

S. TAMMINGA, A.M. VAN VUUREN
en C.J. VAN DER KOELEN. *

de betekenis van pensfermentatie bij herkauwers

Voor menselijke voeding onbruikbare producten kunnen door herkauwers worden omgezet in vlees en melk, dankzij een microbiële fermentatie in hun voormagen. In deze fermentatie grijpen koolhydraat-, eiwit- en vetstofwisseling op uitgebalanceerde wijze in elkaar. Deze samenhang en de mogelijkheden om de fermentatie te beïnvloeden worden in dit artikel besproken.

De herkauwer is al eeuwenlang een niet weg te denken schakel in de voedselketen van de mens. De voornaamste oorzaak hiervoor is, dat herkauwers plantaardige voedermiddelen, zoals gras, grasprodukten en bijprodukten van de voedings- en genotmiddelenindustrie, die voor de mens als voedsel onbruikbaar zijn, kunnen omzetten in hoogwaardige produkten zoals melk en vlees. Dit is mogelijk doordat het opgenomen voer een fermentatieve vertering ondergaat in de voormagen, voordat het eigenlijke verteringsproces in maag en dunne darm plaatsvindt.

Voedsel dat door de herkauwer wordt opgenomen, komt in de pens, de grootste van de voormagen. Pens en netmaag samen vormen een gistingvat, waarin miljarden bacteriën en protozoën het opgenomen voer als substraat gebruiken voor hun stofwisseling (=onderhoud+groei). De hiervoor nodige energie komt beschikbaar, doordat een deel van de energie van het opgenomen voer overgaat in ATP, waardoor de micro-organismen blijven leven en groeien, dat wil zeggen nieuw celmateriaal vormen. De ATP-vorming vindt plaats als onderdeel van de anaërobie afbraak van organische stof (os) waarbij voor het gastheerdier belangrijke fermentatieprodukten vrijkomen in de vorm van vluchtige vetzuren (VFA). Daarnaast vindt de vorming plaats van gassen, ammoniak (NH_3), water en fermentatiewarmte. Behalve ATP hebben de microben bouwstenen nodig voor hun groei, die ze ook onttelen aan de opgenomen os (schema 1). Een deel van de opgenomen os blijft onaangestast.

*ir S. Tamminga, M.Sc., drs. A.M. van Vuuren en C.J. Van der Koelen zijn verbonden aan het Instituut voor veevoedingsonderzoek "Hoorn" te Lelystad.

Het mengsel van onaangestast voer en biomassa verlaat geleidelijk de pens/netmaag en komt via de boekmaag in de lebmaag, waarna het in lebmaag en dunne darm de normale vertering van het gastheerdier ondergaat. De eindprodukten hiervan komen via de darmwand in het bloed en kunnen door het gastheerdier worden gebruikt. De bij de fermentatieve afbraak van het opgenomen voer gevormde VFA, verlaten de pens, voornamelijk via de penswand en komen ook in het bloed. Een deel wordt gebruikt als energiebron na afbraak tot CO_2 en H_2O . Daarbij ontstaan ATP en warmte. Een ander deel wordt gebruikt als bouwsteen voor de synthese, meestal met behulp van ATP, van verbindingen nodig voor onderhoud en eindprodukten in de vorm van melk, vlees, vet of wol (produktie).

Bij de fermentatie gaat een deel van de in de os van het voer aanwezige energie (globaal 8-15 %) verloren als methaan-gas (CH_4) en warmte. Deze energie kan niet door het gastheerdier, de herkauwer, worden gebruikt en is dus een verliespost. Behalve energieverliezen treden er in de voormagen vaak eiwitverliezen

op, doordat een deel van het met het voer opgenomen eiwit wordt afgebroken. Ten slotte worden de met het voer opgenomen onverzadigde vetzuren grotendeels gehydrogeneerd.

In dit artikel zullen enkele aspecten van de fermentatie in de voormagen nader worden uitgewerkt, waarna zal worden besproken hoe deze fermentatie beïnvloed kan worden om een optimale omzetting van voer tot dierlijk eindprodukt te bereiken.

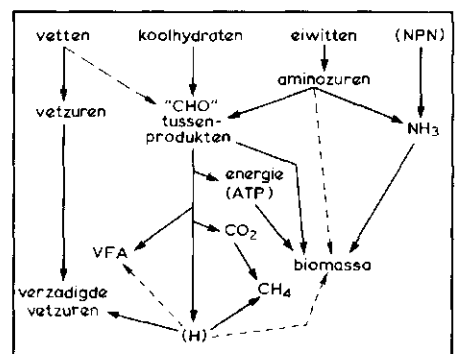
metabolisme van koolhydraatachtige rantsoenbestanddelen in de voormagen van herkauwers

aard van de koolhydraten in rantsoenen voor herkauwers

Herkauwers worden doorgaans gevoerd met vooral van gras afkomstig ruwvoer en voorts met krachtvoer, voor een belangrijk deel bestaande uit bijprodukten van de voedings- en genotmiddelenindustrie. In deze produkten komen twee soorten koolhydraatachtige bestanddelen voor, namelijk structurele en niet-structurele. Beide bestaan uit hoog-

moleculaire, al dan niet vertakte ketens van monosachariden, vooral glucose, fructose, galacturonzuur en xylose. Tot de niet-structurele koolhydraten worden zetmeel en fructosanen gerekend; cellulose, hemicellulose en pectine vormen de belangrijkste structurele koolhydraten (2,22). Chemisch onderscheiden zich de verschillende koolhydraten zowel door een verschil in monosachariden

1. Schematisch overzicht van de fermentatie in de voormagen.



als door de wijze waarop de laatste in het macromolecuul aan elkaar gekoppeld zijn. In zetmeel en pectine zijn de monosachariden via zogenaamde α -glycoside-bindingen verbonden; in cellulose, hemicellulose en fructosanen overheersen β -glycoside-bindingen. De fructosanen zijn redelijk goed oplosbaar, de overige vallen in twee groepen uiteen. Enerzijds cellulose en hemicellulose met een slechte tot zeer slechte oplosbaarheid, anderzijds zetmeel en pectine met een matige tot slechte oplosbaarheid (29).

de afbraak van cellulose en hemicellulose

Bij de microbiële afbraak van structurele koolhydraten in de voormagen van herkauwers speelt behalve de aard van de chemische bindingen en de oplosbaarheid van de koolhydraten, de structuur en samenstelling van de plantaardige celwand een rol. De laatste bestaat voornamelijk uit cellulose, hemicellulose, pectine, lignine en silicaten. Doordat verbindingen van de beide laatste met polysachariden vrijwel onaantastbaar zijn voor micro-organismen, kan de aanwezigheid ervan de afbraak van een deel van de koolhydraten belemmeren.

