

Bedeutung der Grundfutterqualität aus der Sicht einer zeitgemäßen Wiederkäuerfütterung

The importance of forage quality according to an up to date ruminant nutrition

Leonhard Gruber^{1*}

Zusammenfassung

Wiesenfutter ist seit der Entwicklung der Wiederkäuer in der Evolution deren Hauptnahrungsquelle. Die Wiederkäuer haben ein gut angepasstes Verdauungssystem herausgebildet, um die faserreichen Stoffe des Wiesenfutters zu nutzen (Symbiose mit Mikroben – Abbau der Gerüstsubstanzen, Proteinversorgung der Wirtstiere). Die Qualität des Wiesenfutters schwankt über einen sehr weiten Bereich, der entscheidende Einflussfaktor auf Verdaulichkeit und Futteraufnahme ist das Vegetationsstadium. Im Laufe der Vegetation verändert sich die Zusammensetzung der Gerüstsubstanzen stark und in Folge sinkt deren Verfügbarkeit für die Pansenmikroben. Der Anteil des unverdaulichen Lignins nimmt zu, Lignin geht mit Hemizellulose eine chemische Komplexverbindung ein und macht diese dadurch selbst zum Teil unverdaulich. Außerdem wandert das Lignin in die Zellulosefaser-Zwischenräume ein und be- bzw. verhindert deren Fermentation. Das Ausmaß der Lignifizierung entscheidet somit über Verdaulichkeit und Futteraufnahme. Die Gerüstsubstanzen sind sehr heterogen und komplex zusammengesetzt (Einfluss von Pflanzenspezies und Vegetationsstadium). Zellulose, Hemizellulose und Lignin sind die wichtigsten Komponenten der Gerüstsubstanzen. Die Zellulose ist ein Polysaccharid aus tausenden Glukosemolekülen. Der Grundbaustein von Zellulose ist das Disaccharid Zellobiose, bestehend aus zwei Glukose-Molekülen, die unter Wasserabspaltung in β -1–4-glykosidischer Bindung mit einander verbunden sind. Die Hemizellulosen sind eine heterogene Gruppe von nichtzellulosischen Polysacchariden (sog. Zellulosane, und zwar Pentosane sowie auch Hexosane). Lignine sind Mischpolymere aus Phenylpropanen, die sich zu einem dreidimensionalen Gitter vernetzen und so die Zellwand durchdringen. Lignin wird in der Zellwand aus hochkondensierten Phenylpropan-Einheiten gebildet (Kern-Lignin). Zwischen Kernlignin und den Gerüstkohlenhydraten (Hemizellulosen, nicht jedoch Zellulose) erfolgt eine Quervernetzung hauptsächlich über die beiden phenolischen Monomere *p*-Cumarsäure und Ferulasäure durch Ester- und Etherbindungen. Die Verdauungsdepression durch Lignin erfolgt durch sterische Behinderung des Zutritts der Enzyme an den Lignin-Kohlenhydrat-Komplex. Die Zellwand besteht

Abstract

Forage from grassland has been the main nutrient source for ruminants since their evolution. Ruminants have evolved a well-adapted digestive system in order to utilize the fibrous cell wall substances of forage (symbiosis with microbes – degradation of cell walls, protein supply of host animals). Forage quality covers a wide range, with vegetative stage being the most decisive factor of digestibility and ingestibility. In the course of vegetation, the composition of cell walls changes significantly and as a consequence their availability to rumen microbes decreases. The proportion of unavailable lignin increases and lignin bonds chemically with hemicelluloses through ester and ether bonds. In this process hemicellulose itself becomes indigestible. Further lignin enters the cellulose fibrils and hinders or even prevents its fermentation. Therefore the degree of lignification determines digestibility and ingestibility. The composition of cell walls is highly heterogeneous and complex, mostly depending on plant species and vegetative stage. Cellulose, hemicellulose and lignin are the most important components of cell walls. The basic module of cellulose is the disaccharid cellobiose consisting of two glucose molecules which are bonded together in β -1–4-glycosidic bond through elimination of one molecule of water. Hemicelluloses are a heterogeneous group of non-cellulosic polysaccharides (so called celluloses, namely pentosanes and hexosanes). Lignins are mixed polymers of phenylpropanes which are cross-linked and forming a three-dimensional grid by soaking the cell wall. Lignin is built of highly condensed phenylpropane units in the cell wall (core lignin). The core lignin and the fibre carbohydrates (hemicelluloses but not cellulose) are cross-linked through the two phenolic monomers *p*-cumaric acid and ferulic acid by ester and ether bonds. The depression of digestibility by lignin results from steric interference which impedes the enzymes' access to the lignin-carbohydrate-complex. The cell wall consists of several layers (middle lamella as well as primary, secondary and tertiary cell wall). The chemical composition of cell walls is well known, however, regarding their steric structure only model proposals exist. This article discusses several feeding and digestibility trials performed at LFZ Raumberg-Gumpenstein. They show the great influence of vegetative stage on ruminal

¹ LFZ Raumberg-Gumpenstein, Institut für Nutztierforschung, A-8952 Irdning

* Ansprechpartner: Univ.-Doz. Dr. Leonhard Gruber, email: leonhard.gruber@raumberg-gumpenstein.at

aus mehreren Schichten (Mittellamelle, Primär-, Sekundär- und Tertiärwand). Die chemische Zusammensetzung von Zellwänden ist gut bekannt, über deren räumliche Anordnung bestehen aber nur Modellvorstellungen. Es werden mehrere Fütterungs- und Verdauungsversuche des LFZ Raumberg-Gumpenstein dargestellt, die den großen Einfluss des Vegetationsstadiums auf Abbaubarkeit im Pansen, Verdaulichkeit sowie Futteraufnahme und Milchleistung belegen.

Schlagwörter: Grundfutterqualität, Gerüstsubstanzen, Lignin, Futteraufnahme, Verdaulichkeit

degradability, digestibility as well as feed intake and milk yield.

Keywords: Forage quality, Cell wall, Lignin, Feed intake, Digestibility

1. Wiesenfutter ist die natürliche Nahrung für Wiederkäuer seit Jahrmillionen

Wiesenfutter – vor allem die Gräser – ist seit der Entwicklung der Wiederkäuer in der Evolution (vor etwa 10 Mio. Jahren im Miozän) die Hauptnahrungsquelle dieser Tierarten. Die Wiederkäuer haben in ihrer Entwicklungsgeschichte ein spezielles und sehr gut angepasstes Verdauungssystem herausgebildet, um die faserreichen Stoffe des Wiesenfutters nutzen zu können (Van SOEST 1994). Dies geschieht über eine Symbiose mit Mikroben, die in den Vormägen des Wiederkäuers einerseits eine für sie optimale Umwelt vorfinden und andererseits für ihre Wirtstiere (die Wiederkäuer) die faserreichen Futterstoffe abbauen, wofür diese selbst keine Verdauungsenzyme besitzen. Bei dieser Fermentation entsteht aus Zellulose Essigsäure und aus Stärke Propionsäure als Endprodukt des Mikrobenstoffwechsels. Für die Wiederkäuer stellt Propionsäure den Ausgangsstoff für ihre Energieversorgung dar (Blutzucker) und aus Essigsäure wird Fett gebildet. Als zweite, enorm wichtige Funktion liefern die Pansenmikroben hochwertiges Protein für die Wirtstiere. Diese Grundlagen werden bis heute in der Landwirtschaft genutzt, indem die Wiederkäuer aus Wiesenfutter hochwertige und geschmackvolle Lebensmittel wie Milch und Fleisch erzeugen.

Daher ist es für die Fütterung unserer Kühe besonders wichtig, sie mit ausreichend und hochqualitativem Grundfutter zu versorgen. Die Qualität des Wiesenfutters kann über einen sehr weiten Bereich schwanken und eine der entscheidenden Einflussfaktoren auf dessen Verdaulichkeit und Futteraufnahme ist das Vegetationsstadium. Alle Arten des Pflanzenbestandes einer Wiese machen im Laufe ihrer Entwicklung gravierende Veränderungen durch. Junge Pflanzen beginnen die Vegetation mit einer starken Entwicklung ihrer Assimilationsfläche, um ihr Wachstum voranzutreiben. Dies führt dazu, dass der Anteil der Blätter zunächst relativ groß und der des Stängels klein ist. In diesem Stadium hat der Stängel auch noch keine wesentliche statische Funktion und ist daher auch kaum lignifiziert. Auf Grund ihrer physiologischen Funktion enthalten die Blätter mehr verfügbare Nähr- und Mineralstoffe als die Stängel. Mit fortschreitender Vegetation nimmt der Anteil der Stängel bis zur Blüten- und Samenbildung zu und darüber hinaus auch seine Stabilität. Dies hat aber auch zur Konsequenz, dass seine Verdaulichkeit abnimmt. Der Stängel besteht vorwiegend aus Gerüstsubstanzen, d.h. aus Zellulose, Hemizellulose und Lignin. Im Laufe der Vegetation verändert sich

allerdings die Zusammensetzung der Gerüstsubstanzen und in Folge sinkt deren Verfügbarkeit für die Pansenmikroben dramatisch. Der Anteil des unverdaulichen Lignins nimmt zu und das Lignin geht mit Hemizellulose eine chemische Komplexverbindung ein und macht diese dadurch selbst zum Teil unverdaulich. Außerdem wandert das Lignin in die Zellulosefaser-Zwischenräume ein und erschwert bzw. verhindert die Fermentation der an sich gut verdaulichen Zellulose. Das Ausmaß der Lignifizierung entscheidet somit über die Verdaulichkeit des Wiesenfutters und dadurch in der Folge auch über dessen Futteraufnahme.

