

NDF zur Beschreibung der Struktur der Futtermittel und der Pansenfermentation

NDF for description of the physical structure of the diet and of ruminal fermentation

Leonhard Gruber^{1*}

Zusammenfassung

Pflanzliche Gerüstsubstanzen sind heterogen und komplex zusammengesetzt (Einfluss von Species und Vegetationsstadium). Zellulose, Hemizellulose und Lignin sind die drei wichtigsten Komponenten, weiters noch Zellwandprotein, Mineralstoffe und Cuticula. „Faser“ ist polymere Substanz, die Verdauungsenzyme der Wirbeltiere nicht spalten kann. Zellulose ist Polysaccharid aus Tausenden Glukosemolekülen, die unter Wasserabspaltung in β -1–4-glukosidischer Bindung miteinander verbunden sind. Die β -Stellung der OH-Gruppe am C₁-Atom bedingt lineare Anordnung der polymerisierten Moleküle zu Ketten. Die Hemizellulosen sind eine heterogene Gruppe von nichtzellulosischen Polysacchariden (Pentosane und Hexosane, Hauptmasse der Zellwandmatrix, stark mit Lignin assoziiert). Pektin (Polymer aus sauren Polysacchariden; Galakturonsäure) ist Hauptmasse der Interzellularsubstanz, bes. in Mittellamelle. Lignine sind Mischpolymere aus Phenylpropanen (Cumaryl-, Coniferyl- und Sinapyl-Alkohol), Vernetzung zu dreidimensionalem Gitter und Durchdringen der Zellwand. Lignin ist verantwortlich für verminderte Verdaulichkeit der Zellwand. Die Zellwand besteht aus mehreren Schichten (Mittellamelle vorwiegend aus Pektin, Primärzellwand aus Hemizellulose, Sekundärzellwand aus Zellulose). Lignin-Polymere sind in der Primärzellwand über Ether- und Ester-Bindungen der Ferulasäure mit Arabinoxylan verankert.

Die Analyse der Gerüstsubstanzen erfolgt mit Neutral-Detergenz-Lösung (Na-Lauryl-Sulfat, EDTA). Die Analyse der Gerüstsubstanzen nach Detergenzien-Methode ist ein großer Fortschritt, da dadurch Auftrennung der Kohlenhydrate in Faser- und Nichtfaser-Kohlenhydrate möglich wird. Die Trennung ist in der Ernährung der Wiederkäuer sehr wichtig. Dagegen werden in der Rohfaser-Analyse (ungeeignete Lösungsmittel) gewisse Anteile der Gerüstsubstanzen (Hemizellulose und Teile des Lignins) gelöst und dadurch nicht zutreffend den Nichtfaser-Kohlenhydraten zugeordnet. Eine Umrechnung von Rohfaser in Gerüstsubstanzen ist streng genommen nicht möglich (Lösung von Faserbestandteilen im Rahmen der Rohfaser-Analyse in den einzelnen botanischen Artengruppen unterschiedlich).

Abstract

Plant structural carbohydrates (SC) are heterogeneous and have a complex composition, influenced by plant species and stage of vegetation. Cellulose, hemicellulose and lignin are the most important components. Cell wall protein, minerals and cuticular are also present in smaller amounts. Fibre encompasses polymer substances which cannot be split by vertebrates' digestive enzymes. Cellulose is a polysaccharide made up of thousands of glucose molecules bound together in a β -1–4-glucosidic linkage. The β -position of the OH-group at the C₁-atom determines that polymerized molecules are mainly ordered in linear chains. Hemicelluloses are a heterogeneous group of non-cellulosic polysaccharides (pentosans and hexosans; main portion of the cell wall matrix, associated with lignin). Pectin, a polymer made up of various acidic polysaccharides (galactouronic acid), is the main component of the intercellular substance and is found mainly in the middle lamella. Lignins are a mix of polymers from phenylpropanes (cumaryl, coniferyl and sinapyl alcohols), which form a three dimensional linked structure to penetrate the cell wall. In the cell wall, lignin is formed by highly condensed phenylpropane fractions. Lignin is responsible for reduced digestibility of cell walls. The cell wall consists of several layers (the middle lamella consisting mostly of pectin, primary cell wall consisting of hemicellulose, secondary cell wall consisting of cellulose). In the primary cell wall lignin polymers are linked with arabinoxylan through ether and ester bondages of the ferulic acid.

The chemical analysis of SC is carried out by using a neutral-detergent solution (Na-lauryl-sulphate, EDTA). SC analysis by the detergent method represents a major improvement, because it allows the separation of fibre and non-fibre carbohydrates. This precise distinction is of great relevance in ruminant nutrition. In contrast, in the crude fibre procedure certain SC constituents (hemicellulose and lignin fractions) are dissolved due to the use of improper solvents, and therefore erroneously added to the non-fibre carbohydrates. Strictly speaking, it is not possible to calculate SC from crude fibre because the extent to which fibre fractions from the various botanical groups of species are dissolved varies greatly.

