in protein. According to the literature, the maternal fraction of the growth during pregnancy can easily be influenced, whereas foetal growth can

be influenced less easily. Retention of N during the last 2 months of pregnancy increases from about 20 to 50 g N per day. After parturition it is easy to mobilize the N laid down in maternal tissues, resulting in a negative N balance. This negative N balance is not the result of an insufficient protein supply.

Excretion of N in milk can be estimated in a simple way. The protein content of milk varies less than the fat content and is about 3.3%. An ample energy supply can influence total production and protein content of milk. A larger energy supply is often coupled with a larger portion of concentrates in the ration. Rations causing an increase in protein content are usually the same as those causing a decrease in fat content.

Net protein requirement is the amount of protein necessary for maintenance and production if the utilization of protein is 100%. The net protein requirement equals the sum of all factors mentioned above.

The relation between protein utilized and protein absorbed is called 'biological value' of the protein (BV). For ruminants, one can hardly speak of a correct evaluation of the ration protein if the protein is subjected to microbial fermentation before it is absorbed. So it is incorrect to ascribe an equal meaning to BV in ruminants and monogastrics. As in ruminants, BV is only a measure of the utilization of protein, it is more correct to replace BV by 'protein efficiency factor' (e_N). Nevertheless, for ruminants BV (v_N) could be reserved for the indication of the quality of the protein reaching the small intestine. Data from the literature suggest that the optimum utilization of ingested truly digestible protein is about 70% ($e_N = 0.70$).

Table 7 surveys the way in which the protein requirement of the animal is expressed and the way in which the protein in the ration meeting this requirement is expressed. Section 3.10 deals with the use of crude protein, digestible crude protein, available protein and metabolizable protein as measures of protein supply, and discusses the estimation of the digestibility. There has been few studies on the influence of feeding level on protein digestibility. They create the impression that the percentage digestibility decreases about 3–6 units per unit increase in feeding level, that is at least 5%. Moreover, there is a difference in the digestibility of protein between cattle and sheep in favour of sheep. The data in European feeding tables are usually based on digestion with sheep, which means that cattle receive less apparently digestible protein than is calculated from the tables. When establishing the protein requirement and when discussing the results of trials with cattle one should take this into account. The differences in protein digestibility ranged from 0 to 7 units. One may assume an average difference of about 5 units, that is 8%.

Table 15 estimates the digestible protein requirement for maintenance and production by the factorial method and surveys standards used in several countries.

Section 3.4.10 discusses the metabolizable protein, a measure for the protein supply that allows for the degradation and synthesis of protein in the rumen. It is worthwhile to follow up the investigations on this subject as a model based on metabolizable protein could be elaborated in a few years, allowing better

evaluation of feeds than from digestible protein. Especially when extreme and less conventional rations are used there is more chance of errors being made with a system based on crude protein or digestible protein.

Chapter 4 discusses the literature on gluconeogenesis from amino acids. In ruminants most of the carbohydrates in the feed are broken down into volatile fatty acids. Of these acids only propionic acid can serve as a precursor for glucose. If insufficient sugars can be absorbed from the ration to meet the glucose requirement, the body synthesizes glucose from other compounds such as propionic acid and amino acids. The need to use amino acids for the synthesis of glucose may mean an increase in protein requirement.

Section 4.2 deals with glucose supply from carbohydrates passing the rumen undegraded and from propionic acid. There is little agreement among the results of the investigations on the amount of starch reaching the duodenum. The amount of absorbed glucose would be in most cases equal to or somewhat more than 10% of the starch ingested. The absorbed propionic acid is only partly used to synthesize glucose.

Section 4.3 attempts to estimate the glucose requirement for maintenance and production. Section 4.4 compares the glucose supply and requirement. This comparison does not answer the question whether the use of other compounds than glucose and propionic acid is essential to meet the glucose requirement, as the estimation of the requirement and the supply is uncertain.

The mechanism of gluconeogenesis is discussed in Section 4.5, in which also attention is paid to the precursors used. The literature often assumes that amino acids are an important source of glucose. Section 4.6 critically discusses the literature on this subject and considers the techniques used and the interpretation of the data. In particular the use of amino acids for glucose synthesis is distinguished from the essentiality of this use. Experiments in the literature clearly demonstrate the synthesis of glucose from amino acids. However, the synthesis of glucose from amino acids as a result of a surplus of amino acids is not distinguished from that as result of shortage of glucose from other precursors: most experiments concern the former situation. That is why these experiments give no information whether amino acids are indeed necessary to provide in a glucose shortage.

Gluconeogenesis from amino acids (Chapter 5) was studied with fullgrown lactating cows. The intake and excretion of N was measured under normal circumstances and during administration of glucose through a fistula into the duodenum or by infusion into the blood. Figure 18 schematizes the intake and excretion of N. If amino acids are used for glucose synthesis, the N of the amino acids is excreted in the urine as urea. If the synthesis of glucose from amino acids is prevented by administration of glucose into the blood and if the freed amino acids are utilized for protein synthesis, the amount of urinary N decreases. This decrease is a measure of gluconeogenesis from amino acids. All in all 8 comparisons were made of cows with a glucose infusion, ranging from 200–900 g/day, and without one. The preliminary period for the blank and infusion experiments lasted for 7–14 days, and the experimental periods were

7-10 days each. In one experiment (G 7) glucose or water was alternately infused for 4 to 5 days each.

During glucose infusion no glucose was observed in urine. The glucose concentration of the bloodplasma was normal, even shortly after the infusion started. On the whole the milkproduction increased during the first 2-3 days of the infusion. Afterwards the production decreased to the normal level. Hence, no increase in production was observed during the experimental period. The production increase during the first couple of days was mostly accompanied with a decrease of the protein content. The administration of glucose more often than not resulted in a decrease of the fat content. The lactose content was less variable than the contents of protein and fat and tended to decrease during the glucose infusion.

Both in the balance experiments with a protein poor ration (from G 7 onwards) and in the experiments with a normal protein supply no differences showing the occurrence of gluconeogenesis from amino acids could be observed between the blank and infusion periods (table 29). In the experiment with alternate infusion of glucose and water, however, one can observe a distinct influence of the glucose (fig 24). In this experiment only 75% of the decrease in the excretion of urinary N was caused by a decreased excretion of urea and ammonia. At a production rate of less than 25 kg of milk no evidence was found for the assumption that amino acids are needed to meet the glucose requirement. At a higher production rate, however, the use of amino acids for glucose synthesis may occur. At an ample protein supply glucogenic amino acids may be used for glucose synthesis. This does not mean, however, that amino acids are needed for this process.

Chapter 6 discusses the results of the research into a number of aspects of the N metabolism. The influence of processes in the caecum and colon on the utilization of protein was studied in difference trials. During one trial of each pair either starch or protein was infused via an ileum fistula. The infusion of about 500 g starch resulted in a large increase of the faecal dry matter and the faecal N excretion (table 37). The N content of the increase in dry matter amounted to about 4% (25% protein). The increase in the faecal N excretion was coupled with a decrease in urinary N.