2. Chemismus der Gerüstsubstanzen

Die Gerüstsubstanzen sind sehr heterogen und komplex zusammengesetzt, wobei die Pflanzenspezies und das Vegetationsstadium der Pflanzen von größtem Einfluss sind. Zellulose, Hemizellulose und Lignin sind die drei wichtigsten Komponenten der Gerüstsubstanzen. In geringerer Menge kommen auch Zellwandprotein, Mineralstoffe und Bestandteile der Cuticula (Cutin, Suberin, Wachse) vor (Van SOEST 1994, NULTSCH 2001). Unter Faser werden die polymeren Substanzen verstanden, die von den Verdauungsenzymen der Säugetiere nicht gespalten werden können (Van SOEST & ROBERTSON 1980). Neben den Hauptkomponenten Zellulose, Hemizellulose und Lignin sind dies auch Pektin, Gummi und Galaktane.

Die Zellulose ist ein Polysaccharid, das aus mehreren tausend Glukosemolekülen besteht. Im Prinzip ist der Grundbaustein von Zellulose das Disaccharid Zellobiose, bestehend aus zwei Glukose-Molekülen, die unter Wasserabspaltung in β -1–4-glykosidischer Bindung mit einander verbunden sind. Die β -Stellung der OH-Gruppe am C₁-Atom bestimmt die Anordnung des zweiten Glukose-Moleküls. Es wird dadurch um 180 Grad um die Längsachse gedreht und das resultierende Molekül ist weitgehend linear (Van SOEST 1994). Die β -Konfiguration ermöglicht der Zellulose die Bildung sehr langer Ketten. Parallel angeordnete Ketten bilden Fibrillen, die untereinander Wasserstoffbrücken ausbilden (BERG et al. 2003). Dagegen ergibt sich bei der α -glykosidischen Bindung der Maltose (Grundbaustein der Stärke) zwischen den beiden Glukose-Molekülen ein Winkel. Dies führt zu einer völlig unterschiedlichen Anordnung und damit biologischen Funktion der aus diesen Disacchariden gebildeten Polysacchariden Zellulose (aus Zellobiose) bzw. Stärke (aus Maltose). Durch die β -glykosidische Bindung sind die Glukose-Bausteine in langen, geradlinigen Ketten nach Art eines Faltblattes angeordnet (MENKE &

HUSS 1987). Sie eignen sich daher hervorragend für die Bildung von Zellwänden und Gerüstsubstanzen mit hoher Zugfestigkeit. Durch die α -glykosidische Bindung ist das Stärke-Molekül nicht langgestreckt, sondern regelmäßig schraubig in Spiralförmigkeit gewunden. Es bildet sich eine hohle Helix (BERG et al. 2003). Mit dieser Molekülform kann Stärke keine Funktion als Gerüstsubstanz übernehmen. Die Pflanze kann jedoch Glukose dadurch ohne größere Veränderungen in eine unlösliche und somit osmotisch unwirksame Form überführen und daher ist Stärke der am weitesten verbreitete Reservestoff der Pflanzen (NULTSCH 2001). In der Natur kommt Zellulose nicht isoliert in reiner Form vor (mit Ausnahme der Bauwollhaare), sondern in Verbindung mit Pentosanen, Cutin und Silicium (Van SOEST 1994), wie sie in der Zellwand anzutreffen sind. Die Enzyme zur Verknüpfung bzw. Spaltung sind für die α - bzw. β -glykosidische Bindung spezifisch. Säugetiere haben kein eigenes Enzymsystem zur Spaltung der β -glykosidischen Bindung der Gerüstkohlenhydrate und daher sind Wiederkäuer auf die Symbiose mit ihren Pansenmikroben angewiesen. Die Verdaulichkeit der Zellulose hängt stark von deren Lignifizierung ab. Der Abbau der Zellulose geht in mehreren Schritten für sich, die durch unterschiedliche Enzyme bewerkstelligt werden. Zuerst greifen Oxidasen die Wasserstoffbrücken an und zerstören damit die Grundstruktur. Die Fasern werden gekürzt und Schichten aufgebrochen. Dann können Zellobiasen (β -1-4-Glykosidasen) die Polymeren spalten. Abschließend wirken Endoglukanasen (COUGHLAN 1991 zit. nach Van SOEST 1994).

Die Hemizellulosen sind eine heterogene Gruppe von nichtzellulosischen Polysacchariden, den sog. Zellulosen (NULTSCH 2001). Es kommen sowohl Pentosane als auch Hexosane vor, d.h. sie sind Polysaccharide, deren Makromoleküle aus Pentosen (z.B. Xylose, Arabinose) bzw. Hexosen (z.B. Glukose, Mannose, Galaktose) aufgebaut sind. Häufig treten sie als Heteroglykane auf (als Verbindungen verschiedener Zucker), wie z.B. Xyloglukane, Arabinogalaktane, Rhamnogalakturonane und Glukomannane (NULTSCH 2001). Kleinere Moleküleinheiten wiederholen sich und können auch verzweigt sein. Die Hemizellulosen sind die Hauptmasse der Zellwandmatrix (Grundsubstanz) und erscheinen im Elektronenbild strukturlos (NULTSCH 2001). Die Zusammensetzung der Hemizellulosen hängt stark von der Pflanzen-Species ab und auch von den Teilen innerhalb einer Pflanze (Stängel, Blätter). Hemizellulosen sind im nativen Zustand unlöslich, jedoch löslich in Säure oder Lauge. Sie sind mit Lignin assoziiert und bilden gemeinsam das Inkrustierungsmaterial der Sekundärzellwand (Van SOEST 1994). In Grobfutterpflanzen kommt Hemizellulose vorwiegend in den lignifizierten Zellwänden vor. Kein Polysaccharid ist enger mit Lignin assoziiert als Hemizellulose (SULLIVAN 1966) und von dieser Lignifizierung hängt auch deren Verdaulichkeit ab.

Das Pektin bildet die Hauptmasse der Interzellulärsubstanz, es kommt besonders in der Mittellamelle vor (Van SOEST 1994, NULTSCH 2001). Es ist ein Polymer aus verschiedenen sauren Polysacchariden. Hauptbestandteil ist die Galakturonsäure, deren Carboxyl-Gruppen zum Teil methyliert sind und die mit Rhamnose in α -1-2 Position verbunden ist. Weiters sind Galaktose und Arabinose vor-

handen (NULTSCH 2001). Die Unterscheidung zwischen Hemizellulose und Pektin ist nicht ganz klar, ein wichtiges Kriterium ist die Löslichkeit. Pektin ist in heißen neutralen Lösungen von Ammoniumoxalat oder EDTA löslich, während Hemizellulose Säuren oder Laugen zur Lösung benötigt (Van SOEST 1994). Die Ketten sind untereinander vernetzt, indem jeweils zwei COOH-Gruppen durch zweiwertige Ionen (Ca^{2+} , Mg^{2+}) miteinander verbunden sind. Dadurch entsteht ein elastisches, leicht veränderliches Gerüstwerk, das die Eigenschaften des Pektins ausmacht. Es ist gelartig, sehr plastisch und hydrophil (NULTSCH 2001). Pektine sind bei den Dikotyledonen wesentlich häufiger anzutreffen als bei den Monokotyledonen.