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

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

Im Cornell Net Carbohydrate and Protein System erfolgt die Trennung in Faser- und Nichtfaser-Kohlenhydrate mit der Detergenzien-Methode (NDF und ADL wichtig). Auch die Aufteilung des Proteins in 5 Fraktionen erfordert eine Analyse von NDF und ADF sowie des darin enthaltenen N (im Pansen mittel, schwer und unabbaubare Anteile des XP). Für eine Beurteilung der Wiederkäuergerechtheit und der Versorgung mit „Struktur“ ist physikalisch effektive NDF ein geeigneter Parameter, da er die tatsächliche und strukturwirksame Faser gut beschreibt. NDF bestimmt die Füllung des Pansens (wichtig für Regulation der Futteraufnahme).

Schlagwörter: Gerüstsubstanzen, chemische Zusammensetzung, Analyse, Fermentation, Faserversorgung

The Cornell Net Carbohydrate and Protein System (CNCPS) differentiates between fibre and non-fibre carbohydrates based on detergent method (major role of NDF and ADL). Division of protein into 5 fractions also requires the analysis of NDF and ADF, as well as of the N that is associated with these fibre constituents. This includes the protein fractions that are degraded in the rumen at medium and slow rates, as well as non-degradable protein. NDF includes the total fibre and can therefore be used as a means to judge the fibre supply and the fulfilment of fibre requirements of the ruminant animal. NDF supply also plays an important role in feed intake regulation by affecting rumen fill.

Keywords: Cell wall constituents, chemical composition, analysis, fermentation, fibre supply

1. Einleitung

Kohlenhydrate sind die primären Syntheseprodukte der pflanzlichen Photosynthese und bilden den größten Anteil der organischen Masse auf der Erde. Bei der Photosynthese wird die Strahlungsenergie des Sonnenlichtes absorbiert und in die Form einer chemischen Bindung überführt (in erster Linie Kohlenhydrate). In chemischer Hinsicht wird Wasser unter Freisetzung von elementarem Sauerstoff oxidiert, der abgespaltene Wasserstoff auf Kohlendioxid übertragen und als metastabile C-Verbindung festgelegt. Die für die Trennung von Wasserstoff und Sauerstoff erforderliche und in der chemischen Bindung der Syntheseprodukte enthaltene Energie wird von den Organismen im Stoffwechsel im Wege der Dissimilation genutzt, wobei neben dem Energiegewinn wieder Wasser und Kohlendioxid entstehen (NULTSCH 2001). Durch Polymerisation der Hexosen entstehen die Polysaccharide, die je nach Bindungsform entweder Speicherfunktion (Stärke) haben oder als wichtiger Bestandteil der Gerüstsubstanzen (Zellulose) dienen.

Die **Gerüstsubstanzen** sind sehr heterogen und komplex zusammengesetzt, wobei die Pflanzenspecies 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 (Kutin, Suberin, Wachse) vor sowie Pektin, Gummi und Galaktane (VAN SOEST 1994). Unter dem Begriff „Faser“ werden die polymeren Substanzen verstanden, die von den Verdauungsenzymen der Wirbeltiere nicht gespalten werden können (VAN SOEST & ROBERTSON 1980).

2. Chemische Grundlagen

Kohlenhydrate

Kohlenhydrate sind primäre Oxidationsprodukte von mehrwertigen Alkoholen (KARLSON et al. 2005), wobei durch Dehydrierung die sog. Carbonyl-Gruppe (Oxo-Gruppe, C=O) entsteht. Sie ist die funktionelle Gruppe der Kohlenhydrate und bestimmt im Wesentlichen deren chemische Eigenschaften (NULTSCH 2001). Die Monosaccharide