No influence of the infusion of about 75 g or 150 g protein on the faecal dry matter production could be observed. About 10 g of the infused N was recovered in the faeces, whereas the other N was found in the urine (table 37).

The capacity of the microbes in the large intestine to fix N seems to be more restricted by the energy supply than by the N-supply.

The utilization of protein at a different protein level was studied in difference-trials with lactating cows receiving a normal or a protein poor ration. The results are mentioned in figure 26 and tables 43 and 44. The tangent of the line connecting 2 points in figure 26 is a measure for the utilization of the difference in digestible protein supply between the normal and the protein poor rations. With 10 out of 13 lines this utilization lies between 10 and 30% (table 44).

With the data available from 1192 energy- and/or N-balance experiments from this and other countries and with the results of digestion-trials with sheep concerning 254 feedstuffs, several calculations could be made (Section 6.4).

The true digestibility of the protein in rations for cattle amounts to about 85%. The digestibility of the crude protein in concentrates seems to be higher than the digestibility of the protein in roughage. The MFN values calculated are on the whole somewhat higher than the average of 4.9 g which was taken from the literature (4.8 to 6.6 g N).

The digestible protein for cattle is based on the results of digestion trials with sheep. It should be taken into account that there is a considerable difference in the digestibility of protein between cattle and sheep. The difference in the digestibility of the protein found in processing the data can be ascribed to a difference between cattle and sheep of about 8% and to a difference of about 2.5% per unit of feeding level.

For a further study of the utilization of the protein from the Wageningen-data those experiments were selected in which less than 65% of the Dutch standard for digestible protein was given. Experiments with a negative energy-balance were eliminated if the N balance was smaller than -5 g N. The result is shown in figure 32. The calculated minimum line is a measure for the maximum efficiency of the utilization of the digestible protein and for the minimal protein requirement. The minimum line corresponds with about 70% of the Dutch standard and closely fits the other data (figure 28, 29, 30 and 31).

The utilization of the digestible protein was also calculated from a collection of pairs of experiments, each of which pair consisted of two successive experiments with the same animal. Furthermore the difference of the digestible protein in such a pair had to be at least 10% (6.4.6). Each of the 54 selected pairs corresponds with 2 points in figure 28. For each of the 54 pairs the slope and the position of the line connecting the 2 points were estimated as shown in figure 33. These provided the points in figure 33b. Out of the 54 points 39 points are situated in the rectangle of figure 33b. The mean and standard deviation of the mean is $21 \pm 5.2\%$. So the average percentage of the utilization of the digestible protein amounts to about 20%. This utilization is for the greater part the result of a difference in N-retention, and is only to a smaller part due to a difference in the production of milk protein.

The protein content of the milk is related to the fat content, the amount of milk and the extent of the protein supply. An increase of the fat content by 1% (e.g. from 3 to 4%) results in an increase of the milk N content by 0.4 g/kg (8% of the average content), but in a decrease of the N content in the FCM (4% of the average content). If the milk production increases by 10 kg the N content decreases by about 8%. This decrease of the milk N content more than counterbalances the decrease of the digestibility at an increasing feeding level. The influence of the change in protein content of the milk is also shown in the relation between the milk protein produced in the experiments and the digestible protein requirement for these experiments according to the Dutch standard (Figure 34).

It should be mentioned that the results of the experiments from Chapter 6 only show short term effects. If the supply of extra protein has a stimulating effect on the milk production on a long term, this effect should also be considered.

REFERENTIES

- ABOU AKKADA, A. R.**, 1965. The metabolism of ciliate protozoa in relation to rumen function. In: *Physiology of digestion in the ruminant*, p. 335. Dougherty, R. W. (ed). Butterworths, London.
- ADRICHEM, P. W. M. VAN**, 1966. De voederomzetting in de pens in verband met melkproductie en melksamenstelling. *Ned. Melk en Zuiveltijdschrift* **20**: 151-159.
- AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL**, zie ARC.
- ALBANESE, A. A.**, 1959. Protein and amino acid nutrition. Academic Press New York - London.
- ALLISON, M. J.**, 1965. Nutrition of rumen bacteria. In: *Physiology of digestion in the ruminant*, p. 369. Dougherty, R. W. (ed.). Butterworths, London.
- ALLISON, M. J.**, 1969. Biosynthesis of amino acids by ruminal microorganisms. *J. Anim. Sci* **29**: 797-807.
- ALLISON, M. J.**, 1970. Nitrogen nutrition of ruminal micro-organisms. In: *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant*, p. 456-473. Phillipson, A. T. (ed.). Oriol Press, New Castle upon Tyne.
- ANDERSON, M. J. and R. C. LAMB**, 1967. Predicting digestible protein from crude protein. *J. Anim. Sci.* **26**: 912, abstr. 120.
- ANNISON, E. F.**, 1965. Absorption from the ruminant stomach. - In: *Physiology of digestion in the ruminant*, p. 185-197. Dougherty, R.W. (ed.) Butterworths, London.
- ANNISON, E. F., R. E. BROWN, R. A. LENG and D. B. LINSDAY and C. E. WEST**, 1967. Rates of entry and oxidation of acetate, glucose D(-)-P-hydroxybutyrate, palmitate, oleate and stearate, and rates of production and oxidation of propionate and butyrate in fed and starved sheep. *Bioch. J.* **104**: 135-147.
- ANNISON, E. F., M. I. CHALMERS, S. B. MARSHALL and R. L. M. SYNGE**, 1954. Ruminal ammonia in relation to the protein requirement of sheep. 3. Ruminal ammonia formation with various diets. *J. Agric. Sci* **44**, 270-273.
- ANNISON, E. F. and D. LEWIS**, 1959. Metabolism in the rumen. Methuen and Co. Ltd., London.
- ANNISON, E. F. and R. R. WHITE**, 1961. Glucose utilization in sheep. *Bioch. J.* **89**: 162-169.
- ANNISON, E. F. and R. R. WHITE**, 1962. Further studies on the entry rate of acetate and glucose in sheep with special reference to endogenous production of acetate. *Bioch. J.* **84**: 546-552.
- ARC**, 1965. The nutrient requirements of farm livestock. No. 2, Ruminants. Agricultural Research Council, London.
- ARMAN, P., D. HOPCRAFT and I. McDONALD**, 1975. Nutritional studies on East African herbivores. 2. Losses of nitrogen in the faeces. *Brit. J. Nutr.* **33**: 265-276.
- ARMSTRONG, D. G.**, 1965. Carbohydrate metabolism in ruminants and energy supply. In: *Physiology of digestion in the ruminant*, p. 272-288. Dougherty, R. W. (ed). Butterworths, London.
- ARMSTRONG, D. G.**, 1969. Cell bioenergetics and energy metabolism. In: *Handbuch der Tierernährung*, vol. I, p. 385-414. Lenkeit W., K. Breirem und E. Crasemann (eds). Paul Parey Verlag Hamburg/Berlin.
- ARMSTRONG, D. G. and J. H. D. PRESCOTT**, 1970. Amount, physical form and composition of feed and milk secretion in the dairy cow. In: *Lactation*, p. 349-377. Falconer, I.R. (ed). Butterworths, London.
- BALCH, C. C.**, 1967. Problems in predicting the value of non-protein nitrogen as a substitute for protein in rations for farm ruminants. *Wld. Rev. Anim. Prod.* **3**: 84-91.
- BALCH, C. C. and J. A. BINES**, 1968. The effect, on nitrogen retention by growing heifers of protein and non-protein nitrogen fed in isocaloric rations. *Proc. Nutr. Soc.* **27**: 14A.
- BALLARD, F. J., R. W. HANSON and D. S. KRONFELD**, 1969. Gluconeogenesis and lipogenesis