Nach NULTSCH (2001) sind die Lignine Mischpolymere aus Phenylpropanen (Cumaryl-, Coniferyl- und Sinapylalkohol), die sich zu einem dreidimensionalen Gitter vernetzen und so die Zellwand durchdringen. Diese Bausteine des Lignins gehören als Phenole zu den sekundären Pflanzeninhaltsstoffen. Phenole besitzen am aromatischen Ring mindestens eine OH-Gruppe oder deren funktionelle Derivate (OESTMANN et al. 1995). Allerdings ist die genaue Struktur dieser Polymere nicht vollständig bekannt, da die oxidative Polymerisation der jeweiligen Phenylpropan-Monomere zu einem Verlust der Identität ihrer Vorläufer führt. Die Polymerisationsprodukte haben eine kondensierte, drei-dimensionale Struktur hauptsächlich aus Ether- und C-C-Bindungen zwischen den Phenylpropanen. Dies macht Lignin sehr widerstandsfähig gegen Hydrolyse (Van SOEST 1994). Die heutigen Modellvorstellungen von diesem komplexen Makromolekül mit hohem Molekulargewicht gehen davon aus, dass in der Zellwand Lignin aus hochkondensierten Phenylpropan-Einheiten gebildet wird (sog. Kern-Lignin, engl. core lignin). Zwischen diesem Kernlignin und den Gerüstkohlenhydraten (Hemizellulosen, sehr wahrscheinlich jedoch nicht Zellulose) erfolgt eine Quervernetzung (cross linking) hauptsächlich über die beiden phenolischen Monomere *p*-Cumarsäure und Ferulasäure durch Ester- und Etherbindungen. Diese Monomere sind Zwischenstufen bei der Synthese der Phenylpropane aus Shikimisäure und werden als Nichtkern-Lignin (Noncore lignin) bezeichnet (JUNG 1989, JUNG & DEETZ 1993, OESTMANN et al. 1995). Die *p*-Cumarsäure und Ferulasäure besitzen zwei funktionelle Gruppen, eine OH- und eine COOH-Gruppe, mit denen sie gleichzeitig eine Ether- und eine Ester-Bindung eingehen können. Bei der Quervernetzung besteht zu Lignin eine Ether-Bindung über die phenolische Gruppe und über die Carboxyl-Gruppe eine Ester-Bindung mit den Hemizellulosen (JUNG 1989). JUNG & DEETZ (1993) haben dieses Modell erweitert und gehen davon aus, dass zwischen den Lignin/Zimtsäure-Verbindungen auch eine solche mit phenolischen Dimeren bestehen (z.B. Di-Ferulasäure, Truxillic acid). Neben *p*-Cumarsäure und Ferulasäure gibt es noch eine Reihe weiterer phenolischer Monomere, wie Kaffeesäure, *p*-Hydroxy-Benzoesäure, Salizylsäure, Sinapinsäure etc. (JUNG & FAHEY 1983b). Die Begriffe core und noncore lignin gehen auf GORDON (1975) und JUNG (1989) zurück. Einige Autoren folgen dieser Unterteilung des Lignins nicht (RALPH & HELM 1993, Van SOEST 1993) und sprechen von einem Lignin/Hydroxy-Zimtsäure-Komplex, der auf einer kovalenten

Bindung zwischen Lignin und Hydroxy-Zimtsäure beruht. Lignin ist der Hauptfaktor, der die Verfügbarkeit der pflanzlichen Zellwand für Pflanzenfresser und anaerobe Verdauungssysteme begrenzt (Van SOEST 1994). Die Zellinhaltsstoffe (Zucker, Stärke, Pektin, Protein, Fett) sind von diesem negativen, verdauungshemmenden Einfluss des Lignins nicht betroffen, wie Van SOEST (1967) durch Anwendung des sog. Lucas-Tests gezeigt hat. Lignin selbst ist unverdaulich und die Lignifizierung vermindert die Verfügbarkeit der Zellulose und Hemizellulosen. Aus der Review von JUNG & FAHEY (1983a) über den Einfluss von phenolischen Momomeren und Lignin geht klar hervor, dass freie Phenole die Futteraufnahme senken und mehrere Säugetier-Enzyme *in vitro* behindert werden. Lignin behindert auch das mikrobielle Wachstum und die enzymatische Verdauung. Die Beziehung zwischen Lignin und Verdaulichkeit der Gerüstsubstanzen ist nicht linear, sondern der negative Einfluss des Lignins ist bei niedrigem Ligningehalt größer (Van SOEST 1967, JUNG & VOGEL 1986). Obwohl Lignin nur mit Hemizellulosen chemische Bindungen eingeht, ist Zellulose im gleichen Ausmaß von der Verdauungsdepression betroffen (JUNG & VOGEL 1986). Als die wichtigste Wirkungsweise des Lignins bei der Depression der Verdaulichkeit ist die sterische Behinderung des Zutritts der Enzyme an den Lignin-Kohlenhydrat-Komplex anzusehen (JUNG & DEETZ 1993). Die Lignifizierung und der negative Einfluss des Lignins auf die Verdaulichkeit ist unterschiedlich je nach Zellwandkomponenten, Gewebetypen, Pflanzenarten und Pflanzenfraktionen. Besonders die Gewebe des Xylems und die Sklerenchymzellen werden stark lignifiziert, während die Zellwände des Phloems und des Mesophylls nur wenig Lignin einlagern (SÜDEKUM et al. 1995). Es bestehen auch starke Unterschiede zwischen Gräsern und Leguminosen, die vor allem auf die sehr unterschiedliche Morphologie dieser Pflanzen zurückzuführen sind. So enthalten die Blätter der Gräser wesentlich mehr Lignin als die der Leguminosen und das Gegenteil ist der Fall bei den Stängeln (Van SOEST 1994). Bei einer annähernd gleichen Verdaulichkeit von 60 % hat Van SOEST (1964) bei Gräsern (*Bromus* sp., Knaulgras) einen Ligningehalt von 4,9 % und bei Luzerne von 7,6 % festgestellt. Der Anteil des Lignins in den Gerüstsubstanzen ist bei Leguminosen signifikant höher als bei Gräsern (Van SOEST 1965).

Die Zellwand besteht aus mehreren Schichten, nämlich aus der Mittellamelle, der Primär-, Sekundär- und Tertiärwand (WILSON 1993, NULTSCH 2001). Die Mittellamelle bildet die Grenze zwischen benachbarten Zellen und ist der Ausgangspunkt für das Zellwachstum. Sie besteht vorwiegend aus Pektin. Die Primärzellwand wird angelegt, wenn sich die Zellen teilen; sie setzt sich vorwiegend aus Hemizellulose und relativ wenig Zellulose zusammen. Die Primärzellwand ist elastisch und verformbar und sie kann somit dem Wachstum der Zellen folgen (NULTSCH 2001). Nach dem Aufbau der Primärwand bildet sich die Sekundärwand in das Innere der Zelle hinein. Der Abschluss zum Plasmalemma erfolgt durch die sehr dünne Tertiärwand. Die Sekundärwand ist überwiegend aus Zellulose aufgebaut. Diese ist in sog. Fibrillen angeordnet. Die kleinste Einheit stellen die Elementarfibrillen dar,

die aus 50 – 100 Zellulosemolekülen aufgebaut sind und einen Durchmesser von etwa 3,5 – 5,0 nm haben. Diese Zelluloseeinheiten werden durch kovalente Bindungen und Wasserstoffbrückenbindungen zusammengehalten (NULTSCH 2001). Mehrere Elementarfibrillen werden zu Mikrofibrillen (10 – 30 nm Durchmesser) zusammengefügt, welche die strukturelle Grundeinheit der Zellwände darstellen. Mehrere Mikrofibrillen werden zu Makrofibrillen gebündelt. Obwohl die chemische Zusammensetzung von Zellwänden gut bekannt ist, bestehen über deren räumliche Anordnung nur Modellvorstellungen. NULTSCH (2001) führt ein Modell an, das auf ALBERSHEIM und Mitarbeiter zurückgeht (*Abbildung 1*).

Demnach besteht die Primärwand einer Zelle gewebeartig aus zwei Polymeren, nämlich Zellulose-Mikrofibrillen, welche die Maschen eines Extensinnetzes (Zellwandprotein) durchdringen, eingebettet in ein hydrophiles Pektin-Hemizellulose-Gel, das als Matrix dient. Diese Extensinmoleküle tragen zwar Arabinose als Seitenketten, sie sind jedoch nicht mit Zellulose kovalent verbunden. Daraus kann abgeleitet werden, dass untereinander vernetzte Extensinmoleküle ein selbstständiges Gerüst bilden, das zusätzlich zum Gerüst der Zellulosefibrillen besteht und von diesem durchdrungen ist. CHESSON (1993) bestätigt die Grundannahmen dieses Modells, führt aber an, dass genauere Analysen der Zellwandpolymere auf einige Unzulänglichkeiten hinweisen. So kann nicht von der im Modell ausgegangenen homogenen Zusammensetzung der Zellwandpolymere ausgegangen werden und dies verändert auch die Feinstruktur einzelner Polymertypen und die Verteilung der Verteilung der Polymere innerhalb der Zellwand. Das gilt besonders für Pektin-Polysaccharide. JUNG & DEETZ (1993) haben daher ein Modell der Lignifizierung und der Abbaubarkeit von Zellwänden entwickelt, das der Zusammensetzung und den vielfältigen Bindungsarten zwischen den Molekülen eher Rechnung trägt. Die Grundzüge dieses Modells sind in *Abbildung 2* dargestellt. Lignin-Polymere sind in der Primärzellwand über Ether-Bindungen der Ferulasäure mit Arabinoxylan verankert. Die Ferulasäure ist dabei mit dem Arabinose-Substitut des Arabinoxylans verestert. Die Primärzellwand enthält mehr verzweigte Lignin-Polymere, die einen hohen Guajakyl-Anteil aufweisen (aus Coniferyl-Alkohol, d.h. 1 Methoxy-Gruppe), während in der Sekundärzellwand eher unverzweigtes, lineares Lignin vorherrscht, das reich an Syringyl ist (aus Sinapyl-Alkohol, d.h. 2 Methoxy-Gruppen). Durch seine zweite Methoxy-Gruppe ist Syringyl nicht in der Lage, im gleichen Ausmaß Bindungen und Verzweigungen einzugehen wie Guajakyl.