Glukose, Galaktose und Mannose unterscheiden sich nicht in ihrer Summenformel ($C_6H_{12}O_6$), wohl aber durch die Position des oxidierten C-Atoms (C_1) und die sterische Anordnung der OH-Gruppen an den C-Atomen C_2 , C_3 und C_4 . Dadurch ergeben sich unterschiedliche chemische Eigenschaften dieser Zucker. Die Stellung der OH-Gruppe am C_1 -Atom wird durch α oder β gekennzeichnet. Die α -Position bedeutet, dass sich die OH-Gruppe von C_1 auf gleicher Ebene wie in C_4 befindet, in der β -Position auf der gegenüberliegenden Seite (BERG et al. 2003). Dieser scheinbar geringe Unterschied ist biologisch von großer Bedeutung (daher Unterscheidung in α - und β -Glukose) und führt zu gänzlich unterschiedlichen Eigenschaften der bei der Polymerisation entstehenden Polysaccharide Stärke (α -glukosidische Bindung) und Zellulose (β -glukosidische Bindung). Neben Art der Bindung (α bzw. β) beeinflussen innermolekulare Kräfte (durch die sterische Anordnung der Substituenten, nämlich äquatorial bzw. axial), die Bindungen zwischen den Ketten, das Molekulargewicht und das Lösungsmedium das Ausmaß und die Geschwindigkeit, mit der Polysaccharide durch Säuren oder Enzyme hydrolysiert werden können (VAN SOEST 1994). In ernährungsphysiologischer Hinsicht ist die Chemie der Kohlenhydrate somit vorwiegend eine Beschreibung des Abbaues der Struktur- und Nichtstruktur-Kohlenhydrate und der Faktoren, die deren Verfügbarkeit für Tiere und Mikroben beeinflussen.

Die **Zellulose** ist ein Polysaccharid, das aus mehreren tausend Glukosemolekülen besteht. Ein Glukosemolekül beansprucht etwa 0,5 nm; dies ergibt eine Moleküllänge von etwa 7,5 μ m (NULTSCH 2001). Im Prinzip ist der Grundbaustein von Zellulose das Disaccharid Zellobiose, bestehend aus zwei Glukose-Molekülen, die unter Wasserabspaltung in β -1-4-glukosidischer Bindung miteinander verbunden sind. Die β -Stellung der OH-Gruppe am C_1 -Atom bestimmt die Anordnung des zweiten Glukose-Moleküls (*Abbildung 1*). 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 -glukosidischen Bindung der

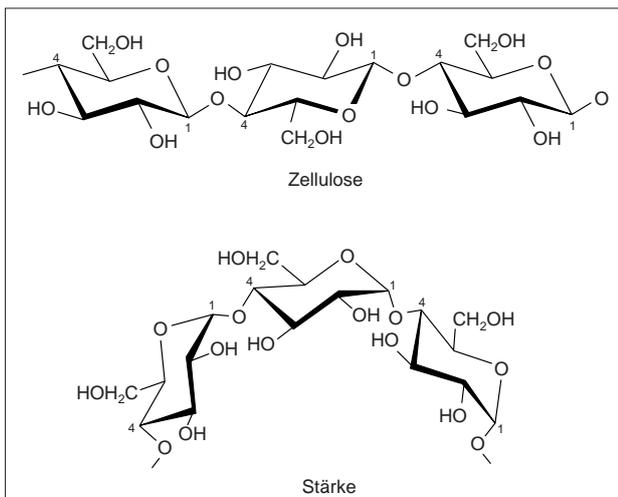


Abbildung 1: Darstellung von Zellulose (β -1-4-Bindung) und Stärke (α -1-4-Bindung) (nach NULTSCH 2001, KARLSON et al. 2005)

Maltose (Grundbaustein der Stärke) zwischen den beiden Glukose-Molekülen ein Winkel (*Abbildung 1*). Dies führt zu einer völlig unterschiedlichen Anordnung und damit biologischen Funktion der aus diesen Disacchariden gebildeten Polysaccharide Zellulose (aus Zellobiose) bzw. Stärke (aus Maltose). Durch die β -glukosidische 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 -glukosidische Bindung ist das Stärkemolekül nicht langgestreckt, sondern regelmäßig schraubig in Spiralform 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. Daher ist Stärke der am weitesten verbreitete Reservestoff der Pflanzen. Die Enzyme zur Verknüpfung bzw. Spaltung sind für die α - bzw. β -glukosidische Bindung spezifisch. Wirbeltiere haben kein eigenes Enzymsystem zur Spaltung der β -glukosidischen Bindung der Gerüstkohlenhydrate, sodass Wiederkäuer auf die Symbiose mit ihren Pansenmikroben angewiesen sind. Die Verdaulichkeit der Zellulose hängt stark von deren Lignifizierung ab.

Die **Hemizellulosen** sind eine heterogene Gruppe von nichtzellulosischen Polysacchariden (Zellulosane). 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 bilden die Hauptmasse der Zellwandmatrix (Grundsubstanz) und erscheinen im elektronenmikroskopischen Bild strukturlos. Die Zusammensetzung der Hemizellulosen hängt stark von der Pflanzenspecies 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 die Hemizellulose (SULLIVAN 1966).