- in tissue from ruminant and non-ruminant animals. *Fed. Proc.* **28**: 218-231.
- BARNARD, E. A., 1969. Biological function of pancreatic ribonuclease. *Nature* **221**: 340-344.
- BARTLEY, J. C. and A. L. BLACK, 1966. Effect of exogenous glucose on glucose metabolism in dairy cows. *J. Nutr.* **89**: 317-328.
- BASSETT, J. M., S. C. MILLS and R. L. REID, 1966. *Metabolism* **15**: 922.
- BAUCHOP, T. and S. R. ELSDEN, 1960. The growth of micro-organisms in relation to their energy supply. *J. Gen. Microbiol.* **23**: 457.
- BAUMAN, D. E., R. E. BROWN and C. L. DAVIS, 1970. Pathways of fatty acid synthesis and reducing equivalent generation in mammary gland of rat, sow and cow. *Arch. Bioch. Biophys.* **140**: 237-244.
- BAUMAN, D. E. and C. L. DAVIS, 1975. In: *Digestion and Metabolism in the ruminant*, p. 496-509. McDonald I. W. and I. C. Warner (eds). Univ. New England.
- BAUMAN, D. E., D. E. DE KAY, D. L. INGLE and R. E. BROWN, 1972. Effect of glycerol and glucose additions on lipogenesis from acetate in rats and cow mammary tissue. *Comp. Bioch. Physiol.* **43B**: 479.
- BAUMAN, D. E., R. W. MELLEBERGER and R. G. DERRIG, 1973. Fatty acid synthesis in sheep mammary tissue. *J. Dairy Sci.* **56**: 1312-1318.
- BEN-GHEDALIA, D., H. TAGARI, A. BONDI and A. TADMOR, 1974. Protein digestion in the intestine of sheep. *Br. J. Nutr.* **31**: 125-142.
- BERGMAN, E. N., 1976. Glucose metabolism in ruminants. *Proc. 3rd Int. Conf. Production Disease*. Wageningen. In voorbereiding.
- BERGMAN, E. N., R. P. BROCKMAN and C. F. KAUFMAN, 1974. Glucose metabolism in ruminants: comparison of whole-body turnover with production by gut, liver and kidneys. *Fed. Proc.* **33**: 1849-1854.
- BERGMAN, E. N., W. E. ROE and K. KON, 1966. Quantitative aspects of propionate metabolism and gluconeogenesis in sheep. *Am. J. Physiol.* **211**: 793-799.
- BICKERSTAFFE, R., E. F. ANNISON and J. L. LINZELL, 1974. The metabolism of glucose, acetate, lipids and amino acids in lactating dairy cows. *J. Agric. Sci. Camb.* **82**: 71-85.
- BLACK, A. L., 1968. Modern techniques for studying the metabolism and utilization of nitrogenous compounds, especially amino acids. In: *Isotope studies on the nitrogen chain*, p. 287-309. IAEA (ed). Intern. Atomic Energy Agency, Vienna.
- BLACK, A. L., 1969. Carbohydrate metabolism. In: *Handbuch der Tierernährung. I Band*, p. 415-449. Lenkeit W., K. Breirem und E. Crasemann (eds). Paul Parey Verlag, Hamburg/Berlin.
- BLACK, A. L., A. R. EGAN, R. S. ANAND and T. E. CHAPMAN, 1968. The role of amino acids in gluconeogenesis in lactating ruminants. In: *Isotope studies on the nitrogen chain*, p. 247-263. IAEA (ed). Intern. Atomic Energy Agency, Vienna.
- BLACKBURN, T. H., 1965. Nitrogen metabolism in the rumen. In: *Physiology of digestion in the ruminant*, p. 322-334. Dougherty R. W. (ed). Butterworths, London.
- BLAXTER, K. L. (ed), 1965. *Energy metabolism*. Proc. 3rd Symp. Energy Metabolism. Troon. Acad. Press. Londen/New York.
- BLAXTER, K. L. and H. H. MITCHELL, 1948. The factorization of the protein requirements of ruminants and of the protein values of feeds, with particular reference to the significance of the metabolic fecal nitrogen. *J. Animal Sci.* **7**: 351-372.
- BLAXTER, K. L. and W. A. WOOD, 1951. The nutrition of the Young Ayrshire calf. 1. The endogenous nitrogen and basal energy metabolism of the calf. *Brit. J. Nutr.* **5**: 11-25.
- BLAXTER, K. L. and W. A. WOOD, 1951. The nutrition of the young Ayrshire calf. 4. Some factors affecting the biological value of protein affecting the biological value of protein determined by nitrogen balance methods. *Brit. J. Nutr.* **5**: 55-67.
- BOEKHOLT, H. A., 1972. Einige Aspekte der Bestimmung des Eiweißbedarfs laktierender Kühe. *Z. Tierphysiol., Tierernährg. Futtermittelk.* **30**: 145.
- BOEKHOLT, H. A., 1972. Some aspects of the determination of protein requirements of lactating cows. *Verslag van het Minisymposium, Ned. Zoot. Ver. en Centraal Veevoederbureau in Nederland*.
- BREIREM, K., 1972. Zie EKERN, 1973.