Infolgedessen ist das Lignin der Sekundärzellwand (mit hohem Syringyl-Anteil) nicht so nachteilig für die Abbaubarkeit der Zellwandkohlenhydrate. Dagegen führt Guajakyl zu mehr Verzweigungen und höherer Kondensation des Lignins mit dem Effekt, dass sich der Anteil und die Verzweigung des Lignins der Primärzellwand und der Mittellamelle erhöhen und durch die räumliche Behinderung des Enzymzutritts eine Verdauungsdepression eintritt. Dies stimmt auch gut mit der Beobachtung überein, dass Primärzellwand und Mittellamelle von Pansenmikroben nicht angegriffen werden, wogegen die Sekundärzellwand zum Teil abgebaut wird, obwohl auch diese lignifiziert ist

(ENGELS 1989; zit. nach JUNG & DEETZ 1993). Während der Vegetation ändert sich sowohl die Zusammensetzung der phenolischen Monomere (*p*-Cumarsäure/Ferulasäure) als auch der Anteil der Phenylpropane (Cumaryl-, Coniferyl- und Sinapylalkohol) im Lignin. Die *p*-Cumarsäure wirkt sich nachteiliger auf die Abbaubarkeit der Zellwand aus als die Ferulasäure (JUNG 1989). Das Nichtkern-Lignin vermindert die Verdaulichkeit in zweifacher Weise: (1) Die vom Nichtkern-Lignin hergestellte Quervernetzung von Lignin und Polysacchariden über Ester- und Etherbindungen schafft eine enge Verbindung zwischen beiden. Dabei verhindert das Kernlignin einen räumlichen Zutritt der Enzyme an die Polysaccharide und senkt somit das Ausmaß der Verdauung. (2) Nichtkern-Lignin Phenole, die nur mit Polysacchariden verestert jedoch nicht mit Kern-Lignin quervernetzt sind (d.h. Ferulasäure), können durch die räumliche Behinderung der Polysaccharidasen nur die Abbauraten der Gerüstkohlenhydrate mindern, jedoch nicht deren Ausmaß, da die Esterbindungen letztlich enzymatisch gespalten werden können. Es wird davon ausgegangen, dass Ferulasäure, die mit Arabinoxyylan verestert ist, als Ausgangspunkt für die Lignin-Polymerisation agiert. Das phenolische Hydroxyl der Ferulasäure geht eine Etherbindung mit den Vorläufern der Phenylpropan-Alkohole ein. Der Arabinoxyylan-Ferulasäure-Ester wird in der Primärzellwand in einem frühen Entwicklungszustand angelegt und Lignin an den Zellwand-Polysacchariden der Primärzellwand verankert. Auch mikroskopische Studien zeigen, dass die Lignifizierung von der Mittellamelle und der Primärzellwand ausgeht, wo auch die höchste Ligninkonzentration vorherrscht. Danach wächst das Lignin-Polymer in die Sekundärzellwand hinein, allerdings bei geringerer Quervernetzung mit Arabinoxyylan, womit die stärkere Verdauungsdepression in der Primärzellwand zu erklären ist, weil durch diese Quervernetzung die räumliche Behinderung der Enzyme gegeben ist. Dagegen bietet die lineare Anordnung des Lignins (ohne Verzweigungen) den hydrolytischen Enzymen eine größere Angriffsfläche für die Zellwand-Polysaccharide, die zwischen den Lignin-Ketten liegen. Das vorliegende Modell der Zellwandstruktur und -Lignifizierung von JUNG & DEETZ (1993) zeigt, dass vor allem die strukturellen Verhältnisse in der Zellwand, wie die Art der Quervernetzungen, die Abbaubarkeit der Gerüstsubstanzen beeinflussen und nicht so sehr die Konzentration einzelner Komponenten.

Van SOEST (1994) bezeichnet daher folgerichtig die größere, räumliche Anordnung der Zellwandkomponenten als den übergeordneten Faktor für die Eigenschaften der Zellwand, wogegen die kovalenten Bindungen zwischen den Zellwandkohlenhydraten diese nicht vollständig erklären können. Er definiert die Zellwand als ein Riesenzellmolekül mit kovalenten Bindungen, die von β -Glukanen über Xylan und Araban zu Zellwandprotein (Extensin) laufen. Dabei spielen Querverbindungen mit Extensin und den phenolischen Mono- und Dimeren von Ferula- und *p*-Cumarsäure sowie Lignin eine wichtige Rolle. Die physiko-chemischen Eigenschaften, welche die Nährstoffverfügbarkeit bestimmen, hängen daher vor allem von der Art der Bindung zwischen den chemischen Komponenten ab. Auch AMAN (1993) bezeichnet die komplexe dreidimensionale Struktur

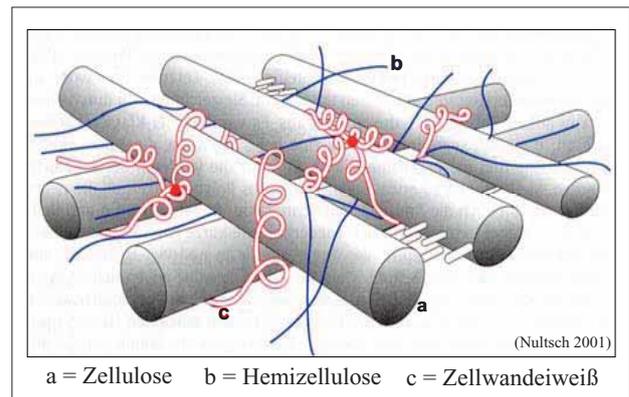


Abbildung 1: Modell der Gerüstsubstanzen (nach NULTSCH 2001) – Grundlage der Gerüstsubstanzen sind Zellulosefasern. Diese sind in ein Netz aus Hemizellulose und Zellwandprotein eingebettet.

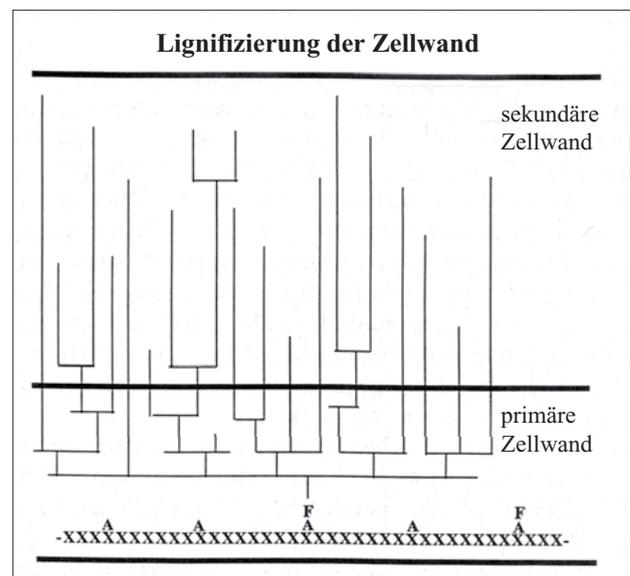


Abbildung 2: Schematische Darstellung der Lignifizierung von Zellwänden des Wiesenfutters (nach JUNG & DEETZ 1993). Lignin-Polymere sind in der Primärzellwand mit Arabinoxyylan über Etherbindungen mit Ferulasäure (F) verankert. Die Ferulasäure ist mit den Arabinose-Substituten (A) des Xylans (X) verestert. Das Lignin-Polymer ist dargestellt durch dünne Linien mit verzweigten, Guajakyl-reichen Regionen und geraden, Syringyl-reichen Abschnitten. Die Primärzellwand ist reicher an Guajakyl-Einheiten als die Sekundärzellwand.

der Zellwand als entscheidender für deren Eigenschaften als die einzelnen Komponenten.