Structurele koolhydraten zijn nagenoeg onoplosbaar en komen dus niet in het vloeibare medium dat de bacteriën en protozoën omringt. Voordat afbraak kan plaatsvinden, moeten de micro-organismen dus op andere wijze met hun substraat in contact komen. Protozoën beschikken over een mondholte, waardoor ze voederpartikeltjes, die onder meer structurele koolhydraten bevatten, opnemen en verteren. Bacteriën hebben deze mogelijkheid niet. Hier vindt contact met het substraat vooral plaats via adhesie aan voerpartikeltjes, waarbij een voornamelijk uit koolhydraten bestaande, uitwendige slijmlaag rond de bacteriën een belangrijke rol lijkt te spelen (4). Dit brengt mee, dat het na het opnemen van het voer door het gastheerdier, enige tijd duurt voordat de afbraak van structurele koolhydraten goed op gang komt (17).

Opgemerkt moet worden, dat de monosachariden in de meeste structurele koolhydraten door β -glycoside-bindingen gekoppeld zijn. Voor de hydrolyse hiervan zijn specifieke enzymen nodig, die in het maagdarmkanaal van zoogdieren niet worden afgescheiden. Vele bacteriën- en protozoënsoorten in de voormagen hebben wel de beschikking over deze enzymen. Daardoor zijn her-

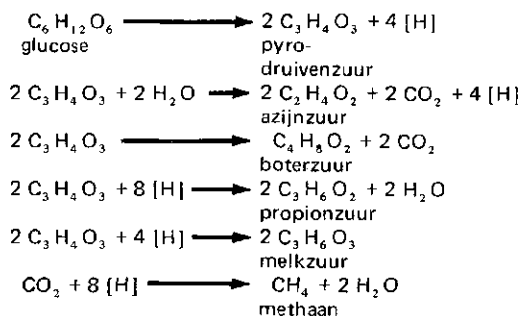
2. Voornaamste biochemische omzettingen bij de koolhydraatafbraak in de voormagen van herkauwers.

kauwers in staat grote hoeveelheden plantaardige structurele koolhydraten, die jaarlijks geproduceerd worden, als het ware te bewerken en om te zetten in kwalitatief hoogwaardig voedsel voor de mens.

Na hydrolyse van de polysachariden vindt verdere afbraak plaats, in eerste instantie in pyrodruivenzuur, dat verder wordt omgezet in VFA, waarbij vooral azijnzuur wordt gevormd en in mindere mate propionzuur en boterzuur. Uit de reactievergelijkingen voor de vorming van de diverse VFA (fig. 2) blijkt, dat de vorming van azijnzuur gepaard gaat met een overschot aan [H]. Dit moet worden weggewerkt, omdat anders de microben als het ware vergiftigd worden met [H]. Mogelijkheden zijn de vorming van propionzuur, de reductie van CO_2 tot CH_4 , de reductie van met het voer binnengekomen O_2 en de hydrogenering van onverzadigde vetzuren. Een voorkeur lijkt te bestaan voor de vorming van CH_4 , maar dit wordt opgerispt en uitgeademd en gaat dus verloren.

de afbraak van zetmeel, fructosanen en pectine

Bovengenoemde suikers zijn minder slecht oplosbaar dan cellulose en hemicellulose, en hun bereikbaarheid voor bacteriën en protozoën wordt niet of in veel mindere mate belemmerd door lignine en silicaten. Dit, en het feit dat de chemische binding van de monosachariden anders is dan in cellulose en hemicellulose, hebben tot gevolg, dat de afbraak van deze suikers onmiddellijk na de opname op gang komt. Hierbij spelen



andere soorten bacteriën en protozoën een rol dan bij de afbraak van structurele koolhydraten. Hoewel ook hier na hydrolyse afbraak plaatsvindt tot pyrodruivenzuur, hebben de voor de afbraak verantwoordelijke micro-organismen meer de neiging om propionzuur als eindproduct te vormen (fig. 2).

Een deel van het gevormde propionzuur wordt gemaakt uit melkzuur, het eindproduct van melkzuurvormende bacteriën. Bij de afbraak van gemakkelijk aantastbare koolhydraten (zetmeel, saccharose) spelen melkzuurvormende bacteriën een belangrijke rol. Wanneer deze afbraak snel verloopt, kan er zich melkzuur in de pens ophopen, doordat de propionzuurvormende bacteriën het niet snel genoeg kunnen omzetten. De pH gaat dalen en hierdoor komen de melkzuurvormende bacteriën in een nog gunstiger positie, aangezien ze bij een lagere pH (4,5 – 5,5) nog goed gedijen. Bij een pH beneden 5,5 sterven de protozoën af. Protozoën kunnen zetmeel opnemen en tijdelijk in hun cellen opslaan, zodat aanvankelijk een deel van de gemakkelijk aantastbare koolhydraten aan fermentatie wordt onttrokken, waardoor de snelle koolhydraat afbraak wat wordt vertraagd. Na het afsterven van de protozoën kan zetmeel snel worden afgebroken in melkzuur. Door de daling van de pH gaan ook diverse bacteriesoorten een tragere stofwisseling vertonen. Ten slotte wordt de pH ook voor de melkzuurvormende bacteriën te laag en komt de fermentatie tot stilstand.

Voor het gastheerdier is deze verstoring van de fermentatie niet zonder gevolgen. Niet alleen komt de vertering tot stilstand, door de verhoogde osmotische waarde in de voormagen wordt er water verplaatst van het bloed naar de voormagen, waardoor de water- en zoutbalans van het dier worden verstoord. Hierdoor en door de bij hoge melkzuurconcentraties optredende ontstekingen

van de penswand kan het dier ernstig ziek worden, soms zelfs met de dood als gevolg.

metabolisme van eiwit

microbiële eiwitafbraak

Niet alleen de met het voer opgenomen koolhydraten worden in de voormagen aangetast, ook het eiwit. Hydrolytische splitsing van de peptidebindingen in het eiwit vindt plaats door zowel protozoën als bacteriën, waarbij aminozuren vrij komen. Voor een gedeelte worden deze ingebouwd in het door de micro-organismen tijdens hun groei gevormde eiwit. Bacteriën breken de aminozuren, die ze niet in hun eiwit inbouwen, verder af. Eerst vindt desaminering plaats, waarbij de NH_2 -groep van de aminozuren wordt afgesplitst en vrij komt als NH_3 . Het resterende C-skelet wordt verder afgebroken in VFA, CO_2 , CH_4 en water. Behalve azijnzuur, propionzuur en boterzuur worden andere zuren gevormd, zoals isoboterzuur, valeriaanzuur en iso-valeriaanzuur. Bij de anaërobe afbraak van de C-skeletten van aminozuren wordt ook wat ATP gevormd, maar dit is in vergelijking met de ATP-opbrengst van de afbraak van koolhydraten in VFA gering.