- BRODY, S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold Publ. Corp., New York.
- BROSTER, W. H., 1972. Protein requirements of cows for lactation. - In: Handbuch der Tierernährung, II. Band, p. 292-322. Lenkeit W. und K. Breirem (eds). Paul Parey Verlag, Hamburg/Berlin.
- BROUWER, E., 1946. Iets over Gerrit Jan Mulder en zijn betekenis voor de volksvoeding. *Voeding* 7: 53-67.
- BROUWER, E., 1952. Biography of Gerrit Jan Mulder. *J. Nutr.* 46: 3-12.
- BROWN, L. D., 1966. Influence of intake on feed utilization. *J. Dairy Sci.* 49: 223-230.
- BURROUGHS, W., D. K. NELSON and D. R. MERTENS, 1975. Protein physiology and its application in the lactating cow: the metabolizable protein feeding standard. *J. Anim. Sci.* 41: 933-944.
- BUSCHMANN, A., G. RATMANOV, J. TREUGUT, J. KASPEROWITZ and S. WITOWSKY, 1923. Untersuchungen über den Eiweissbedarf der Milchkuh und den Einfluss eiweissreicher und eiweissarmer Fütterung auf die Menge und Zusammensetzung der Milch. *Landw. Vers. Stat.* 101: 1-216.
- BRYANT, M. P. and I. M. ROBINSON, 1962. Some nutritional characteristics of predominant culturable ruminal bacteria. *J. Bacteriol.* 84: 605.
- CENTRAAL VEEVOEDERBUREAU, zie CVB.
- CENTRALE MELKCONTROLE DIENST, 1972. Jaarverslag van de Stichting Centrale Melkcontrole Dienst.
- CHALMERS, M. I., I. GRANT and F. WHITE, 1976. Nitrogen passage through the wall of the ruminant digestive tract. In: Protein metabolism and nutrition, p. 159-179. Cole et al. (eds). Butterworths, London.
- CHALMERS, M. I. and R. L. M. SYNGE, 1954. The digestion of protein and nitrogenous compounds in ruminants. *Adv. in Protein Chem.* 9: 93-120.
- CHALUPA, W., 1968. Problems in feeding urea to ruminants. *J. Anim. Sci.* 27: 207-219.
- CHALUPA, W., 1972. Metabolic aspects of non protein nitrogen utilization in ruminant animals. *Fed. Proc.* 31: 1152-1164.
- CLARK, J. H., 1975. Lactational responses to post-ruminal administration of proteins and amino acids. *J. Dairy Sci.* 58: 1178-1197.
- COELHO DA SILVA, J. F., R. C. SEELEY, D. J. THOMSON, D. E. BEEVER and D. G. ARMSTRONG, 1972. The effect in sheep of physical form on the sites of digestion of a dried lucerne diet. *Brit. J. Nutr.* 28: 43-61.
- COLE, D. J. A., K. N. BOORMAN, P. J. BUTTERY, D. LEWIS, R. J. NEALE and H. SWAN, 1976 (eds). Protein metabolism and nutrition. Proc. 1st Int. Symp., Nottingham. EAAP publ. nr. 16, Butterworths, London.
- COOK, R. M., R. E. BROWN and C. L. DAVIS, 1965. Protein metabolism in the rumen. I. Absorption of glycine and other amino acids. *J. Dairy Sci.* 48: 475-483.
- CUNNINGHAM, H. M. and G. J. BRISSON, 1957. The endogenous urinary and metabolic fecal nitrogen excretion of newborn dairy calves. *Can. J. Anim. Sci.* 37: 152-156.
- CUTHBERTSON, D. P., 1963 (ed). Progress in nutrition and allied sciences. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- CVB, 1975. Voedernormen voor de landbouwhuisdieren en voederwaarde der veevoerders. Verkorte tabel. Centraal Veevoederbureau in Nederland, Wageningen.
- DAVIS, C. L. and R. E. BROWN, 1970. Low-fat milk syndrome. In: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant, p. 545-565. Phillipson, A. T. (ed). Oriel Press, New Castle upon Tyne.
- DEMAUX, G., H. LE BARS, J. MOLLE, A. RERAT and H. SIMONNET, 1961. Absorption des acides aminés au niveau du rumen de l'intestin grêle et du caecum chez le mouton. *Bull. Acad. Vét. France* 34: 85-88.
- DLG, 1968. Futterwerttabelle für Wiederkäuer. Nährstoffbedarfstabelle für Rindvieh, Band 17: p. 112.
- DOUGHERTY, R. W., 1965 (ed). Physiology of digestion in the ruminant. Proc. 2nd Int. Symp., Ames, Iowa. Butterworths, London.
- DREYER, J. J., 1969. The biological assesment of protein quality: effects of consumption of

- ruminant. - Fed. Proc. **29**: 44-50.
- HEALD, P. J., 1951. The assesment of glucose-containing substances in rumen micro-organisms during a digestion cycle in sheep. *Brit. J. Nutr.* **5**: 84-93.
- HEITMAN, R. N., W. H. HOOVER and C. J. SNIFFEN, 1973. Gluconeogenesis from amino acids in mature wether sheep. *J. Nutr.* **103**: 1578-1593.
- HEMBRY, F. G., W. H. PFANDER and R. L. PRESTON, 1975. Utilization of nitrogen from soy-bean meal, casein, zein and urea by mature sheep. *J. Nutr.* **105**: 267-273.
- HENDERICKX, H., 1962. Onderzoekingen over het stikstof metabolisme in de pensmaag der herkauwers met behulp van de kunstmatige pens. Proefschrift Rijkslandbouwhogeschool, Gent.
- HOBSON, P. N., 1963. Rumen bacteriology. In: *Progress in nutrition and allied sciences*, p. 43-55. Cuthbertson D.P. (ed). Oliver and Boyd, Edinburgh/London.
- HOGAN, J. P., 1975. Quantitative aspects of nitrogen utilization in ruminants. *J. Dairy Sci.* **58**: 1164-1177.
- HOGAN, J. P. and R. H. WESTON, 1970. Quantitative aspects of microbial protein synthesis in the rumen. In: *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant*, p. 474-485. Phillipson, A. T. (ed). Oriel Press, New Castle upon Tyne.
- HOLTER, J. A. and J. T. REID, 1959. Relationship between the concentration of crude protein and apparently digestible protein in forages. *J. Anim. Sci.* **18**: 1339-1349.
- HONCAMP, F., ST. KOUDELA and E. MÜLLER, 1924. Harnstoff als Eiweissersatz beim milchgebenden Wiederkäuer. *Bioch. Z.* **143**: 111-155.
- HONING, Y., VAN DER, 1975. Intake and utilization of energy of rations with pelleted forages by dairy cows. Proefschrift, Agric. Res. Reports 836, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- HUISMAN, T. J., 1946. Een onderzoek naar de invloed van de celmembranen en enige andere factoren op de verteringscoëfficiënten. Proefschrift. Wageningen.
- HUNGATE, R. E., 1966. The rumen and its microbes. Academic Press, New York-London.
- HUNTER, G. D. and G. C. MILLSON, 1964. Gluconeogenesis in the lactating dairy cow. *Res. Vet. Sci.* **5**: 1-6.
- HUTCHINSON, J. C. D. and S. MORRIS, 1936. The digestibility of dietary protein in the ruminant. I. Endogenous nitrogen excretion on a low nitrogen diet and in starvation. *Bioch. J.* **30**: 1682-1694.
- HUTCHINSON, K. J., 1958. Factors governing faecal nitrogen wastage in sheep. *Austr. J. Agric. Res.* **9**: 508-520.
- HVELPLUND, T., P. D. MÖLLER, J. MADSEN and M. HESSELHOLT, 1976. Flow of digesta through the gastro-intestinal tract in the bovine with special reference to nitrogen. *Royal Vet. Agric. Univ., Copenhagen, Denmark, Yearbook*, 173-192.
- HYDEN, S., 1955. A turbidimetric method for the determination of higher poly-ethylene glycols in biological materials. *K. Lantbr. Högsk. Annlr.* **22**: 139-145.
- IAEA, 1968 (ed). Isotope studies on the nitrogen chain. Proc. of a Symp., IAEA and FAO, Vienna. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- INGLE, D. L., D. E. BAUMAN and U. S. GARRIGENS, 1972a. Lipogenesis in the ruminant: a: in vitro study of tissue sites, carbon source and reducing equivalent generation for fatty acid synthesis. *J. Nutr.* **102**: 609-616.
- INGLE, D. L., D. E. BAUMAN and U. S. GARRIGENS, 1972b. Lipogenesis in the ruminant: b: in vivo site of fatty acid synthesis in sheep. *J. Nutr.* **102**: 617-623.
- JACOBSEN, P. E., 1957. Proteinbehov og proteinsyntese ved fosterdannelse hos droevtygere. Beretning Forsoegslab Kbh, no. 299.
- JAHN, S., 1967. Grundlagen der Bewertung des Futtereiweisses für Kälber. - Untersuchungen zum Stickstoff-bwz. Eiweisserhaltungsbedarf. *Arch. Tierern.* **17**: 501-510.
- JARRETT, I. G., G. B. JONES and B. J. POTTER, 1964. Changes in glucose utilization during development of the lamb. - *Bioch. J.* **90**: 189-194.
- JENNES, R., 1974. The composition of milk. - In: *Lactation*, Vol. III, p. 3-107. Ed. B. L. Latson and V. R. Smith. Acad. Press Inc. New York and London.
- JENTSCH, W., H. WITTENBURG, R. SCHIEMANN and I. HOFFMANN, 1969. Ergebnisse ver-