Die **Pektine** bilden die Hauptmasse der Interzellularsubstanz, sie kommen besonders in der Mittellamelle vor (NULTSCH 2001). Sie sind Polymere 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. Zusätzlich sind Galaktose und Arabinose vorhanden. Die Unterscheidung zwischen Hemizellulose und Pektinen ist nicht ganz klar, ein wichtiges Kriterium ist die Löslichkeit. Pektine sind 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 der Pektine ausmacht. Es ist gelartig, sehr plastisch und hydrophil. Pektine sind im Pflanzenreich bei den Dikotyledonen wesentlich häufiger anzutreffen als bei den Einkeimblättrigen.

Die **Lignine** sind Mischpolymere aus Phenylpropanen (Cumaryl-, Coniferyl- und Sinapyl-Alkohol), die sich zu einem dreidimensionalen Gitter vernetzen und so die Zellwand durchdringen (NULTSCH 2001). Der Anteil der drei Phenylpropane hängt von der Pflanzenspecies ab. VAN SOEST (1994) gibt für Gräser 22 % Cumaryl-Alkohol, 44 % Coniferyl-Alkohol und 34 % Sinapyl-Alkohol an, für Luzerne entsprechend 7, 39 bzw. 54 %. 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, dreidimensionale Struktur, hauptsächlich aus Ether- und C-C-Bindungen zwischen den Phenylpropanen. Dies macht Lignin sehr widerstandsfähig gegen eine Hydrolyse. 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). Zwischen dem Kernlignin und den Gerüstkohlenhydraten (Hemizellulosen, sehr wahrscheinlich jedoch nicht Zellulose) erfolgt eine Quervernetzung 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 bezeichnet (JUNG 1989). 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, Truxillsäure). Lignin ist der Hauptfaktor, der die Verfügbarkeit der pflanzlichen Zellwand für Pflanzenfresser und anaerobe Verdauungssysteme begrenzt (VAN SOEST 1994). Die Zellinhaltsstoffe (Zucker, Stärke, 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. Freie Phenole senken die Futteraufnahme und behindern mehrere Wirbeltier-Enzyme *in vitro* (JUNG & FAHEY 1983). Auch Lignin behindert mikrobielles Wachstum und die enzymatische Verdauung. Obwohl Lignin nur mit Hemizellulosen chemische Bindungen eingeht, ist Zellulose im gleichen Ausmaß von der Reduktion der Verdaulichkeit betroffen (JUNG & VOGEL 1986). Die Wirkung des Lignins bei der Minderung der Verdaulichkeit besteht in der räumlichen Behinderung des Zutritts der Enzyme zum Lignin-Kohlenhydrat-Komplex. 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 morphologische Zusammensetzung 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. Bei einer annähernd gleichen Verdaulichkeit von 60 % hat VAN SOEST (1964) bei Gräsern einen Ligningehalt von 4,9 % und bei Luzerne von 7,6 % festgestellt. Der Anteil des Lignins an den Gerüstsubstanzen ist bei Leguminosen signifikant höher als bei Gräsern. Doch der Gehalt an Hemizellulose ist bei ähnlichem Gehalt an Zellulose bei den Leguminosen niedriger.

Zellwand

Die **Zellwand** besteht aus mehreren Schichten, nämlich aus der Mittellamelle, der Primär-, Sekundär- und Tertiärwand (WILSON 1993). Die Mittellamelle bildet die Grenze zwischen benachbarten Zellen und ist der Ausgangspunkt für das Zellwachstum. Sie besteht vorwiegend aus Pektinen. Die Primärzellwand wird angelegt, wenn sich die Zellen teilen; sie besteht vorwiegend aus Hemizellulose und relativ wenig Zellulose. Die Primärzellwand ist elastisch und verformbar, was ein Wachstum der Zellen ermöglicht (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, die in sog. Fibrillen angeordnet ist. 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 H₂-Brückenbindungen 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 2*). 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 selbständiges 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 Polymere innerhalb der Zellwand. Das gilt besonders für Pektin-Polysaccharide. JUNG und 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 (*Abbildung 3*). 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

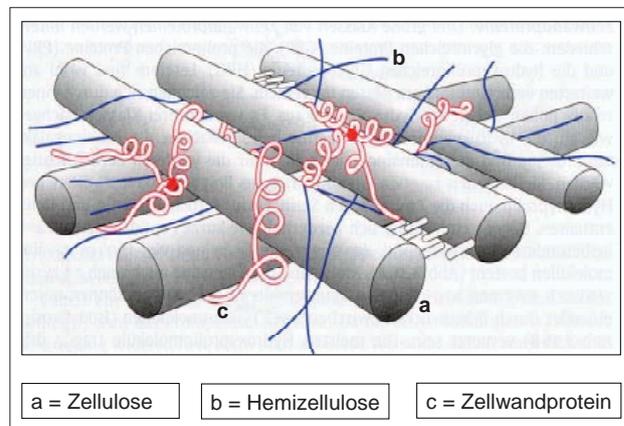


Abbildung 2: **Modell der Zellwand nach ALBERSHEIM** (nach NULTSCH 2001)