Protozoën breken de overtollige aminozuren vaak niet verder af, maar scheiden ze weer uit in het omringende medium. Vanhieruit kunnen ze worden opgenomen door bacteriën die ze verder afbreken (5). Schattingen hebben aangegeven, dat in de voormagen 50-90% van het met het voer opgenomen eiwit wordt afgebroken.

microbiële eiwitsynthese

In de voormagen vindt niet alleen eiwitafbraak plaats, maar, als onderdeel van haar groei, synthetiseert de microbiële populatie ook eiwit. De hiervoor nodige aminozuren kunnen ter plaatse worden gemaakt, dan wel afkomstig zijn uit voereiwit. Met name bacteriën zijn in staat alle aminozuren zelf te maken uit intermediairen van de koolhydraatafbraak en NH_3 . Protozoën zijn hiertoe minder in staat en betrekken hun aminozuren uit het voereiwit of uit bacteriën die door hen worden opgenomen en verteerd (5).

De efficiëntie van microbiële eiwitproductie in de voormagen, meestal uitgedrukt als g microbiële eiwit per 100 g in de voormagen verteerde os, is variabel en wordt bepaald door een aantal facto-

ren. De eerste beperkende factor voor microbiële groei en dus voor microbiële eiwitproductie is energie in de vorm van ATP, ontstaan bij de afbraak van koolhydraten in VFA. De hoeveelheid ATP die ontstaat per 100 g afgebroken koolhydraat, is niet altijd constant (3). Ook de hoeveelheid microbiële eiwit, die per gmol ATP kan worden gevormd, blijkt variabel en met name afhankelijk van groeisnelheid (24) en chemische samenstelling van het gevormde microbiële materiaal (23). Bij lagere groeisnelheden is relatief meer energie (ATP) nodig voor onderhoud en blijft er dus minder over voor het maken van celmateriaal (25). Eigen *in-vivo* onderzoek met koeien leverde waarden op variërend van 11-34 g microbiële eiwit per 100 g in de voormagen gefermenteerde os, wat overeenstemt met literatuurgegevens.

De microbiële biomassa verlaat vroeger of later, samen met de onaantaste voerresten, de voormagen en komt via de lebmaag in de dunne darm, waar verdere vertering plaatsvindt, gevolgd door opname van de verteerde producten in het bloed.

De resultante van eiwitafbraak en eiwitsynthese in de voormagen is, dat er in de dunne darm van het dier meer, evenveel of minder eiwit arriveert dan er met het voer wordt opgenomen. Tussen de opname en het begin van de dunne darm wordt aan de voedselmasse een hoeveelheid endogeen eiwit toegevoegd, waardoor de hoeveelheid eiwit, die het begin van de dunne darm passeert, ten opzichte van de hoeveelheid opgenomen eiwit wordt overschat. Na correctie hiervoor lag bij onderzoek aan het IVVO, het evenwichtspunt (dat wil zeggen opgenomen eiwit = eiwit dat dunne darm passeert) bij een eiwitgehalte in het voer van 14 à 16%. Als er naar gestreefd wordt eiwitverliezen in de voormagen te voorkomen, mag het eiwitgehalte in het voer dus niet hoger dan 16% zijn.

Behalve een energiebron hebben de groeiende micro-organismen bouwstoffen nodig voor hun celbestanddelen, terwijl een groot aantal andere factoren, zoals vitamines, sporenelementen, enz. onontbeerlijk is voor een goede groei (8, 13). Als bouwstenen voor celbestanddelen worden vooral intermediairen van de koolhydraatafbraak gebruikt, wat voor het maken van eiwit moet worden aangevuld met een N-bron (NH_3) en een S-bron voor de S-houdende aminozuren. Wanneer erg eiwitarme rantsoenen aan herkauwers worden verstrekt, kan het gebeuren, dat er onvoldoende N be-

schikbaar is voor microbiële groei. Een vertraagde groei, dat wil zeggen een verminderde productie van microbiële eiwit kan het gevolg zijn. In ernstige gevallen kan het vermogen van de micro-organismen om os uit het voer aan te tasten, belemmerd worden. Dit heeft een minder goede vertering van het rantsoen tot gevolg.

metabolisme van vetachtige stoffen

Als natuurlijk bestanddeel van hun grondstoffen bevatten rantsoenen voor herkauwers 3-5% vet en vetachtige bestanddelen. Soms wordt aan het rantsoen extra vet toegevoegd. Voor zover de vetten in het rantsoen bestaan uit triglyceriden en fosfolipiden kunnen ze door micro-organismen worden gehydrolyseerd in glycerol en langketige vetzuren. In de aan herkauwers verstrekte ruwvoerders komt een gedeelte van de vetachtige stoffen voor als glycolipiden, dat wil zeggen dat behalve vetzuren ook koolhydraten (voornamelijk galactose) aan het glycerol-molecuul zijn gebonden (12). Ook glycolipiden kunnen worden gehydrolyseerd. Galactose wordt evenals andere oplosbare koolhydraten gemakkelijk afgebroken tot VFA. Dit geldt ook voor glycerol.

De resterende langketige vetzuren van plantaardige oorsprong zijn voor een deel onverzadigd. De micro-organismen in de voormagen zijn in staat de [H] die ontstaat bij de omzetting van koolhydraten in VFA, te gebruiken om deze vetzuren te verzadigen. Verder blijken langketige vetzuren moeilijk aan te tasten. Als zodanig komen ze in lebmaag en dunne darm, vanwaaruit ze worden geabsorbeerd en door het gastheerdier gebruikt als energiebron of als bouwstof voor melk- dan wel lichaamsvet. Door de verzadiging in de voormagen bevatten de eindproducten van herkauwers, anders dan die van bijvoorbeeld varkens en pluimvee, weinig meervoudig onverzadigde vetzuren.