- gleichender Untersuchungen über die Verdaulichkeit von Rationen bei Rind und Schaf unter besonderer Berücksichtigung pansenphysiologischer Parameter. 2. Mitt. Untersuchungen von 12 Rationen mit stufenweisen Austausch von Rohfaser gegen N-frei Extraktstoffe bzw. N-freien Extraktstoffen gegen Rohprotein. Arch. Tierern. **19**: 357-370.
- JENTSCH, W., L. HOFFMANN, R. SCHIEMANN and B. HOFFMANN, 1969. Ergebnisse vergleichender Untersuchungen über die Verdaulichkeit von Rationen bei Rind und Schaf unter besonderer Berücksichtigung pansenphysiologischer Parameter. 3. Mitt.: Die Verdaulichkeit des pflanzlichen Gerüstsubstanzen und ihr Einfluss auf die Verdaulichkeit der Rationen. Arch. Tierern. **19**: 531-543.
- JONES, E. A., 1969. Reviews of the progress of dairy science. Recent developments in the biochemistry of the mammary gland. J. Dairy Res. **36**: 145-167.
- JUDSON, G. J., E. ANDERSON, J. R. LUICK and R. A. LENG, 1968. The contribution of propionate to glucose synthesis in sheep given diets of different grain content. Brit. J. Nutr. **22**: 69-75.
- JUDSON, G. J. and R. A. LENG, 1973. Studies on the control of gluconeogenesis in sheep: effect of glucose infusion. Brit. J. Nutr. **29**: 159-174.
- JUDSON, G. J. and R. A. LENG, 1973. Studies on the control of gluconeogenesis in sheep: effect of propionate, casein and butyrate infusions. Brit. J. Nutr. **29**: 175-195.
- JUMAH, H. F., B. R. POULTON and W. P. APGAR, 1965. Energy and protein utilization during lactation. J. Dairy Sci. **48**: 1210-1214.
- KARR, M. R., C. O. LITTLE and G. E. MITCHELL (Jr.), 1966. Starch disappearance from different segments of the digestive tract of steers. J. Anim. Sci. **25**: 652-654.
- KAUFMANN, W. and H. HAGEMEISTER, 1973. Neue Aspekte zur Proteinversorgung beim Wiederkäuer unter besonderer Berücksichtigung der NPN. Verwertung, Kraftfutter **56**: 608-613.
- KAUFMANN, W. and H. HAGEMEISTER, 1975. Zur Verwertung von Harnstoff (NPN) beim Wiederkäuer. Übers. Tierern. **3**: 33-65.
- KEHAR, N. D., R. MUKKERJEE and K. C. SEN, 1943. Studies on protein metabolism. I. Investigation upon the endogenous nitrogen metabolism of cattle. Ind. J. Vet. Sci. **13**: 257-262.
- KELLNER, O., 1880. Biedermann's Centralblatt **9**: 107, 763. Zie El Samman, S., 1961.
- KEMP, A., W. B. DEYS, O. J. HEMKES and A. J. H. VAN ES, 1961. Hypomagnesaemia in milking cows: intake and utilization of magnesium from herbage by lactating cows. Neth. J. Agric. Sci. **9**: 134-149.
- KIELANOWSKI, J., 1972. Protein requirements of growing animals. In: Handbuch der Tierern. II Band, p. 528-547. Lenkeit W. und K. Breirem (eds). Paul Parey Verlag, Hamburg/Berlin.
- KING, J. C., D. H. CALLOWAY and S. MARGEN, 1973. Nitrogen retention, total body K and Weight gain in teenage pregnant girls. J. Nutr. **103**: 772-787.
- KLOOSTER, A. TH. VAN 'T and P. A. M. ROGERS, 1969. The rate of flow of digesta and the net absorption of dry matter, ash, nitrogen and water. Med. Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands, **69**: 11, 3-19.
- KLOOSTER, A. TH. VAN 'T and H. A. BOEKHOLT, 1972. Protein digestion in the stomachs and intestines of the cow. Neth. J. Agric. Sci. **20**: 272-284.
- KLOOSTER, A. TH. VAN 'T, and B. D. E. GAILLARD, 1976. Digestion of carbohydrates in the intestines of dairy cows. Miscellaneous Papers, Landbouwhogeschool Wageningen, **12**: 79-94.
- KON, S. K. and A. T. COWIE, 1961 (eds). Milk: the mammary gland and its secretion, vol. II. Acad. Press, New York/London.
- KREBS, H. A., 1964. The metabolic fate of amino acids. In: Mammalian Protein Metabolism. Vol. I, p. 125-176. Munro H. N. and Allison J. B. (eds). Acad. Press, New York.
- KREBS, H. A., 1964. Gluconeogenesis. Proc. Roy. Soc. **B159**: 545-564.
- KREBS, H. A., 1966. Bovine ketosis. The Vet. Record **78**: 187.
- KREBS, H. A., R. HEMS, M. J. WEIDEMANN and R. N. SPEAKE, 1966. The fate of isotopic carbon in kidney cortex synthesizing glucose from lactate. Bioch. J. **101**: 242-249.