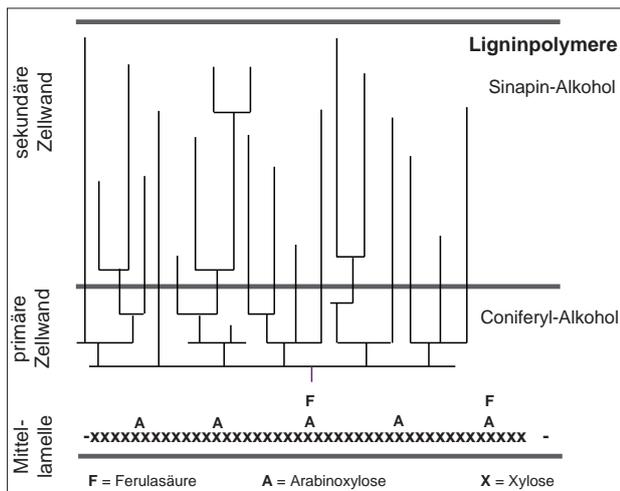


Abbildung 3: Modell der Zellwand-Lignifizierung (nach JUNG und DEETZ 1993)

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 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 reduzierte Verdaulichkeit eintritt. Dies stimmt auch gut mit der Beobachtung überein, dass Primärzellwand und Mittellamelle von Pansenmikroben nicht angegriffen werden, wohingegen die Sekundärzellwand zum Teil abgebaut wird, obwohl auch diese lignifiziert ist (ENGELS 1989; zit. nach JUNG u. DEETZ 1993). 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. Nichtkern-Lignin-Phenole, die nur mit Polysacchariden verestert, jedoch nicht mit Kern-Lignin quer vernetzt sind (d.h. Ferulasäure), können durch die räumliche Behinderung der Polysaccharidasen nur die Abbaurate der Gerüstkohlenhydrate mindern, jedoch nicht deren Ausmaß, da die Esterbindungen letztlich enzymatisch gespalten werden können. Die Ferulasäure, die mit Arabinoxyylan verestert ist, agiert als Ausgangspunkt für die Lignin-Polymerisation. 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 auftritt.

Danach wächst das Lignin-Polymer in die Sekundärzellwand hinein, allerdings bei geringer Quervernetzung mit Arabinoxyylan, womit die stärkere Verdauungsdepression in der Primärzellwand zu erklären 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 und 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 gröbere, 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 Riesenmolekül mit kovalenten Bindungen, die von β -Glukanen über Xylan und Araban zum 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 Nährstoffabbaubarkeit bestimmen, hängen daher vor allem von der Art der Bindung zwischen den chemischen Komponenten ab.

3. Analytik

Die **Weender Analyse** (HENNEBERG & STOHMANN 1864) dient seit vielen Jahrzehnten zur Charakterisierung der Futtermittel. Die Rohfaser entspricht allerdings nicht der tatsächlichen Faser eines Futtermittels, wenn unter dem Begriff „Faser“ die polymeren Substanzen verstanden werden, die von den Verdauungsenzymen der Wirbeltiere nicht gespalten werden können (VAN SOEST & ROBERTSON 1980). Dies führt in der Folge auch dazu, dass der Gehalt an Nichtfaser-Kohlenhydraten falsch eingeschätzt wird, der üblicherweise durch Differenz errechnet wird. Die Ursache liegt in den bei beiden Verfahren sehr verschiedenen Reagenzien, die zu einer unterschiedlichen Lösung der Futterinhaltsstoffe führen. Allen Methoden ist gemeinsam, dass in aufeinander folgenden Schritten der chemischen Behandlung die Nicht-Faserbestandteile gelöst werden und die Faser als Rückstand bestimmt wird.

Rohfaser

Unter **Rohfaser** ist der aschefreie Anteil eines Futtermittels zu verstehen, der nach Behandlung mit verdünnter Säure und Lauge zurückbleibt. Die Probe wird in zwei Schritten jeweils 30 Minuten mit 1,25 % H_2SO_4 und 1,25 % NaOH (oder KOH) gekocht. Danach wird die Probe mit Aceton entfettet und getrocknet sowie verascht (VDLUF 1976). Die Entfettung und Veraschung wird auch bei der Detergenzien-Analyse nach VAN SOEST angewendet. Der organische Anteil des Rückstandes gibt den Gehalt an Rohfaser an. Diese sollte ursprünglich die weniger verdaulichen Kohlenhydrate beschreiben, während unter den N-freien Extraktstoffen – als Differenz errech-

net – die besser verdaulichen Kohlenhydrate verstanden wurden. Zur Zeit von HENNEBERG und STOHMANN (1864) war die Bezeichnung „Holzfaser“ üblich. In ihren „Beiträgen zur Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer“ empfahlen sie die Verwendung des Begriffes „Rohfaser“.