3. Die Verdaulichkeit sinkt durch Lignifizierung

In Abbildung 3 ist der Gehalt an Rohfaser und NEL von Wiesenfutter sowie dessen Verdaulichkeit dargestellt, das aus einer Dauerwiese in Gumpenstein stammt, welche 2, 3 oder 4 mal im Jahr gemäht wurde (GRUBER et al. 2000). Die Verdaulichkeit wurde mit Schafen geprüft.

Werden pro Jahr nur 2 Schnitte durchgeführt, ergeben sich für die einzelnen Aufwüchse lange Vegetationszeiten und der Rohfasergehalt wird sehr hoch (33,1 %). Durch häufigeren Schnitt wird jüngerer Futter geerntet und der Rohfasergehalt sinkt auf 29,1 % (3-Schnitt-Nutzung) bzw. 24,6 % (4-Schnitt-Nutzung). Die Verdaulichkeit der organischen Substanz (d.h. der für das Tier nutzbare Teil des Futters) stieg mit Erhöhung der Nutzungshäufigkeit des Grünlandes von 58,0 auf 65,6 bzw. 72,2 %. Daraus errechnet sich ein Energiegehalt von 4,53, 5,24 und 5,85 MJ NEL pro kg TM. Das wiederum bedeutet, dass mit 1 kg TM eines solchen Futters 1,41, 1,64 oder 1,83 kg Milch erzeugt werden können.

Die Betrachtung der einzelnen Aufwüchse (*Abbildung 4*) zeigt deutlich, dass bei niedriger Nutzungshäufigkeit (2-Schnitt-Nutzung) besonders der 1. Aufwuchs für den geringen Energiegehalt verantwortlich ist (4,34 MJ NEL). Daher ist es zur Erreichung einer hohen Grundfutterqualität

ganz entscheidend, besonders den 1. Aufwuchs rechtzeitig zu mähen. Es ist allerdings auch zu beachten, dass die Intensivierung der Nutzungshäufigkeit den Proteingehalt in stärkerem Maße erhöht als den Energiegehalt. Dadurch kommt es im Pansen zu einem Stickstoff-Überschuss (zur sog. positiven N-Bilanz im Pansen, RNB), da über das Futter mehr Protein in den Pansen herangeführt und von den Mikroben abgebaut wird, als diese auf Grund der Energieversorgung als Bakterienprotein synthetisieren können. Der dadurch im Pansen entstehende Ammoniak muss unter Energieaufwand als Harnstoff entgiftet werden und kann eine der Ursachen für Fruchtbarkeitsprobleme darstellen. Eine über den Bedarf hinausgehende Proteinversorgung beeinflusst die Fruchtbarkeit negativ (JORDAN & SWANSON 1979, FERGUSON & CHALUPA 1989, BUTLER 1998). Die RNB betrug bei den drei Schnitthäufigkeiten (2, 3, 4) 0,4, 1,8 bzw. 3,9 g/kg TM. Für die Fütterung der Milchkühe ergibt sich als Konsequenz, in jungem Stadium geerntetes Grünland-

futter durch energiereiche Grund- bzw. Kraftfuttermittel zu ergänzen (Maissilage, Getreide usw.). Nur unter diesen Bedingungen kann das im Futter enthaltene Protein effizient genutzt und in wertvolles Mikrobenprotein umgewandelt werden.

Ein weiteres Beispiel für den Rückgang der Nährstoffverfügbarkeit im Laufe der Vegetation ist in *Abbildung 5* angeführt (GRUBER et al. 2008a). Es zeigt den Abbau von Wiesenfutter im Pansen von Ochsen während einer Versuchsdauer von 7 Wochen des ersten Aufwuchses. Die potenzielle Abbaubarkeit des Futters im Pansen geht von 82 auf 73 % zurück. Die effektive Abbaubarkeit (unter Berücksichtigung einer Passagerate von 5 % pro Stunde) reduziert sich von 58 auf 47 %. Entscheidend für die Futteraufnahme ist darüber hinaus auch die Geschwindigkeit des Abbaus, denn es kann erst wieder Futter aufgenommen werden, wenn die vorhergehende Mahlzeit von den Mikroben des Pansens verdaut und damit freier Platz für weiteres Futter im Pansen geschaffen wurde. Die Kurven ergeben, dass junges Futter im Ausmaß von 7,5 % pro Stunde fermentiert wird und altes Futter mit einer Rate von nur 5,0 %.

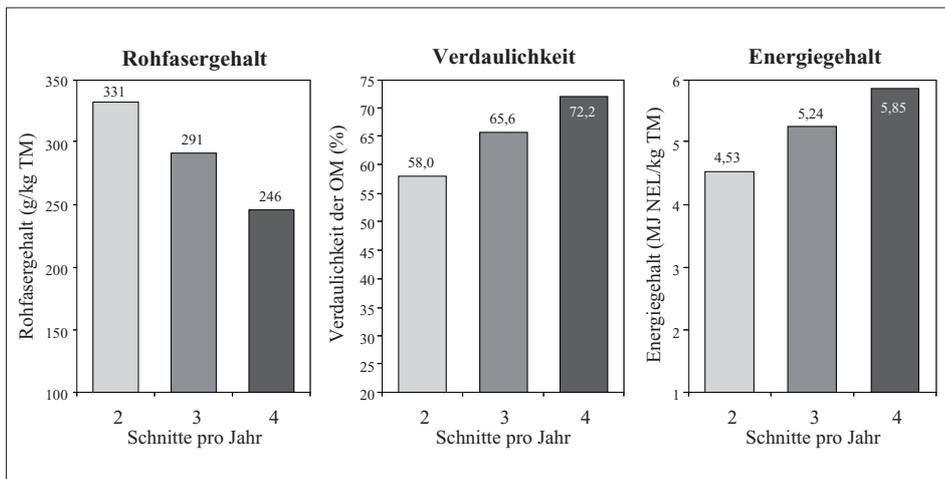


Abbildung 3: Rohfasergehalt, Verdaulichkeit und Energiekonzentration von Wiesenfutter bei unterschiedlicher Nutzungshäufigkeit – im Laufe der Vegetation nimmt der Gehalt an Gerüstsubstanzen zu und deren Verdaulichkeit gravierend ab (nach GRUBER et al. 2000).

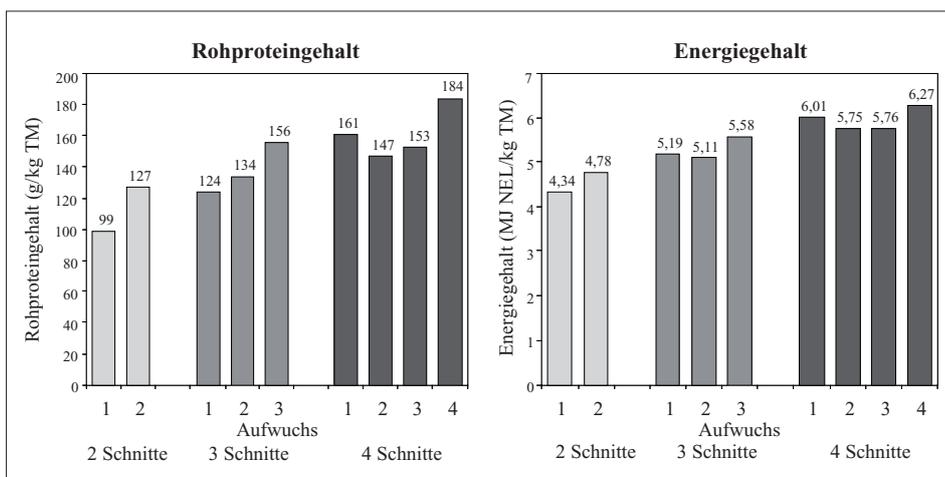


Abbildung 4: Bei niedriger Nutzungshäufigkeit weist besonders der 1. Aufwuchs einen geringen Protein- und Energiegehalt auf – dieser muss daher rechtzeitig geerntet werden, um eine zufriedenstellende Grundfutterqualität zu erreichen. Um bei jung geerntetem Grünlandfutter N-Überschüsse im Pansen zu vermeiden, ist eine Ergänzung mit energiereichem Grund- und Kraftfutter erforderlich (nach GRUBER et al. 2000).