- MORRIS, S. and N. C. WRIGHT, 1933. The nutritive value of proteins for milk production. I. A comparison of the protein of beans, linseed and meat meal. *J. Dairy Res.* **4**: 177-196.
- MUGERWA, J. S. and H. R. CONRAD, 1971. Relationship of dietary nonprotein nitrogen to urea kinetics in dairy cows. *J. Nutr.* **10**: 1331-1342.
- MUKHERJEE, R. and H. H. MITCHELL, 1951. The basal energy and nitrogen metabolism of dairy calves in hyperthyroidism induced by thyroprotein administration. *J. Anim. Sci.* **10**: 149-162.
- MUNRO, H. N., 1964. Historical introduction: The origin and growth of our present concepts of protein metabolism. In: *Mammalian protein metabolism*, Vol. 1, p. 1-29. Munro H. N. and J. B. Allison (eds). Acad. Press., New York.
- MUNRO, H. N., 1964. An introduction to biochemical aspects of protein metabolism. In: *Mammalian protein metabolism*, Vol. 1, p. 31-34. Munro H. N. and J. B. Allison (eds). Acad. Press, New York.
- MUNRO, H. N. and J. B. ALLISON, 1964 (eds). *Mammalian protein metabolism*, vol I. Acad. Press, New York.
- NIEKERK, B. D. H. VAN, D. W. W. Q. SMITH and D. OOSTHUYSEN, 1967. The relationship between the crude protein content of South African feeds and its apparent digestion by ruminants. *Proc. S. Afric. Soc. Anim. Prod.* **6**: 108-116.
- NOLAN, J. V. and R. A. LENG, 1970. Metabolism of urea in late pregnancy and the possible contribution of amino acid carbon to glucose synthesis in sheep. *Brit. J. Nutr.* **24**: 905-915.
- NOLAN, J. V. and R. A. LENG, 1972. Dynamic aspects of ammonia and urea metabolism in sheep. *Brit. J. Nutr.* **27**: 177-194.
- NOLAN, J. V., B. W. NORTON and R. A. LENG, 1973. Nitrogen cycling in sheep. *Proc. Nutr. Soc.* **32**: 93-98.
- NOLAN, J. V., B. W. NORTON and R. A. LENG, 1976. Further studies of the dynamics of nitrogen metabolism in sheep. *Brit. J. Nutr.* **35**: 127-147.
- NRC, 1971. Nutrient requirements of domestic animals. 3. Nutrient requirements of dairy cattle. Fourth revised edition. Nat. Academy of Sciences, Washington.
- NIJKAMP, H. J., 1969. Determination of the urinary energy- and carbon output in balance trials. *Z. Tierphys. Tierern. Futtermittelk.* **25**: 1-9.
- NIJKAMP, H. J., 1971. Some remarks and recommendations concerning bomb calorimetry. *Z. Tierphys. Tierern. Futtermittelk.* **27**: 115-121.
- ORSKOV, E. R. and C. FRASER, 1968. Dietary factors influencing starch disappearance in various parts of the alimentary tract and caecal fermentation in early weaned lambs. *Proc. Nutr. Soc.* **27**: 37A.
- ORSKOV, E. R. and M. H. FOOT, 1969. The influence of caecal starch infusion in sheep on faecal output of nitrogen, starch and dry matter. *Proc. Nutr. Soc.* **28**: 31A.
- PAQUAY, R., E. TELLER, R. DE BAERE en A. LOUSSE, 1974. Het eiwitrantsoen van de melkkoe. *Landb. tijdschr.* **27**: 269-283.
- PEARSON, R. M. and J. A. B. SMITH, 1943. The utilization of urea in the bovine rumen. 1. Methods of analysis of the rumen ingesta and preliminary experiments in vivo. *Bioch. J.* **37**: 142-148.
- PEARSON, R. M. and J. A. B. SMITH, 1943. The utilization of urea in the bovine rumen. 2. The conversion of urea to ammonia. *Bioch. J.* **37**: 148-153.
- PEARSON, R. M. and J. A. B. SMITH, 1943. The utilization of urea in the bovine rumen. 3. The synthesis and breakdown of protein in rumen ingesta. *Bioch. J.* **37**: 153-164.
- PHILLIPSON, A. T., 1964. The digestion and absorption on nitrogenous compounds in the ruminant. In: *Mammalian Protein Metabolism*, vol. I, p. 71-103 Munro H. N. and J. B. Allison (eds). Acad. Press' New York.
- PHILLIPSON, A. T., 1970 (ed). *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant*. Proc. 3rd Int. Symp., Cambridge. Oriol Press, New Castle upon Tyne.
- PIATKOWSKI, B., 1962. Untersuchungen über den Stoffwechsel an hochleistenden Kühen während der Trockenperiode und Laktation. *Arch. Tierern.* **12**: 75-92.
- PIATKOWSKI, B. and D. RASCH, 1964. Untersuchungen über den Proteinstoffwechsel an hochträchtigen Zwillingsfärsen. *Arch. Tierern.* **14**: 47-53.

- PILGRIM, A. F., F. V. GRAY and G. B. BELLING, 1969. Production and absorption of ammonia in the sheep's stomach. *Brit. J. Nutr.* **23**: 647-655.
- PRESTON, R. L., 1972. Protein requirements for growing and lactating ruminants. *Nutr. Conf. Feed. Man.* Nottingham.
- PROTHRO, J., I. MACKELLER, N. REYER, M. LINZ and CH. CHOU, 1973. Utilization of nitrogen, energy, and sulfur by adolescent boys fed three levels of protein. *J. Nutr.* **103**: 786-791.
- PURSER, D. B., 1970. Amino acid requirements of ruminants. *Fed. Proc.* **29**: 51-54.
- PWRIL, 1970. Polen. Uit: persoonlijke mededeling van J. Kielanowski.
- REID, J. T., 1952. Unpublished data. Cornell Univ. (zie Holter en Reid 1959).
- REID, J. T., 1961. Nutrition of lactating farm animals. In: *Milk: The mammary gland and its secretion*, Vol. II: p. 47-87. Kon and Cowie, ed Acad. Press, New York.
- REID, J. T. P. W. MOE and H. F. TYRRELL, 1966. Energy and protein requirements of milk production *J. Dairy Sci.* **49**: 215-223.
- REID, J. T., H. F. TYRRELL and P. W. MOE, 1967. Digestible protein needs of milking cows. *Proc. Cornell Nutr. Conf. for Feed Manuf.*
- REILLY, P. E. B. and E. J. H. FORD, 1971. The effects of different dietary contents of protein on amino acid and glucose production and on the contribution of amino acids to gluconeogenesis in sheep. *Brit. J. Nutr.* **26**: 249-263.
- ROBINSON, D. W. and G. A. STEWART, 1968. Protein digestibility in sheep and cattle in north-western Australia. *Austr. J. Agric. Anim. Husb.* **8**: 419.
- ROFFLER, R. E. and L. D. SATTER, 1975. Relationship between ruminal ammonia and non-protein nitrogen utilization by ruminants. I. Development of a model for predicting non-protein nitrogen utilization by cattle. *J. Dairy Sci.* **58**: 1880-1888.
- ROFFLER, R. E. and L. D. SATTER, 1975. Relationship between ruminal ammonia and non-protein nitrogen utilization by ruminants. II. Application of published evidence to the development of a theoretical model for predicting nonprotein nitrogen utilization. *J. Dairy Sci.* **58**: 1889-1898.
- ROOK, J. A. F., 1961. Variations in the chemical composition of the milk of the cow. Part I. *Dairy Sci. Abstr.* **23**: 251-258.
- ROOK, J. A. F. and C. C. BALCH, 1961. The effects of intraruminal infusions of acetic, propionic and butyric acids on the yield and composition of the milk of the cow. *Brit. J. Nutr.* **15**: 361-369.
- ROOK, J. A. F. and C. LINE, 1961. The effect of the plane of energy nutrition of the cow on the secretion in milk of the constituents of the solids-non-fat fraction and on the concentrations of certain blood-plasma constituents. *Brit. J. Nutr.* **15**: 109-119.
- ROSE, W. C., 1938. The nutritive significance of the amino acids. *Physiol. Revs.* **18**: 109-136.
- ROY, J. H. B., H. J. GASTON, K. W. G. SHILLAM, S. Y. THOMPSON and I. J. F. STOBO, 1964. The nutrition of the veal calf. *Brit. J. Nutr.* **18**: 467-502.
- SATTER, L. D. and L. L. SLYTER, 1974. Effect of ammonia concentration on rumen microbial protein production in vivo. *Brit. J. Nutr.* **32**: 199-208.
- SATTER, L. D. and R. E. ROFFLER, 1975. Nitrogen requirements and utilization in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* **58**: 1219-1237.
- SCHIEMANN, R., W. JENTSCH, H. WITTENBURG and L. HOFFMANN, 1968. Ergebnisse vergleichender Untersuchungen über die Verdaulichkeit von Rationen bei Rind und Schaf unter besonderer Berücksichtigung pansenphysiologischer Parameter. *Wiss. Z. Univ. Rostock math.-naturwiss. R.* **17**: 867-876.
- SCHIEMANN, R., W. JENTSCH and H. WITTENBURG, 1971. Zur Abhängigkeit der Verdaulichkeit der Energie und der Nährstoffe von der Höhe der Futteraufnahme und der Rationszusammensetzung bei Milchkühen. *Arch. Tierern.* **21**: 223-240.
- SCHIEMANN, R., K. NEHRING, L. HOFFMANN, W. JENTSCH and A. CHUDY, 1971. Energetische Futterbewertung und Energienormen. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- SCHNEIDER, B. H., 1935. The subdivision of the metabolic nitrogen in the feces of the rat, swine and man. *J. Biol. Chem.* **109**: 249-278.
- SCHNEIDER, B. H., H. L. LUCAS, M. A. CIPOLLONI and H. M. PAVLECH, 1952. The prediction