Als bestanddeel van de celmembranen komen in microbiële cellen ook vetten en vetachtige verbindingen voor, in totaal tot ca. 10% van het watervrije celmateriaal. De microben zijn in staat de hiervoor nodige langketige vetzuren zelf te synthetiseren, maar het is ook mogelijk, dat er directe inbouw van uit het rantsoen afkomstige vetzuren plaatsvindt. Ook de microbiële lipiden worden na hydrolyse in de dunne darm geabsorbeerd en door het dier gebruikt.

beïnvloeding van het metabolisme in de voormagen

Een efficiënte dierlijke productie vereist, dat het aanbod van nutriënten aan het dier is afgestemd op de behoefte. Het is dus belangrijk te weten wat de invloed is van de fermentatie in de voormagen op de nutriëntenvoorziening van het gastheerdier. Dit vereist allereerst een verdieping van de kennis over deze processen, gevolgd door het toepassen ervan, zodat het dier — ondanks of dankzij de fermentatie in de voormagen — de nutriënten krijgt aangeboden die het nodig heeft. Hoewel enkele aspecten van de fermentatie in de voormagen nog onvoldoende bekend zijn, is het mogelijk gebleken in te grijpen in de koolhydraat-, eiwit- en vetstofwisseling in de voormagen. Dit kan zowel door voedingsmaatregelen als door ingrepen in het voer. Met name de laatste zijn erop gericht de nadelen van de fermentatie (energie-, eiwitverliezen) uit te schakelen, zonder dat de voordelen (afbraak van structurele koolhydraten, eiwitsynthese) worden aangetast.

beïnvloeding van het koolhydraatmetabolisme

het ontsluiten van stro en andere celstofrijke produkten

Stro bestaat uit relatief oude cellen. Naarmate een plantecel verouderd, worden er in de celwand meer lignine en silicaten afgezet, waardoor de aantastbaarheid voor de micro-organismen van de in de celwand aanwezige koolhydraten vermindert. Stro heeft daardoor een lage verteerbaarheid. Door een behandeling met bijvoorbeeld loog, wordt het cellulose-hemicellulose-lignine-silicium-complex voor een deel verbroken, waardoor cellulose en hemicellulose voor de micro-organismen aantastbaar worden en de verteerbaarheid stijgt. Ook wordt wel getracht ontsluiting te bereiken met een behandeling met NH_3 , maar de resultaten hiervan zijn tot nu toe matig.

het vervangen van lang ruwvoer door krachtvoer of gemalen ruwvoer.

Om hoge voederopnamen te bereiken, is het vaak nodig lang ruwvoer in het rantsoen te vervangen door gemalen en meestal tot brokjes geperst krachtvoer of ruwvoer. Hierdoor verandert de fysische structuur van het rantsoen. Omdat het de voormagen verlaten van voerdeeltjes vooral wordt bepaald door hun grootte, mag worden aangenomen, dat van gemalen voer de verblijfsduur in de voormagen gemiddeld korter is dan van lang

(ruw)-voer. De micro-organismen hebben dus minder lang de gelegenheid het opgenomen voer te fermenteren en de vertering in de voormagen neemt relatief af. Hierdoor kunnen meer koolhydraten, ook die met α -glycoside-bindingen, zoals zetmeel, de dunne darm bereiken. Zetmeel kan in de dunne darm worden gehydrolyseerd en vervolgens geabsorbeerd, doordat de nodige enzymen door de pancreas worden afgescheiden. De capaciteit van een herkauwer om zetmeel in de dunne darm te hydrolyseren is echter beperkt. Behalve zetmeel bevat krachtvoer andere koolhydraten, zoals cellulose, hemicellulose en pectine, vooral wanneer er veel bijprodukten van de voedings- en genotmiddelenindustrie in zijn verwerkt. Dit geldt in nog sterkere mate voor gemalen ruwvoer. Deze koolhydraten worden niet in de dunne darm afgebroken. Ze bereiken de blinde en dikke darm, waar ze opnieuw een microbiële fermentatie ondergaan. In vergelijking met die in de voormagen is deze van ondergeschikt belang. Bij onderzoek aan het IVVO bleek, dat van de door koeien verteerde ruwe celstof (voornamelijk bestaande uit cellulose en hemicellulose) 5-20 % werd verteerd na de voormagen, een gehalte dat hoger was naarmate het rantsoen meer krachtvoer bevatte. Een verschuiving van de koolhydraatafbraak, door het vervangen van lang ruwvoer door krachtvoer wordt dus voor een deel gecompenseerd door fermentatie in blinde en dikke darm. Een soortgelijke verschuiving doet zich wellicht voor bij een verhoogde voederopname. Omdat een hogere opname vaak samen gaat met een verschuiving van ruwvoer naar krachtvoer, is het moeilijk het effect van beide factoren afzonderlijk te meten.

De voormagen van een herkauwer vormen een ecosysteem, waarin niet alleen aan de microbiële populatie gebonden factoren een rol spelen, ook aan het dier gebonden factoren zijn belangrijk. De opname van lang ruwvoer betekent, dat de voerdeeltjes verkleind moeten worden. Deze verkleining gebeurt voor een groot deel door kauwen en herkauwen.

Beide processen gaan gepaard met een hoge speekselproductie. Behalve bevochtigend werkt dit speeksel bufferend. Als er veel speeksel wordt geproduceerd, is de pensvloeistof beter in staat fluctaties in de productie van VFA, die een pH verlagende invloed hebben, op te vangen; de fermentatie is dan stabiel. Wanneer bij een hoge opname een groot deel van het (lange)

ruwvoer wordt vervangen door krachtvoer, kan het evenwicht in het ecosysteem in de voormagen worden verstoord. Er ontstaat een minder stabiele fermentatie, waardoor er vaker voedingsstoornissen optreden.