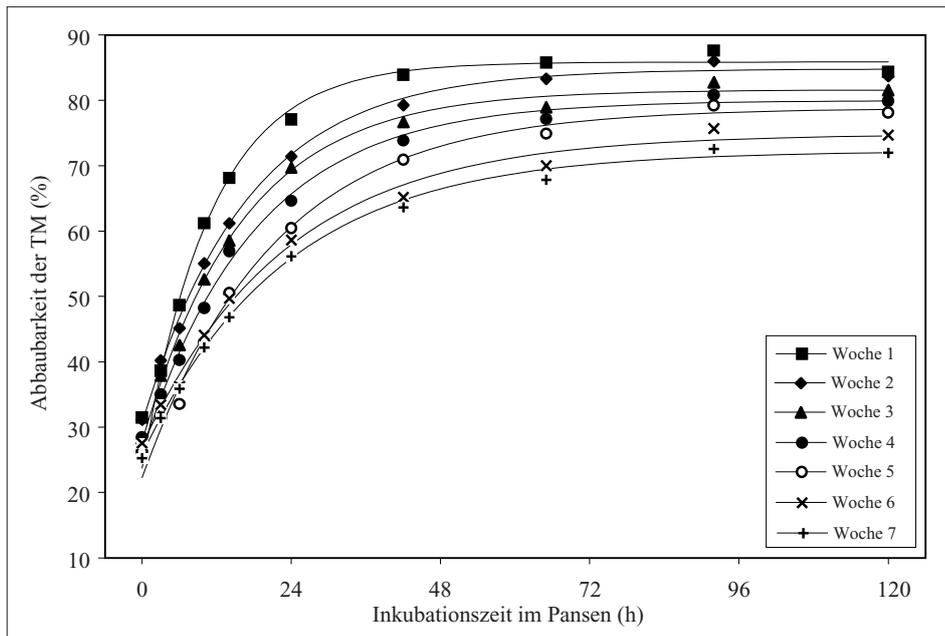


Abbildung 5: Abbau des Futters im Pansen – im Laufe der Vegetation geht sowohl das Ausmaß der Fermentation als auch deren Geschwindigkeit zurück – dadurch vermindert sich auch die Futteraufnahme und in der Folge auch die Milchleistung aus dem Grundfutter (nach GRUBER et al. 2008a).

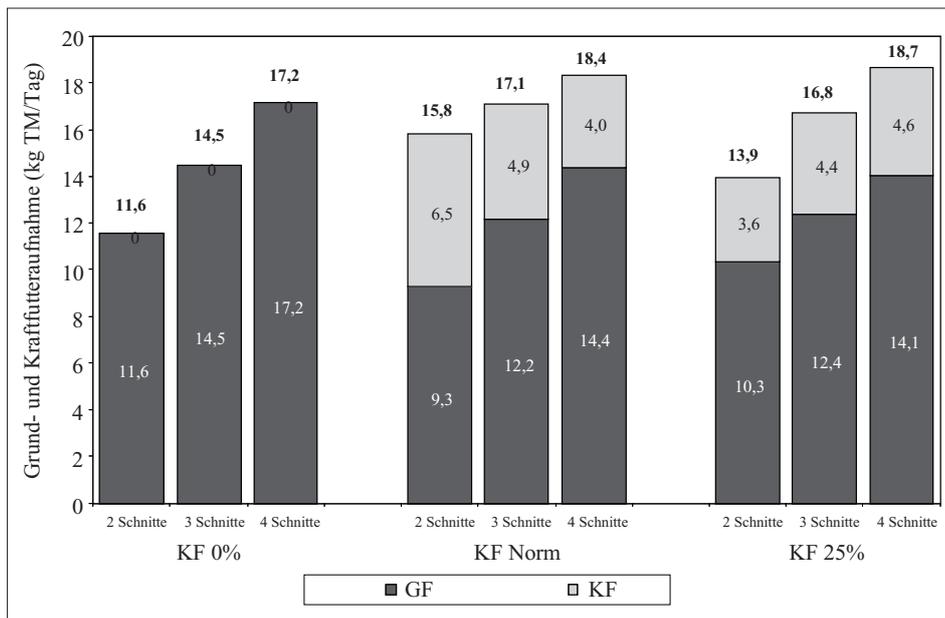


Abbildung 6: Futteraufnahme von Kühen bei 2-, 3- oder 4-Schnittnutzung des Grünlandes und bei 3 Kraftfutterniveaus – Kraftfutter führt zu einem deutlichen Rückgang der Grundfutteraufnahme, sog. Grundfuttermverdrängung (nach GRUBER et al. 2000).

4. Futteraufnahme und Milchleistung sind eine Folge der Grundfutterqualität

Im höheren Milchleistungsbereich wird die Futteraufnahme einer Kuh hauptsächlich über die Füllung ihres Pansens bestimmt, d.h. sie frisst soviel und solange, bis ihr Pansen gefüllt ist. Klarerweise sind es die Gerüstsubstanzen des Futters (und nicht die Zellinhaltsstoffe), die für die Füllung

ihres Pansens verantwortlich sind. Daher entscheidet der Gehalt an Gerüstsubstanzen über die Füllung des Pansens (MERTENS 1994). Von einem Futter mit wenig Gerüstsubstanzen kann folglich mehr Trockenmasse gefressen werden als von Futter mit viel Gerüstsubstanzen, um die gleiche Menge an Faser aufzunehmen. Da Futter mit einem geringeren Gehalt an Faser noch dazu nährstoffreicher ist als älteres Futter (siehe Abbildung 3), ist die Aufnahme an verfügbaren Nährstoffen und Energie noch wesentlich höher als die der Trockenmasse.

In Abbildung 6 und 7 sind die Futteraufnahme und Milchleistung von Kühen dargestellt, die das in Abbildung 3 beschriebene Wiesenfutter (Nutzungshäufigkeit von 2, 3 bzw. 4 Schnitten, als Heu konserviert) in einem langfristigen Fütterungsversuch verzehrt haben, und zwar in einer Gruppe ausschließlich mit Grundfutter und in einer zweiten Versuchsgruppe bei bedarfsgerechter Kraftfutterergänzung (GRUBER et al. 2000). Durch die unterschiedliche Grundfutterqualität ergeben sich verschiedene Kraftfuttermengen.

Ohne Kraftfutter erhöhte sich die Grundfutteraufnahme von 11,6 auf 14,5 bzw. 17,2 kg TM, wenn die Wiese 2, 3 oder 4 mal gemäht wurde, also um 25 bzw. 48 %. Dies ist eine außerordentlich hohe Grundfutteraufnahme, die zeigt, dass das Futter eine hohe Verdaulichkeit und Abbaubarkeit im Pansen hatte.

Um den Energiebedarf entsprechend ihrer Leistung zu decken, war eine Kraftfutterergänzung im Ausmaß von 6,5, 4,9 und 4,0 kg TM erforderlich. Die Gesamtfutteraufnahme erhöhte sich zwar dadurch, doch die Grundfutteraufnahme war geringer (9,3, 12,2 bzw. 14,4 kg TM). Diese sog. Grundfuttermverdrängung hat ihre Ursache einerseits durch den von Kraftfutter verursachten Rückgang des pH-Wertes im Pansen und andererseits durch die mit dem Kraftfutter zugeführten Energiemengen, die eine physiologische Sät-

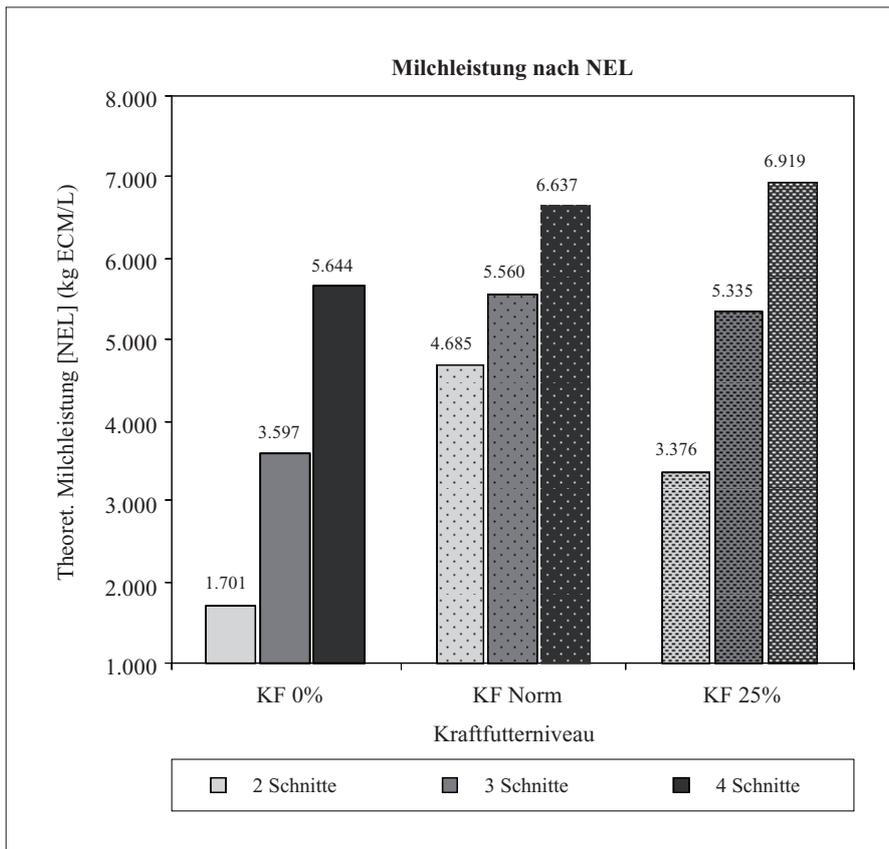


Abbildung 7: Milchleistung von Kühen bei 2-, 3- oder 4-Schnittnutzung des Grünlandes und bei drei Kraftfutterniveaus – die volle Wirkung der Grundfutterqualität kommt vor allem bei geringer Kraftfütterergänzung zum Tragen. Auch durch hohe Kraftfüttergaben kann niedrige Grundfutterqualität nicht wettgemacht werden (nach GRUBER et al. 2000).