Die Untersuchungen von VAN SOEST (1977) haben allerdings gezeigt, dass die Behandlung der Futtermittel mit Säure und Lauge entsprechend der Rohfaser-Bestimmung nicht den vollständigen Gehalt an „Faser“ zum Ergebnis hat. Vielmehr werden ein Großteil der Hemizellulosen und auch des Lignins gelöst, auch Teile der Zellulose gehen in Lösung. Wie in *Tabelle 1* angeführt, ist das Ausmaß der Lösung von Lignin, Hemizellulosen und Zellulose bei der Rohfaser-Analyse allerdings stark von der Zugehörigkeit zu botanischen Gruppen bzw. von der Pflanzenspecies abhängig. Im Durchschnitt werden vom Lignin bei Leguminosen 30 %, bei Gräsern 82 % und bei anderen Species (vor allem Korbblütler und Doldenblütler) 52 % gelöst. Von den Hemizellulosen gehen 63, 76 bzw. 64 % in Lösung und von der Zellulose 28, 21 bzw. 22 %. Die Rohfaser-Analytik ist also nicht in der Lage, die Gerüstsubstanzen (als Summe von Zellulose, Hemizellulosen und Lignin) eines Futtermittels exakt zu erfassen. Die sehr nachteilige Folge davon ist, dass in den N-freien Extraktstoffen nicht nur hochverdauliche Kohlenhydrate enthalten sind, sondern auch schwer bis unverdauliche Kohlenhydrate und das Lignin. Die Folge davon kann sein, dass die Verdaulichkeit der Rohfaser höher ist als die der N-freien Extraktstoffe (VAN SOEST 1975). Das heißt, die klare und für die Wiederkäuerernährung sehr wichtige Trennung in Faser- und Nichtfaser-Kohlenhydrate war und ist mit der Rohfaser-Bestimmung nicht möglich.

Detergenzien-Faser

Um den tatsächlichen Gehalt der Pflanzen an Faserstoffen, d.h. an unlöslicher Zellwandmatrix, zu bestimmen, hat VAN SOEST die sog. **Detergenzien-Analyse** entwickelt (VAN SOEST 1963a, 1963b, 1964, 1965, VAN SOEST & WINE 1967, GOERING & VAN SOEST 1970). Damit ist auch die zutreffende Trennung der Kohlenhydrate in Faserstoffe (Zellwand) und Nichtfaserstoffe (Zellinhaltsstoffe) möglich (VAN SOEST 1967). Die Zellinhaltsstoffe (lösliche Kohlenhydrate, Stärke, organische Säuren, Protein) sowie Pektin (Mittellamelle) sind mehr oder weniger vollständig verdaulich (90 – 100 %), während die Zellwände nur über die mikrobielle Fermentation in den Vormägen genutzt werden können. Das Ausmaß der Fermentierbarkeit hängt vom

Tabelle 1: Anteile (%) von Lignin, Hemizellulosen und Zellulose, die bei der Rohfaser-Bestimmung in Lösung gehen (VAN SOEST 1977)

Gruppe	Lignin	Hemizellulosen	Zellulose
Leguminosen	30 (8 – 62)	63 (21 – 86)	28 (12 – 30)
Gräser	82 (53 – 90)	76 (64 – 89)	21 (5 – 29)
Andere ¹⁾	52 (10 – 84)	64 (43 – 84)	22 (7 – 32)

¹⁾ hauptsächlich Korbblütler und Doldenblütler

Grad der Lignifizierung ab. Die lignifizierte Fraktion selbst sowie Kutin, Silicium, Tannine etc. sind vollständig unverfügbar (VAN SOEST 1994). Die Detergenzien-Analyse erlaubt auch die Aufteilung der Faser in ihre Hauptkomponenten, nämlich Zellulose, Hemizellulosen und Lignin. Das Haupthindernis, die pflanzlichen Zellwandrückstände aufzubereiten, in denen die unverdaulichen Rückstände enthalten sind, ist die Entfernung des kontaminierenden Proteins. Aus diesem Grund wird bei der Präparation der Rohfaser Natronlauge verwendet. Leider wird dabei aber nicht nur Protein entfernt, sondern auch Hemizellulose und Teile des Lignins. In der von VAN SOEST entwickelten Analyse werden Detergenzien angewendet, die in der Lage sind, lösliche Proteinkomplexe zu bilden, so dass diese auch entfernt werden.