Het vervangen van ruwvoer door krachtvoer betekent, dat behalve een verandering van de fysische structuur, de soort koolhydraten in het rantsoen verandert. Er vindt een verschuiving plaats van cellulose en hemicellulose naar zetmeel, pectine en mogelijk fructosanen. De afbraak van deze laatste koolhydraten komt sneller op gang dan die van cellulose en hemicellulose. De door de kortere verblijfsduur in de voormagen veroorzaakte verschuiving van de vertering wordt dus tegengegaan. Ook verandert vaak het fermentatiepatroon in die zin, dat meer propionzuur (C_3) en minder azijnzuur (C_2) wordt gemaakt. De C_2/C_3 -verhouding in de geproduceerde VFA wordt dus lager. Het gastheerdier krijgt nu zijn energieleverende stoffen in een andere vorm aangeboden. Dit resulteert in minder fermentatieverliezen, aangezien het overschot aan $[\text{H}]$ kleiner is en daardoor minder CH_4 wordt gemaakt. Dit is met name gunstig bij mestvee. Bij melkvee heeft, als gevolg van tot nu toe niet geheel duidelijke reacties in de intermediaire stofwisseling van het dier, een lage C_2/C_3 -verhouding echter vaak een laag melkvetgehalte tot gevolg (6). Er vindt als het ware een verschuiving plaats van energie-(vet)-uitscheiding in de melk naar energie-(vet)-afzetting in het lichaam.

Eerder werd al gewezen op het gevaar voor de fermentatie zelf, wanneer grote hoeveelheden snel fermenteerbare koolhydraten worden verstrekt.

beïnvloeding van het eiwitmetabolisme

Zoals gezegd, komt voor herkauwers eiwit beschikbaar als onafgebroken voereiwit en als microbiële eiwit. Voor het maken van het laatste is behalve energie, een NH_3 -leverende N-bron nodig. Hiervoor kan in de voormagen afgebroken voereiwit dienen, maar ook eenvoudiger N-houdende verbindingen (NPN), mits de micro-organismen er NH_3 uit kunnen vrijmaken.

Bij intensieve vormen van dierlijke productie, zoals melkproductie, is de eiwitbehoefte van het dier soms groter dan wat bij een eiwitgehalte in het rantsoen van 14-16 % in de dunne darm wordt aangeboden als de som van microbiële eiwit en onafgebroken voereiwit (27) (zie onder microbiële eiwitsynthe-

se). Verhoging van het eiwitgehalte van het voer heeft dan tot resultaat dat slechts het niet afgebroken gedeelte van dat extra eiwit (vaak niet meer dan 30-40 %) voor het dier als eiwit beschikbaar komt. Dit extra eiwit wordt dus weinig efficiënt benut. Verbetering is mogelijk door, of de afbraak te verminderen, of de microbiële synthese te verbeteren.

de rol van niet-eiwit-N (NPN)

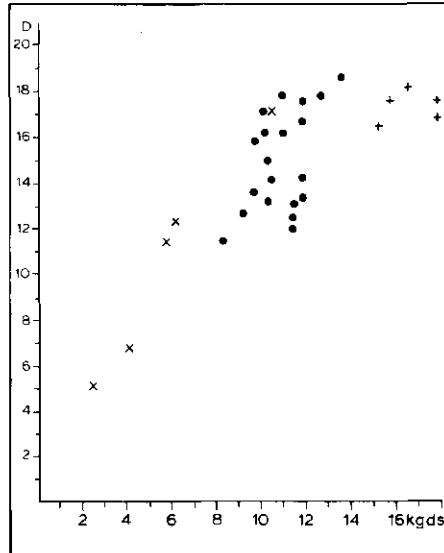
Het gebruik van NPN bij herkauwers heeft alleen zin, wanneer er voor de micro-organismen een tekort bestaat aan N, dat wil zeggen wanneer dit in onvoldoende mate uit voereiwit kan worden vrijgemaakt.

Wanneer het gastheerdier een eiwitbehoefte heeft die uitgaat boven wat de micro-organismen kunnen maken, moet in het tekort worden voorzien door voereiwit, dat onafgebroken de voormagen passeert. Vervangen van eiwit-N door NPN is onder die omstandigheden zinloos, aangezien er dan minder onafgebroken voereiwit voor het gastheerdier beschikbaar komt.

Bij het vervangen van eiwit-N door NPN verdient ook de snelheid van NPN-afbraak aandacht. Ureum, de meest toegepaste NPN-bron in de veevoeding, wordt bijvoorbeeld in de voormagen vaak veel sneller afgebroken dan het gevormde NH_3 in microbiële eiwit kan worden ingebouwd, onder meer doordat niet snel genoeg ATP wordt gevormd. Het gevolg is een hoog NH_3 -gehalte in de pens. Het gevormde NH_3 gaat gemakkelijk door de penswand naar het bloed, wordt in de lever omgezet in ureum en grotendeels uitgescheiden in de urine. Dit kan enkele uren na een (te) snelle NPN-afbraak in de voormagen (tijdelijk) een NH_3 -tekort veroorzaken. Na een stormachtige afbraak van NPN kan het aanbod van NH_3 aan de lever de capaciteit van dit orgaan om het te verwerken, overtreffen, waardoor het NH_3 -gehalte in het perifere bloed te hoog wordt. Dit kan leiden tot weefselbeschadiging en in ernstige gevallen tot de dood.

stimulering van de microbiële eiwitsynthese

Eerder werd opgemerkt, dat de eerste beperkende factor voor microbiële groei energie is die vrijkomt bij de fermentatie van koolhydraten. Als er in de voormagen minder os wordt gefermenteerd, bijvoorbeeld als gevolg van een hogere opname of het vervangen van ruwvoer door krachtvoer, wordt er dus relatief



3. Verband tussen de verdunningsnelheid (D) uit de pens en de opname aan ds (kg/dag). (D=het percentage van de vloeibare inhoud dat per uur de pens verlaat)

- + rantsoenen met minder dan 35% lang ruwvoer
- rantsoenen met 35-65% lang ruwvoer
- x rantsoenen met meer dan 65% lang ruwvoer

(dat wil zeggen per kg opgenomen os) minder microbiële eiwit gemaakt.

Bij het bespreken van de microbiële eiwitsynthese werd gesteld, dat de efficiëntie van microbiële groei variabel is. *In-vitro* proeven met continu-cultures hebben aangetoond dat bacteriën efficiënter groeien, naarmate de zogenaamde verdunningsnelheid (D) uit het fermentatievat hoger is. Deze D wordt gedefinieerd als het percentage van de inhoud van het vat, dat er per uur uitstroomt. De D van de vloeistof in de pens kan vrij gemakkelijk worden bepaald (9, 15). Uit onderzoekingen weten we, dat ook *in-vivo* de microbiële eiwitsynthese in de voormagen efficiënter

ter verloopt, naarmate deze D hoger is (10). Het is dus van belang te weten, waardoor deze D wordt bepaald. Recent onderzoek aan het IVVO toonde aan, dat de D voor een belangrijk deel wordt bepaald door het opnameniveau (fig. 3). Uit de figuur blijkt, dat niet alleen de opname van belang is, maar ook de ruwvoer/krachtvoer-verhouding. Een nadere analyse van de resultaten met behulp van multiple regressie liet zien, dat een toename van de opname met 1 kg ds uit ruwvoer de D verhoogde met 1,43 eenheden (% per uur), terwijl dit bij een verhoging van de opname met 1 kg ds uit krachtvoer slechts 0,66 eenheden was (tabel 1). Bij een zelfde opnameniveau zal er, per kg in de voormagen gefermenteerde os, op een rantsoen met veel krachtvoer dus minder microbiële eiwit gevormd worden dan op een rantsoen met veel ruwvoer. Recente literatuurgegevens bevestigen dit (16).