Tabelle 1: Richtwerte für den Nährstoffgehalt von Grassilage und Heu (GRUBER et al. 2008b)

		Heu		Grassilage	
		1. Aufwuchs	Folgeaufwüchse	1. Aufwuchs	Folgeaufwüchse
TM	g/kg FM	> 870	> 870	300 – 400	300 – 400
RP	g/kg TM	100 – 120	120 – 140	140 – 160	150 – 170
nXP	g/kg TM	110 – 125	120 – 135	130 – 140	127 – 135
RNB	g/kg TM	-1,8 – 0,0	0,5 – 2,0	3,3 – 3,8	4,6 – 5,7
RFA	g/kg TM	270 – 290	250 – 270	220 – 270	220 – 260
RA	g/kg TM	70 – 85	85 – 95	90 – 100	100 – 110
ME	MJ/kg TM	9,4 – 9,7	9,2 – 9,5	9,7 – 10,1	9,3 – 9,6
NEL	MJ/kg TM	5,4 – 5,7	5,3 – 5,6	5,8 – 6,1	5,5 – 5,8

TM = Trockenmasse, XF, XA = Rohfaser, Rohasche

XP, nXP, RNB = Rohprotein, nutzbares Rohprotein, ruminale Stickstoffbilanz

ME, NEL = umsetzbare Energie, Nettoenergie Laktation

tigung der Kuh nach sich ziehen und dadurch die Grundfutteraufnahme verringern (FAVERDIN et al. 1991). Trotz höheren Kraftfutteranteils war die Gesamtfutteraufnahme bei 2-Schnitt-Nutzung geringer als bei höherer Nutzungsfrequenz.

Die Milchleistung zeigt ein der Futteraufnahme entsprechendes Bild. Ohne Kraftfutter betrug die nach NEL mögliche Milchleistung 1.701, 3.597 bzw. 5.644 kg ECM (unter praktischen Verhältnissen wäre das Grundfutter der

2-Schnitt-Nutzung nicht für Milchkühe geeignet und verursacht eine zu hohe Fettmobilisation). Unter den Bedingungen bedarfsgerechter Kraftfütterergänzung gaben die Kühe 4.685, 5.560 bzw. 6.637 kg Milch. Dieses Ergebnis zeigt sehr deutlich, dass sich niedrige Grundfutterqualitäten nicht für die Milcherzeugung eignen und auch durch hohe Kraftfüttergaben nicht wettmachen lassen. Für hohe Milchleistungen sind eine hohe Grundfutterqualität und entsprechende Kraftfüttergaben erforderlich.

In Tabelle 1 sind die Richtwerte für den Nährstoffgehalt von Grassilage und Heu angeführt, wie sie von der österreichischen Fütterungsberatung empfohlen werden.

5. Kraftfutter nur effizient einsetzen

Wenn Kraftfutter gefüttert wird, dann ist die Grundfütterverdrängung zu beachten. Die Grundfütterverdrängung durch Kraftfutter variiert je nach Rationstyp, Energiebilanz und Laktationsstadium der Kuh zwischen 0,3 und 0,9 kg (FAVERDIN et al. 1991).

Bei geringer Milchleistung kann je 1 kg TM Kraftfutter nur eine Milchleistungssteigerung von etwa 0,4 bis max. 1,0 kg erwartet werden. Erst bei hoher Milchleistung und damit verbundener negativer Energiebilanz kann je kg gefüttertem Kraftfutter eine Zunahme der Milchleistung um 1,0 bis maximal 2,3 kg erwartet werden (COULON & REMOND 1991, GRUBER 2007). Dies zeigen auch die in Gumpenstein durchgeführten Fütterungsversuche zum Einfluss der Grundfutterqualität und des

Kraftfutterniveaus auf die Milchleistung (GRUBER et al. 1995, GRUBER et al. 2000, siehe Abbildung 8).

In der Praxis ist daher ab dem 150. bis 200. Laktationstag fast immer eine geringe Kraftfüttereffizienz gegeben. Hier muss daher die Kraftfüttereinsatzhöhe sehr kritisch geprüft werden, weil durch das Kraftfutter sehr viel Grundfutter aus der Ration verdrängt wird und die Effizienz des Kraftfutters gering ist.

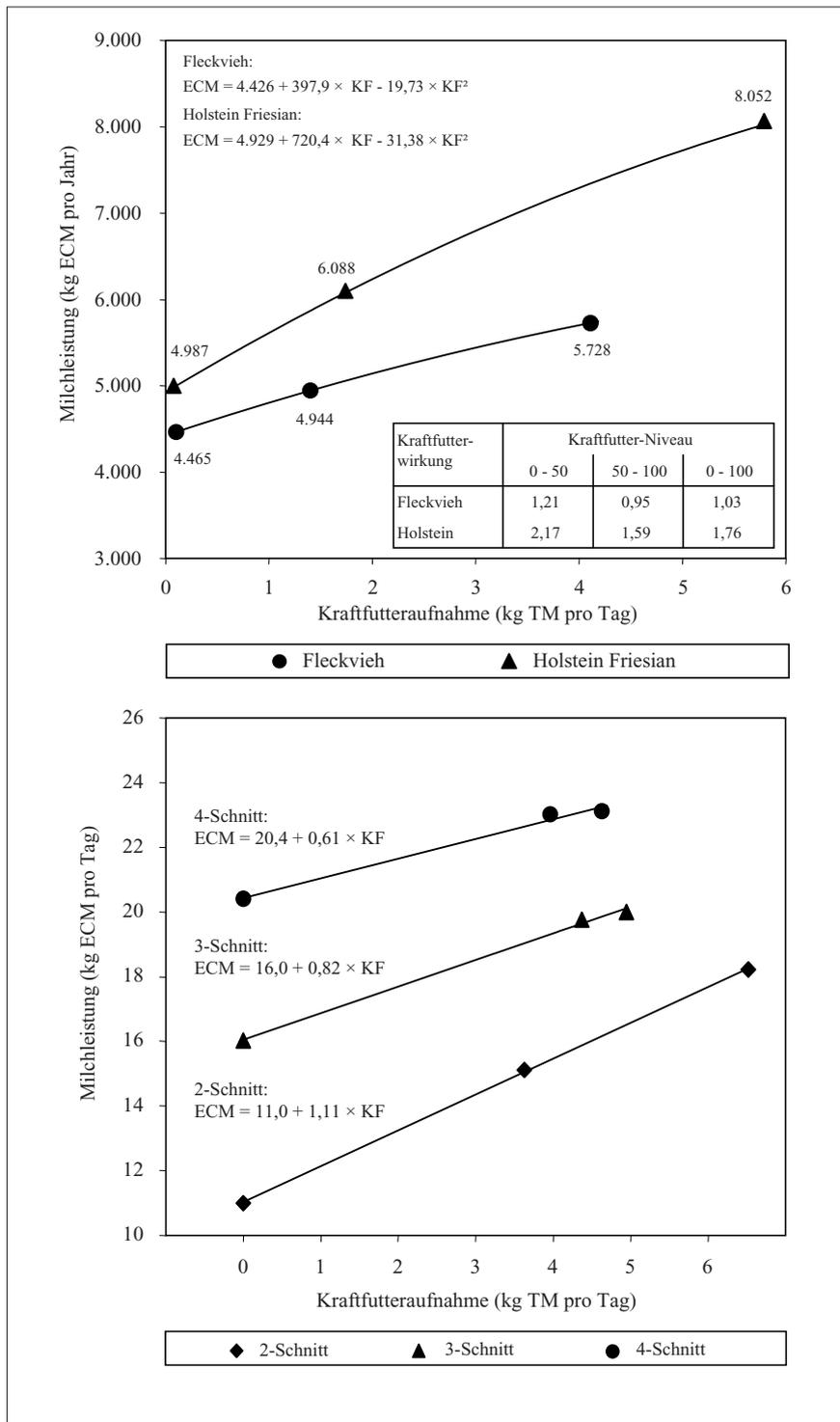


Abbildung 8: Effizienz des Kraftfuttereinsatzes in Abhängigkeit von Milchleistungspotenzial und Grundfutterqualität (nach GRUBER 2007) – die Wirkung des Kraftfutters auf die Milchleistung hängt letztlich ab vom Energieversorgungsgrad der Milchkuh. Ist dieser niedrig (d.h. bei Energiedefizit), wird die über Kraftfutter zusätzlich zugeführte Energie gut verwertet und in Milch umgewandelt. Energiedefizite treten eher auf bei hohem Leistungspotenzial der Kühe und bei niedriger Grundfutterqualität. Bei hohem Energieversorgungsgrad (d.h. Energieüberschuss) ist das Leistungspotenzial der Milchkuh erreicht und die über Kraftfutter zugeführte Energie kann nicht mehr in Milchleistung sondern nur als Körperansatz umgewandelt werden. Energieüberschuss tritt auf bei niedrigem Leistungspotenzial der Kühe und bei hoher Grundfutterqualität.