Neutral-Detergenzien-Faser (NDF): Die Gesamtheit der Gerüstsubstanzen, d.h. der Rückstand nach dem Kochen in neutraler Detergenzien-Lösung (NDS, neutral detergent solution) wird als Neutral-Detergenzien-Faser (NDF) bezeichnet. Die Zellinhaltsstoffe werden dadurch gelöst. Die Detergenzien-Lösung besteht aus Na-Lauryl-Sulfat, Ethylen-Diamin-Tetraessigsäure (EDTA) und Triethylen-Glykol sowie den Puffern Na-Borat (Borax) und Na-Dihydrogen-Phosphat zur Einstellung des Milieus (pH = 7). Die genaue Einhaltung eines neutralen pH-Wertes ist entscheidend, da saure oder basische Bedingungen die Faser lösen können. Es ist hierbei ein pH-Bereich von 6,95 bis 7,05 einzuhalten. Ursprünglich wurde die NDF-Methode zur Bestimmung der Gerüstsubstanzen in Grobfuttermitteln konzipiert. Die höheren Stärke-Gehalte in Kraftfuttermitteln stören die NDF-Analyse bzw. führen zu überhöhten NDF-Werten. Daher ist bei hohen Stärkegehalten die Entfernung der Stärke mit einer hitzestabilen Amylase während des Kochprozesses zusätzlich zu Triethylen-Glykol zwingend erforderlich (VAN SOEST et al. 1991). Sowohl die Art der verwendeten Amylase als auch ihre Anwendung während der Analyse beeinflussen den NDF-Wert (MERTENS 2002). Die Verwendung einer hitzestabilen Amylase während des Extraktionsprozesses hat sich als die beste Lösung herausgestellt. Die Verwendung von Amylase bei der Analyse der Gerüstsubstanzen wird mit dem Buchstaben „a“ angegeben, d.h. aNDF. Die NDF-Methode hat seit ihrer Begründung mehrere Modifikationen erfahren. Diese waren erforderlich, da einige Reagenzien aus gesundheitlichen Gründen nicht mehr zulässig waren und da die ursprünglich für Grobfutter entwickelte Methode auch auf Kraftfutter ausgeweitet wurde. Die wesentlichen Modifikationen sind bei VAN SOEST et al. (1991) und MERTENS (2002) beschrieben. Die Terminologie zur Definition der verwendeten NDF-Methode wurde von UDEN et al. (2005) festgelegt.

Pektine werden durch Kochen mit neutralen Detergenzien vollständig gelöst, obwohl sie Bestandteil der Zellwand sind. Dies wird häufig als Schwachpunkt dieses Analyseverfahrens angesehen. Die Lösung des Pektins ist auf die Wirkung des EDTA zurückzuführen. Laut VAN SOEST et al. (1991) nehmen sie allerdings insofern eine Sonderstellung ein, als sie von Pansenmikroben rasch und vollständig abgebaut werden. Dies zeigt, dass sie – im Gegensatz zu Hemizellulose – nicht kovalent mit der lignifizierten Zellwandmatrix verbunden sind. Sie werden daher als Neutral-

Detergenz-lösliche Faser (NDSF, neutral detergent-soluble fiber) bezeichnet (HALL 2003).

Säure-Detergenzien-Faser (ADF): Hemizellulosen sind in neutraler Detergenzien-Lösung (bei pH = 7) vollkommen unlöslich, gehen jedoch bei saurem und basischem pH-Wert leicht in Lösung (VAN SOEST & ROBERTSON 1977). Durch Behandlung der Probe mit dem kationischen Detergenz Cetyl-Trimethyl-Ammonium-Bromid (CTAB) in 1 N H₂SO₄ (Säure-Detergenzien-Lösung, acid detergent solution = ADS) wird Hemizellulose und ein Großteil des Proteins gelöst. CTAB ist eine quartäre Ammonium-Verbindung mit einer langkettigen Alkylgruppe und dient als Komplexbildner. Der Rückstand wird als Säure-Detergenzien-Faser (ADF) bezeichnet. Das im Rückstand noch befindliche Protein (ADIN) ist als für die Pansenmikroben nicht verfügbar anzusehen (KRISHNAMOORTHY et al. 1982). Der Gehalt an Hemizellulose wird durch die Differenz NDF minus ADF rechnerisch ermittelt. Die ADF enthält also nicht mehr die gesamte Faser, sondern dient dazu, diese in Ligno-Zellulose und Hemizellulose aufzuteilen. Die säurelösliche Fraktion enthält vorwiegend Hemizellulose und Zellwandprotein, während der Rückstand Zellulose, Lignin und die am wenigsten verdaulichen Nicht-Kohlenhydrate enthält (VAN SOEST 1994). Bei der ADF-Präparation werden viele Substanzen entfernt, welche die Analyse der Zellwandkomponenten stören. Daher ist der ADF-Rückstand sehr nützlich für die sequenzielle Bestimmung von Lignin, Kutin, Zellulose, unverdaulichem Stickstoff sowie Silicium. Häufig wurde ADF anstelle von Rohfaser analysiert und auch in Regressionsgleichungen zur Vorhersage der Verdaulichkeit herangezogen. Da jedoch die ADF nur einen Teil der Faser darstellt, sind die Beziehungen zwischen ADF und Verdaulichkeit nach VAN SOEST (1994) primär statistischer Natur und beruhen nicht auf den biologischen Zusammenhängen zwischen den Parametern. Die Verdaulichkeit und die Zusammensetzung der Faser wird vielmehr durch die Umweltbedingungen während des Pflanzenwachstums (Temperatur, Licht, Breitengrad, Wasser, Düngung, Boden) bestimmt (VAN SOEST et al. 1978).