Dat de efficiëntie van microbiële eiwitproductie in de voormagen hoger is bij een hogere voeropname, lijkt te worden bevestigd door voorlopige uitkomsten van eigen onderzoekingen. Ook in deze richting wijzen gegevens dat de microbiële eiwitproductie bij koeien iets efficiënter verloopt dan bij schapen (14), doordat het opnameniveau bij koeien in dit soort proeven vaak hoger is dan bij schapen.

De reden voor een meer efficiënte microbiële eiwitproductie in de voormagen bij een hogere D is niet geheel duidelijk. Verondersteld wordt, dat als gevolg van de verhoogde D, de zich in de vloeistof bevindende bacteriën sneller de voormagen verlaten, waardoor de kans dat ze worden opgenomen en verteerd door protozoën (5), kleiner is, waardoor een extra groeicyclus ten koste van de nodige energie wordt voorkomen.

De verminderde microbiële eiwitproductie als gevolg van een minder grote koolhydraatfermentatie in de voormagen bij hogere opnames met veel krachtvoer

tabel 1. Verband tussen de verdunningsnelheid van pensvloeistof en de ds-opname bij melkkoeien

regressie	F	r ²	N
$Y = 6,597 + 0,731 X_1$	46,14	0,62	30
$Y = 3,517 + 1,427 X_2 + 0,661 X_3$	32,76	0,71	30

- Y = verdunningsnelheid (% per uur) (D)
- X₁ = ds-opname (kg/dag)
- X₂ = ds-opname uit ruwvoer (kg/dag)
- X₃ = ds-opname uit krachtvoer (kg/dag)

lijkt dus deels gecompenseerd te worden door een meer efficiënte microbiële eiwitvorming. Een verbetering van de efficiëntie van microbiële eiwitproductie lijkt ook mogelijk door het op kunstmatige wijze verhogen van de D, bijvoorbeeld met kunstmatig speeksel (11), wat bereikt kan worden door extra zouten in het rantsoen op te nemen.

remming van de eiwitafbraak

Een van de meest onderzochte methoden om de eiwitafbraak in de voormagen te remmen, is het behandelen van het eiwit met formaldehyde (7) (coating). De resultaten van deze proeven zijn niet altijd even succesrijk. Dit komt, doordat in een aantal proeven de eiwitbehoefte van de proefgroep waarschijnlijk niet groter was dan het eiwitaanbod in de dunne darm van de controlegroep. Coating resulteert dan wel in een verhoogd eiwitaanbod, maar aangezien hieraan geen behoefte is, gebruikt het dier het overschot als energiebron.

Een tweede oorzaak is, dat erg gemakkelijk te veel of te weinig formaldehyde wordt gebruikt. In het eerste geval wordt het eiwit toch in de voormagen afgebroken, in het tweede is het ook onaantastbaar in lebmaag en dunne darm, en wordt het onverteerd in de mest uitgescheiden.

Opgemerkt moet worden, dat de schijnbare verteerbaarheid geen goede maatstaf is om het effect van eiwitcoating te meten. Immers, wanneer het coaten leidt tot een hoger eiwitaanbod in de dunne darm, maar van het extra eiwit wordt bijvoorbeeld maar de helft geabsorbeerd, dan wordt de andere helft in de mest uitgescheiden. De schijnbare verteerbaarheid van het voereiwit neemt dan af, maar de hoeveelheid eiwit die het dier in het bloed krijgt, is toegenomen.

Niet alle eiwitten worden in de voormagen even gemakkelijk afgebroken (30) en een andere methode om de afbraak van voereiwit te verminderen, is het selecteren van rantsoencomponenten met eiwit dat resistent is tegen afbraak in de voormagen. Deze methode is met succes toegepast in onderzoek met lacterende koeien op het CLO-instituut 'De Schot-horst' (1).

Het beschermen van voereiwit tegen afbraak in de voormagen verhoogt niet alleen de hoeveelheid voereiwit die voor het gastheerdier beschikbaar komt, het vermindert ook de voorinbouw in microbiële eiwit beschikbare hoeveelheid NH_3 . Dit kan ertoe leiden, dat de mi-

cro-organismen in hun groei worden belemmerd en er minder microbiële eiwit voor het gastheerdier beschikbaar komt. Wanneer het tekort aan NH_3 groot is, kan het zelfs gebeuren dat het vermogen van de micro-organismen om koolhydraten te fermenteren, wordt vermindert. Hierdoor kan de energievoorziening van het gastheerdier in gevaar komen.

Om een mogelijk tekort aan NH_3 voor microbiële groei te voorkomen, is het wellicht aan te bevelen om in rantsoenen met gecoat eiwit een beperkte hoeveelheid NPN (bijvoorbeeld ureum) op te nemen.

beïnvloeding van het vetmetabolisme

vettoevoeging aan het rantsoen

Pogingen om de energetische voedervalue van rantsoenen voor herkauwers te verhogen door er vet in op te nemen, hebben vaak weinig succes. De voornaamste oorzaak hiervan is dat vet dikwijls een verteringsdepressie veroorzaakt, met name van de ruwe celstof. Dit komt waarschijnlijk doordat vet als gevolg van technologische behandelingen, waarbij temperatuurverhogingen optreden, (bijvoorbeeld persen) als een film rond de voerdeeltjes gaat zitten. Aangezien vet voor micro-organismen moeilijk aantastbaar is, worden de andere rantsoenbestanddelen ook minder gemakkelijk aangetast.