6. Literatur

BERG, J.M., J.L. TYMOCZKO und L. STRYER, 2003: Biochemie. 5. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag Gustav Fischer. 1153 S.

BUTLER, W.R., 1998: Review: effect of protein nutrition on ovarian and uterine physiology in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 81, 2533-2539.

CHESSON, A., 1993: Mechanistic models of forage cell wall degradation. In: *Forage Cell Wall Structure and Digestibility. International Symposium on Forage Cell Wall Structure and Digestibility (Madison, Wisconsin, USA, 1991)*. Editors: H.G. Jung et al. ASA-CSSA-SSSA. 347-376.

COULON, J.B. und B. REMOND, 1991: Variations in milk output and milk protein content in response to the level of energy supply to the dairy cow: a review. *Livest. Prod. Sci.* 29, 31-47.

FAVERDIN, P., J.P. DULPHY, J.B. COULON, R. VERITE, L.P. GAREL, L. ROUEL und B. MARQUIS, 1991: Substitution of roughage by concentrates for dairy cows. *Livest. Prod. Sci.* 27, 137-156.

FERGUSON, J.D. und W. CHALUPA, 1989: Impact of protein nutrition on reproduction in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 72, 746-766.

GRUBER, L., R. STEINWENDER und W. BAUMGARTNER, 1995: Einfluß von Grundfutterqualität und Kraftfutterniveau auf Leistung, Stoffwechsel und Wirtschaftlichkeit von Kühen der Rasse Fleckvieh und Holstein Friesian. Bericht 22. Tierzuchttagung BAL Gumpenstein, 9.-10. Mai 1995, 1-49.

GRUBER, L., A. STEINWIDDER, T. GUGGENBERGER, A. SCHAUER, J. HÄUSLER, R. STEINWENDER und B. STEINER, 2000: Einfluss der Grünlandbewirtschaftung auf Ertrag, Futterwert, Milcherzeugung und Nährstoffausscheidung. Bericht 27. Viehwirtschaftliche Fachtagung BAL Gumpenstein, 6.-8. Juni 2000, 41-88.

GRUBER, L., 2007: Einfluss der Kraftfuttermenge auf Futteraufnahme und Leistung von Milchkuhen. Bericht 34. Viehwirtschaftliche Fachtagung HBLFA Raumberg-Gumpenstein, Irdning, 19.-20. April 2007, 35-51.

GRUBER, L., M. URDL und A. SCHAUER, 2008a: Ruminaler Abbau der Trockenmasse *in situ* und Gehalt an Gerüstsubstanzen von Wiesenfutter während der

- Vegetation. Proceedings of the 17th International Science Symposium on Nutrition of Domestic Animals "Zadavec-Erjavec Days", Radenci, 13.-14. November 2008, 174-182.
- GRUBER, L., A. STEINWIDDER und R. RESCH, 2008b: Hohe Grundfutterqualität bleibt unersetzbar. Der Fortschrittliche Landwirt 86 (Heft 9), 16-19.
- JORDAN, E.R. und L.V. SWANSON, 1979: Effect of crude protein on reproductive efficiency, serum total protein, and albumin in the high-producing dairy cow. J. Dairy Sci. 62, 58-63.
- JUNG, H.G. und G.C. FAHEY, 1983a: Nutritional implications of phenolic monomers and lignin: a review. J. Anim. Sci. 57, 206-219.
- JUNG, H.G. und G.C. FAHEY, 1983b: Interactions among phenolic monomers and *in vitro* fermentation. J. Dairy Sci. 66, 1255-1263.
- JUNG, H.G. und K.P. VOGEL, 1986: Influence of lignin on digestibility of forage cell wall material. J. Anim. Sci. 62, 1703-1712.
- JUNG, H.G., 1989: Forage lignins and their effects on fiber digestibility. Agron. J. 81, 33-38.
- JUNG, H.G. und D.A. DEETZ, 1993: Cell wall lignification and degradability. In: Forage Cell Wall Structure and Digestibility. International Symposium on Forage Cell Wall Structure and Digestibility (Madison, Wisconsin, USA, 1991). Editors: H.G. Jung et al. ASA-CSSA-SSSA. 315-346.
- MENKE, K.-H. und W. HUSS, 1987: Tierernährung und Futtermittelkunde. 3. Auflage, Verlag UTB Ulmer Stuttgart, 424 S.
- MERTENS, D.R., 1994: Regulation of forage intake. In: Forage Quality, Evaluation, and Utilization. National Conference on Forage Quality, Evaluation, and Utilization (Lincoln, Nebraska, USA, 1994). Editors: G.C. Fahey et al. ASA-CSSA-SSSA. 450-493.
- NULTSCH, W., 2001: Allgemeine Botanik. 11. Auflage, Georg Thieme Verlag Stuttgart New York, 663 S.
- OESTMANN, A., K.-H. SÜDEKUM, K. VOIGT und M. STANGASSINGER, 1995: Zur Rolle von Lignin und phenolischen Monomeren in Futtermitteln für Wiederkäuer. I. Vorkommen, Funktionen und Nachweisverfahren. Übers. Tiernährg. 23, 105-131.
- RALPH, J. und R.F. HELM, 1993: Lignin/hydroxycinnamic acid/polysaccharide complexes: synthetic models for regiochemical characterization. In: Forage Cell Wall Structure and Digestibility. International Symposium on Forage Cell Wall Structure and Digestibility (Madison, Wisconsin, USA, 1991). Editors: H.G. Jung et al. ASA-CSSA-SSSA. 201-246.
- SULLIVAN, J.T., 1966: Studies of the hemicelluloses of forage plants. J. Anim. Sci. 25, 83-86.
- SÜDEKUM, K.-H., A. OESTMANN und M. STANGASSINGER, 1995: Zur Rolle von Lignin und phenolischen Monomeren in Futtermitteln für Wiederkäuer. II. Einfluss auf die Verdauung pflanzlicher Gerüstsubstanzen. Übers. Tiernährg. 23, 229-260.
- Van SOEST, P.J., 1964: Symposium on nutrition and forage and pastures: new chemical procedures for evaluating forages. J. Anim. Sci. 23, 838-845.
- Van SOEST, P.J., 1965: Symposium on factors influencing the voluntary intake of herbage by ruminants: voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. J. Anim. Sci. 24, 834-843.
- Van SOEST, P.J., 1967: Development of a comprehensive system of feed analyses and its application to forages. J. Anim. Sci. 26, 119-128.
- Van SOEST, P.J. und J.B. ROBERTSON, 1980: Systems of analysis for evaluating fibrous feeds. In: Standardization of Analytical Methodology for Feeds. Editors: O.J. Pidgeon, C.C. Balch und M. Graham. International Development Research Center Ottawa 1980, 49-60.
- Van SOEST, P.J., 1993: Cell wall matrix interactions and degradation – session synopsis. In: Forage Cell Wall Structure and Digestibility. International Symposium on Forage Cell Wall Structure and Digestibility (Madison, Wisconsin, USA, 1991). Editors: H.G. Jung et al. ASA-CSSA-SSSA. 377-395.
- Van Soest, P.J., 1994: Nutritional Ecology of the Ruminant. 2. Auflage, Cornell University Press, Ithaca und London, 476 S.
- WILSON, J.R., 1993: Organization of forage plant tissues. In: Forage Cell Wall Structure and Digestibility. International Symposium on Forage Cell Wall Structure and Digestibility (Madison, Wisconsin, USA, 1991). Editors: H.G. Jung et al. ASA-CSSA-SSSA. 1-32.