- of digestibility for feeds for which there are only proximate composition data. *J. Anim. Sci.* **11**: 77-83.
- SCHOENHEIMER, R., S. RATNER and D. RITTENBERG, 1939. Studies in protein metabolism. *J. Biol. Chem.* **130**: 703-732.
- SMITH, G. H., 1971. Glucose metabolism in the ruminant. *Proc. Nutr. Soc.* **30**: 265-272.
- SMITH, R. H., 1969. Reviews of the progress of dairy science. Nitrogen metabolism and the rumen. *J. Dairy Res.* **36**: 313-331.
- SMITH, R. H., A. B. MCALLAN and W. B. HILL, 1968. Nucleic acids in bovine nutrition. 2. Production of microbial nucleic acids in the rumen. *Proc. Nutr. Soc.* **27**: 48A.
- SMITH, R. H., A. B. MCALLAN and W. B. HILL, 1969. Nucleic acids in bovine nutrition. 3. Fate of nucleic acids presented to the small intestine. *Proc. Nutr. Soc.* **28**: 28A.
- SMITH, R. H. and A. B. MCALLAN, 1970. Nucleic acid metabolism in the ruminant. 2. Formation of microbial nucleic acids in the rumen in relation to the digestion of food nitrogen and the fate of dietary nucleic acids. *Brit. J. Nutr.* **24**: 545-556.
- SMITH, R. H. and A. B. MCALLAN, 1971. Nucleic acid metabolism in the ruminant. 3. Amounts of nucleic acids and total and ammonia nitrogen in digesta from the rumen, duodenum and ileum of calves. *Brit. J. Nutr.* **25**: 181-189.
- SOTOLA, J., 1930. Biological values and supplementary relations of the proteins in alfalfa hay and in corn and alfalfa silage. *J. Agric. Res.* **40**: 79-96.
- STALLCUP, O. T., G. V. DAVIS and L. SHIELDS, 1975. Influence of dry matter and nitrogen intakes on faecal nitrogen losses in cattle. *J. Dairy Sci.* **58**: 1301-1307.
- STEEL, J. W. and R. A. LENG, 1973. Effects of plane of nutrition and pregnancy on gluconeogenesis in sheep. 1. The kinetics of glucose metabolism. *Brit. J. Nutr.* **30**: 451-473.
- STEEL, J. W. and R. A. LENG, 1973. Effects of plane of nutrition and pregnancy on gluconeogenesis in sheep. 2. Synthesis of glucose from ruminal propionate. *Brit. J. Nutr.* **30**: 475-489.
- STEENBOCK, H., V. E. NELFON and E. B. HART, 1915. Acidosis in Omnivora and Herbivora and its relation to protein storage. *Res. Bull. Wis. Agric. Exp. Stat.* **36**: 1-19.
- STICHTING CENTRALE MELKCONTROLE DIENST, 1972. Jaarverslag van de Stichting Centrale Melkcontrole Dienst.
- STOHMANN, F., 1869. Über die Ausnutzung der Eiweiss-stoffe beim Verdauungsprocess der Wiederkäuer. *Landw. Vers. Stat.* **XI**, 401-415.
- STORRY, J. E., 1970. Reviews of the progress of dairy science, section A. Physiology. Ruminant metabolism in relation to the synthesis and secretion of milk fat. *J. Dairy Res.* **37**: 139-164.
- STOUTHAMER, A. H., 1975. Heterotrofe produktie bij micro-organismen. In: *Productiviteit in biologische systemen*, p. 78-104. Vervelde G. J. (ed). Centrum voor Landbouwpublishaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen.
- STOZINSKI, L. L. and P. T. CHANDLER, 1972. Nitrogen metabolism and metabolic faecal nitrogen as related to caloric intake and digestibility. *J. Dairy Sci.* **55**: 1281-1289.
- STRUNZ, K. and W. LENKEIT, 1963. Die Stickstoff- und Nukleinsäure Verteilung in Ferkelkörper unter den Einfluss der Proteinzufuhr. *Z. Tierphys. Tierern. Futtermittelk.* **18**: 285-296.
- SUTTON, J. D. and J. N. G. NICHOLSON, 1968. The digestion of energy and starch along the gastro-intestinal tract of sheep. *Proc. Nutr. Soc.* -7: 49A.
- SWANSON, E. W. and H. A. HERMAN, 1943. The nutritive value of Korean Lespedeza proteins and the determination of biological values of protein for growing dairy heifers. *Mo. Agric. Exp. Stat. Res. Bull.* **372**: 1-68.
- TAMMINGA, S., 1975. The influence of the method of preservation of forages on the digestion in dairy cows. 2. Digestion of organic matter, energy and aminoacids in forestomachs and intestines. *Neth. J. Agr. Sci.* **23**: 89-103.
- THIVEND, P. and M. JOURNET, 1968. Utilisation digestive de l'amidon de l'orge chez le ruminant. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* **8**: 449-451.
- THIVEND, P. and M. JOURNET, 1970. Utilisation digestive de l'amidon du maïs chez le ruminant. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* **10**: 323-326.