Wanneer een deel van de koolhydraten in het voer wordt vervangen door vet, neemt de hoeveelheid substraat voor microbiële groei af, doordat de micro-organismen vet niet als substraat kunnen gebruiken. Er kan dus minder microbiële eiwit worden gemaakt. Bovendien werken bij melkkoeien bepaalde soorten vet melkvetverlagend, met name visoliën. Vooral vetzuren met meer dan 20 C-atomen zouden hiervoor verantwoordelijk zijn. Echter ook andere – vooral onverzadigde – vetten kunnen een soortgelijke werking hebben, wat erop wijst, dat vet ook andere invloeden heeft op de pensfermentatie. Vooral de zuurgroepen van vetzuren zouden remmend werken op methaanvormende bacteriën (18). Aangezien het bij de fermentatie ontstane overschot aan [H] niet meer weggevoerd kan worden door CH_4 te vormen, vindt er een verschuiving plaats in de VFA van azijnzuur (C_2) naar propionzuur (C_3). Op het mogelijke effect van een verschuiving in de C_2/C_3 -verhouding werd al gewezen.

vetcoating

Bij het bespreken van eiwitcoating werd

het coaten met formaldehyde genoemd. Dit procédé is ook toegepast om vet te coaten. Het vet wordt dan omhuld met een laagje eiwit, waarna het eiwit met formaldehyde wordt beschermd tegen microbiële afbraak. Op deze wijze kan vet, zonder dat het de fermentatie beïnvloedt of er door beïnvloed wordt, in de dunne darm komen.

Meervoudig onverzadigde vetzuren kunnen zo aan verzadiging in de voormagen worden onttrokken. Ze worden dan als zodanig in het bloed opgenomen en bijvoorbeeld ingebouwd in melkvet (21). Toch lijkt dit proces weinig toekomst te hebben, doordat er ondanks de coating, een gedeelte van de vetzuren wordt verzadigd en er in de intermediaire stofwisseling een deel, hetzij verzadigd, hetzij geoxydeerd en als energiebron gebruikt wordt. Dit had tot gevolg dat slechts 10-40 % van de opgenomen meervoudig-onverzadigde vetzuren in melkvet werd ingebouwd (28).

Ook verzadigd vet zou gecoat en met name aan hoogproductieve koeien in het begin van de lactatie gevoerd kunnen worden. Het is moeilijk deze dieren voldoende energie te laten opnemen, en verhoging van de energie-inhoud van het voer zou hierin verbetering brengen. Het opnemen van vet in rantsoenen voor herkauwers, ook wanneer invloed op de fermentatie wordt voorkomen, kan de microbiële groei verminderen. Vetcoating zal daarom waarschijnlijk toegepast moeten worden samen met eiwitcoating, omdat bij hoogproductieve dieren de eiwitbehoefte vaak niet wordt gedekt (27).

remming van de methaanvorming

Omdat de vorming van CH_4 een energieverlies is voor de herkauwers, wordt al vele jaren getracht de vorming ervan te remmen. In feite is het maken van CH_4 in de voormagen het wegwerken van een overschot aan [H], ontstaan bij de fermentatie van koolhydraten. Het overschot aan [H] kan ook op andere wijze gebruikt worden, bijvoorbeeld voor het maken van propionzuur of voor het verzadigen van onverzadigde vetzuren. Wanneer één van deze processen in belangrijke mate optreedt, zal er minder CH_4 worden gevormd.

Zelfs al was het mogelijk de verhouding van de gevormde VFA naar willekeur te beïnvloeden, dan nog zou een CH_4 -remming beperkt worden door de minimaal gewenste C_2/C_3 -verhouding (20). De laatste wordt onder meer bepaald door de produktierichting (melkvee/mestvee)

en mogelijke fermentatiestoornissen.

Ook de mogelijkheid van het gebruik van onverzadigde vetzuren moet men niet overschatten. Wanneer namelijk zoveel onverzadigd vet in het voer wordt opgenomen, dat de [H] grotendeels gebruikt wordt voor verzadiging in plaats van CH_4 -vorming, ontstaat er ongetwijfeld een nadelige invloed op fermentatie en microbiële groei.

Er worden in toenemende mate pogingen gedaan de vorming van CH_4 direct te blokkeren. Tot de meest werkzame stoffen horen de aan CH_4 verwante, zoals CCl_4 (chloroform) en andere halogeene-methanen. Ook andere, meer farmaceutische verbindingen zijn ontwikkeld om de CH_4 -vorming te remmen. Veelbelovend lijkt het in de USA, oorspronkelijk als coccidiostaticum gebruikte Monensin (nadat het effect op de pensfermentatie was ontdekt schielijk omgedoopt tot Rumensin). Deze stoffen veroorzaken niet alleen een verminderde CH_4 -productie, ze veranderen onvermijdelijk ook de verhouding van de in de voormagen gevormde VFA. Omdat het overschot aan [H] niet voor de vorming van CH_4 kan worden gebruikt, wordt meer propionzuur gemaakt. Soms zijn ook

niet onbelangrijke hoeveelheden H_2 -gas aangetoond. Wanneer toegediend aan mestvee, hebben deze stoffen vaak een gunstig effect (26). In de literatuur zijn geen gegevens beschikbaar over het effect bij melkvee, maar vanwege een mogelijke melkvetdaling bij een te sterke daling van de C_2/C_3 -verhouding, lijken de mogelijkheden beperkt.

Bij sommige CH_4 -remmers blijkt de pensflora zich aan te passen en neemt het effect na verloop van tijd af (26). Over een eventuele invloed op microbiële groei en eiwitproductie zijn nog onvoldoende gegevens beschikbaar om een uitspraak te kunnen doen.

samenvatting

De microbiële fermentatie in de voormagen van herkauwers is een samenhangend geheel, waarin koolhydraat-, eiwit- en vetstofwisseling op uitgebalanceerde wijze in elkaar grijpen. Diverse veiligheidsmechanismen zijn hierin als het ware ingebouwd, waardoor ingrepen die het systeem uit balans dreigen te brengen, in meerdere of mindere mate worden tegengegaan door tegenkrachten elders in het systeem.