- THIVEND, P. and M. VERMOREL, 1971. Etude de l'utilisation digestive des amidons par l'agneau en croissance. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* **11**: 292-294.
- THOMAS, K., 1909. Über die biologische Wertigkeit der Stickstoffsubstanzen in verschiedenen Nahrungsmitteln. Beiträge zur Frage dem physiologischen Stickstoffminimum. *Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, p. 219-302.
- THOMPSON, J. R., 1972. Gluconeogenesis from propionate in the lactating cow. *Diss. Abstr. Intern. B* **32** (12.1) 7282, Univ. Calif. Davis, USA.
- THOMPSON, F. and G. E. LAMMING, 1972. The flow of digesta, dry matter and starch to the duodenum in sheep given rations containing straw of varying particle size. *Brit. J. Nutr.* **28**: 391-403.
- THOMPSON, J. R., G. WEISER, KATSUO SETO and A. L. BLACK, 1975. Effect of glucose on synthesis of plasma glucose in lactating cows. *J. Dairy Sci.* **58**, 362-370.
- THOMSON, D. J., D. E. BEEVER, J. F. COELHO DA SILVA and D. G. ARMSTRONG, 1972. The effect in sheep of physical form on sites of digestion of a dried lucerne diet: 1. Sites of organic matter, energy and carbohydrate digestion. *Brit. J. Nutr.* **28**, 31-41.
- THORNTON, R. F., P. R. BIRD, M. SOMERS and R. J. MOIR, 1970. Urea excretion in ruminants. III. The role of the hind-gut (caecum and colon). *Austr. J. Agric. Res.* **21**, 345-354.
- TITUS, H. W., 1927. *J. Agric. Res.* **34**, 49.
- TOPPS, J. H., R. N. B. KAY, E. D. GOODALL, F. G. WHITELAW and R. S. REID, 1968. Digestion of concentrate and of hay diets in the stomach and-intestine of ruminants; 1. sheep. *Brit. J. Nutr.* **22**, 261-280.
- TOPPS, J. H., R. N. B. KAY, E. D. GOODALL, F. G. WHITELAW and R. S. REID, 1968. Digestion of concentrate and of hay diets in the stomach and intestines of ruminants; 2. young steers. *Brit. J. Nutr.* **22**: 281-290.
- TUCKER, R. E., C. O. LITTLE, G. E. MITCHELL, B. W. HAYES and M. R. KARR, 1966. Starch digestion in different sections of the digestive tract of sheep. *J. Anim. Sci.* **25**: 911, abstr. 130.
- TUCKER, R. E. G. E. MITCHELL(Jr) and C. O. Little, 1968. Ruminal and postruminal starch digestion in sheep. *J. Anim. Sci.* **27**: 824.
- TURK, K. L., F. A. MORRISON and L. A. MAYNARD, 1934. The nutritive value of the protein of alfalfa hay and clover hay when fed alone and in combinations with the proteins of corn. *J. Agric. Res.* **48**: 555-570.
- VAN SLYKE, D. D., D. A. MCFADYEN and P. HAMILTON, 1941. Determination of free amino acids by titration of the carbon dioxide formed in the reaction with ninhydrin. *J. Biol. Chem.* **141**: 627-671.
- VAZ PORTUGAL, 1964. Some aspects of protein and amino acid metabolism in the rumen of the sheep. Ph. D. Thesis, Aberdeen.
- VERVELDE, G. J., 1975 (ed). Productiviteit in biologische systemen. Proceedings van een Symp., Amsterdam. *Biol. Raad v.d. Kon. Ned. Acad. Wetensch.*, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen.
- VIRTANEN, A. I., 1966. Milk production of cows on protein-free feed. *Science* **153**: 1603-1614.
- WALDO, D. R., 1968. Symp.: Nitrogen utilization by the ruminant. Nitrogen metabolism in the ruminant. *J. Dairy Sci.* **51**: 265-275.
- WEINMAN, E. O., E. H. STRISOWER and I. L. CHAIKOFF, 1957. Conversion of fatty acids to carbohydrate: Application of isotopes to this problem and role of the Krebs Cycle as a synthetic pathway. *Phys. Rev.* **37**: 252-272.
- WELCH, J. A., G. A. MCLAREN, G. C. ANDERSON, G. S. SMITH and C. D. CAMPBELL, 1958. Metabolic faecal nitrogen in lambs as determined by regression and by low nitrogen rations. *J. Anim. Sci.* **17**: 1205 abstr.
- WELLER, R. A. and F. V. GRAY, 1954. The passage of starch through the stomach of the sheep. *J. Exp. Biol.* **31**: 40.
- WELLER, R. A., F. V. GRAY and A. F. PILGRIM, 1958. The conversion of plant nitrogen to microbial nitrogen in the rumen of the sheep. *Brit. J. Nutr.* **12**: 321-429.
- WEST, C. E. and R. T. PASSEY, 1967. Effect of glucose load and of insulin on the metabolism of glucose and of palmitate in sheep. *Bioch. J.* **102**: 58-64.

- WHITE, A., P. HANDLER and E. L. SMITH, 1969. Principles of biochemistry. McGraw-Hill Inc., New York.
- WHITELAW, F. G. and T. R. PRESTON, 1963. The nutrition of the early-weaned calf. *Anim. Prod.* **5**: 131-145.
- WILTROUT, D. W. and L. D. SATTER, 1972. Contribution of propionate to glucose synthesis in the lactating and nonlactating cow. *J. Dairy Sci.* **55**: 307-317.
- WOLFF, J. E., E. N. BERGMANN and H. H. WILLIAMS, 1972. Net metabolism of plasma amino acids by liver and portal-drained viscera of fed sheep. *Am. J. Phys.* **223**: 438-446.
- WOLFF, J. E., and E. N. BERGMAN, 1972. Metabolism and interconversions of five plasma amino acids by tissues of the sheep. *Am. J. Physiol.* **232**: 447-454.
- WOLFF, J. E., and E. N. BERGMAN, 1972. Gluconeogenesis from plasma amino acids in fed sheep. *Am. J. Phys.* **223**: 455-
- WRIGHT, N. C., 1939. Feeding standards for farm animals. III. The protein requirements. *J. Min. Agric.* **46**: 251-257.
- WRIGHT, N. C., 1939. Feeding standards for farm animals. IV. The quality of protein. *J. Min. Agric.* **46**: 330-336.
- YOUNG, J. W., S. L. THORP and H. Z. DE LUMEN, 1969. Activity of selected gluconeogenic and lipogenic enzymes in bovine rumen mucosa, liver and adipose tissue. *Bioch. J.* **114**: 83-88.
- ZUNTZ, N., 1891. Bemerkungen über die Verdauung und den Nährwerth der Cellulose. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **49**: 477-483.

CURRICULUM VITAE

De auteur behaalde in 1959 het diploma Gymnasium β aan het Bisschoppelijk College te Weert en begon in datzelfde jaar zijn studie aan de Landbouwhogeschool te Wageningen. In januari 1968 werd het doctoraalexamen afgelegd in de vakken Veevoeding, Fysiologie der Huisdieren, Technologie en Bedrijfsleer. Per 1 februari 1968 trad hij in dienst als wetenschappelijk medewerker bij de Landbouwhogeschool, afdeling Fysiologie der Dieren, met als opdracht het onderwijs en onderzoek op het gebied van de energie-, eiwit- en waterhuishouding.