Gezien het belang dat aan herkauwers, dank zij de aanwezigheid van de fermentatie in de voormagen, ook in de toekomst moet worden toegekend als omzetter van voor de mens onbruikbaar voer (ruwvoer, bijprodukten voedings- en genotmiddelenindustrie) in hoogwaardig voedsel, lijkt het verder bestuderen van de fermentatie uiterst zinvol. De tot nu toe verkegen resultaten hebben meer een kwalitatief dan een kwantitatief karakter. Een geïntegreerde bestudering, waarbij aandacht wordt besteed aan zowel koolhydraat-, eiwit- als vetstofwisseling in de voormagen, zal er toe kunnen bijdragen dat in kwantitatieve zin meer inzicht wordt verkregen in de mogelijkheden van het — met het oog op het optimaliseren van de dierlijke productie via herkauwers gewenste — manipuleren van de fermentatie in de voormagen.

literatuur

De literatuurlijst behorend bij dit artikel is op verzoek verkrijgbaar bij de auteur.

literatuur

1. Bakker, Y.Tj. en Veen, W.A.G. De betekenis van de oplosbaarheid van de eiwitten in de rundveevoeding. CLO-studiedagen, 1977
2. Baily, R.W.: Structural carbohydrates, in: *Chemistry and biochemistry of herbage* (G.W. Butler and R.W. Bailey, Eds.), Academic Press, London/New York 1973, vol I, p. 157
3. Baldwin, R.L., Lucas, H.L. en Cabrera, R.: Energetic relationships in the formation and utilisation of fermentation end products, in: *Physiology of digestion and metabolism in ruminants* (A.T. Phillipson, Ed.) Oriol Press Ltd., Newcastle upon Tyne 1970, p. 319
4. Cheng, K.J., Akin, D.E. en Costerton, J.W.: Rumen bacteria: interaction with particulate dietary components and response to dietary variation. *Fed. Proc.* (1977) 36: 193
5. Coleman, G.S.: The interrelationships between rumen ciliate protozoa and bacteria, in: *Digestion and metabolism in the ruminant* (I.W. McDonald en A.C.I. Warner, Eds.), The University of New England publishing unit, Armidale 1975, p. 149.
6. Davis, C.L. en Brown, R.E.: Low-fat milk syndrome, in: *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant* (A.T. Phillipson, Ed.) Oriol Press Ltd., Newcastle upon Tyne 1970, p. 545
7. Ferguson, K.A.: The protection of dietary proteins and amino acids against microbial fermentation in the rumen, in: *Digestion and metabolism in the ruminant* (I.W. McDonald en A.C.I. Warner, Eds.) The University of New England publishing unit, Armidale 1975, p. 448.
8. Giesecke, D. en Henderickx, H.K.: Biologie und Biochemie der mikrobiellen Verdauung. BLV Verlagsgesellschaft, München 1973.
9. Harrison, D.G.: A simple method for the determination of rumen dilution rate in sheep. *Newsl. appl. nucl. meth. Bioch. Agric.*, (1974) 3:8.
10. Harrison, D.G.: e.a. Manipulation of rumen fermentation in sheep by increasing the rate of water flow from the rumen. *J. Agric. Sci., (Camb.)* (1975) 85:93
11. Harrison, D.G. e.a.: Manipulation of fermentation in the rumen *J.Sci. Fd. Agric.* (1976) 27:617
12. Hawke, J.C.: Lipids, in: *Chemistry and biochemistry of herbage* (G.W. Butler en R.W. Bailey, Eds.), Academic Press, London/New York 1973, vo. I, p. 213.
13. Hungate, R.E.: The rumen and its microbes. Academic Press, London/New York 1966.
14. Kaufmann, W. en Hagemester, H.: Zur Verwertung von Harnstoff (NPN) beim Wiederkäuer Übers. Tierernährg., (1975) 3:33
15. Klooster, A.Th. van 't, en Rogers, P.A.M.: The use of Cr-EDTA as an inert reference substance to measure the volume in and rate of flow of fluid and metabolites out of the reticulorumen of cows. *Neth. J. Vet. Sci.*, (1970) 3:115
16. McMeniman, H.P., Ben-Ghedalia, D. en Armstrong, D.G.: Nitrogen-energy interactions in rumen fermentation, in: *Protein metabolism and nutrition* (D.J.A. Cole e.a. Eds.), Butterworth, London 1976, p. 217.
17. Mertens, D.R.: Dietary fiber components: relationships to the rate and extent of ruminal digestion *Fed.Proc.*, (1977) 36:187
18. Nevel, C.J. van, Demeijer, D.I. en Henderickx, H.K.: Effect of fatty acid derivatives on rumen methane and propionate in vitro. *Appl. Microbiol.*, (1971) 21:365.
20. Ørskov, E.R.: Manipulation of rumen fermentation for maximum food utilisation. *World Rev. of Nutr. and Diet.*, (1975) 22:152.
21. Scott, T.W. and Cook, L.J.: Effect of dietary fat on lipid metabolism in ruminants in: *Digestion and metabolism in the ruminant* (I.W. McDonald en A.C.I. Warner, Eds.) The University of New England publishing unit, Armidale 1975, p.510
22. Smith, D. The Non-structural carbohydrates, in: *Chemistry and biochemistry of herbage* (G.W. Butler and R.W. Bailey, Eds.), Academic Press, London/New York 1973 vol. 1, p. 106.
23. Smith, R.H.: Nitrogen metabolism in the rumen and the composition and nutritive value of nitrogen compounds entering the duodenum, in: *Digestion and metabolism in the ruminant* (I.W. McDonald en A.C.I. Warner, Eds.), The University of New England publishing unit, Armidale 1975, p. 399.
24. Stouthamer, A.H.: A theoretical study on the amount of ATP required for synthesis of microbial cell material *Antonie van Leeuwenhoek* (1973), 39: 545
25. Stouthamer, A.H. en Bettenhausen, C.: Utilisation of energy for growth and maintenance in continuous and batch cultures of micro-organisms *Biochimica et Biophysica Acta* (1973) 301:53
26. Tamminga, S.: Manipulating methane production in ruminants M.Sc. Thesis, University of Newcastle upon Tyne/IVVO report no. 99, 1976.
27. Tamminga, S. en Hellemond, K.K. van: The protein requirements of dairy cattle and developments in the use of protein, essential amino acids and NPN in the feeding of dairy cows, in: *Protein and non protein nitrogen for ruminants* Pergamon Press, Oxford 1977. p.9
28. Tamminga, S., Steg-Beers, A., Hoven, W. van en Badings, H.T.: Production of milk with a high content of polyunsaturated fatty acids. 1. Experiments in relation to the efficiency of production *Neth. Milk Dairy J.* (1976) 30:106
29. Whistler, R.L.: solubility of polysaccharides and their behaviour in solution, in: *Carbohydrates in solution* (H.S. Isbell, Ed.), American Chemical Society, Washington 1973, p. 242.
30. Wohlt, J.E., Sniffen, C.J. en Hoover, W.H.: Measurement of protein solubility in common feedstuffs *J. Dairy Sci* (1973) 56:1052