Säure-Detergenzien-Lignin (ADL): GIGER (1985) unterscheidet drei Analyseverfahren:

- direkte gravimetrische Methoden durch Lösung der Zellulose (ursprünglich Klason-Methode)
- indirekte gravimetrische Methoden aus der Differenz nach Entfernung des Lignins
- Messung der Absorption in den Lignin-Oxidationsprodukten

Die Klason-Methode besteht im Prinzip aus einer Behandlung mit Lösungsmitteln und einer daran anschließenden Lösung mit 72 % Schwefelsäure (THEANDER & WESTERLUND 1986). Lignin ist der unlösliche Rückstand. Die Klason-Methode wurde ursprünglich für die Holzanalyse entwickelt. Klason-Lignin-Werte sind bei Gräsern üblicherweise 2 – 4 mal höher als ADL-Werte und nur 30 % höher in Leguminosen (JUNG et al. 1997). Diese Autoren haben Klason-Lignin und ADL an einem bezüglich Species und Gehalt an Gerüstsubstanzen breit gestreuten Datenmaterial hinsichtlich deren Beziehung zur Verdaulichkeit der TM und NDF verglichen und festgestellt, dass beide

Analysenmethoden annähernd gleichwertig in der Vorhersage der Verdaulichkeit sind, obwohl die Ligninwerte sich deutlich unterscheiden. Die ADL-Methode besteht aus zwei Schritten. Bei der Präparation mit AD-Lösung (acid detergent, s. ADF) wird Protein durch CTAB und weitere Zellinhaltsstoffe sowie Hemizellulose durch Säure eliminiert. Der ADF-Rückstand wird mit 72 % Schwefelsäure drei Stunden behandelt und Zellulose dadurch gelöst. Der getrocknete, organische Rückstand (festgestellt durch Veraschung) wird als ADLsa (sulfuric acid) bezeichnet. Wird Lignin indirekt bestimmt und durch K-Permanganat gelöst (ADLpm, permanganate), ergibt sich der Ligningehalt aus der Differenz ADF-Rückstand minus dem Kohlenhydratrest (VAN SOEST & WINE 1968). Die indirekten Differenzmethoden laufen Gefahr, dass bei der Oxidation des Lignins auch Nichtlignin-Kohlenhydrate (besonders Reste von Hemizellulosen und Pektin) gelöst werden. Andererseits werden bei der direkten Methode gewisse Komponenten des Lignins gelöst. Dadurch sind ADLpm-Werte etwa 20 % höher als ADLsa-Werte (VAN SOEST & WINE 1968). Die Differenz ADF minus ADL gibt den Gehalt an Zellulose an.

4. Anwendung der Gerüstsubstanzen in der Ernährung von Wiederkäuern

Nachfolgend werden einige wesentliche Aspekte der Wiederkäuer-Ernährung behandelt, welche die Kenntnis des Gehaltes an tatsächlicher Faser voraussetzen. Es geht hierbei um die Charakterisierung der Nährstoffe in Form von Kohlenhydrat- und Protein-Fractionen im Cornell Net Carbohydrate and Protein System (CNCPS), die Quantifizierung der mikrobiellen Fermentation im Pansen (Rumen Submodell des CNCPS) und die Versorgung der Milchkühe mit Faser.

Anwendung der Detergenzien-Analyse im Cornell Net Carbohydrate and Protein System (CNCPS)

Das Cornell Net Carbohydrate and Protein System (CNCPS) wurde in den 1990er Jahren von D.G. FOX und Mitarbeitern an der Cornell University (USA) entwickelt und besteht aus drei Modulen:

- Ruminale Fermentation (RUSSELL et al. 1992)
- Verfügbarkeit der Kohlenhydrate und des Proteins (SNIFFEN et al. 1992)
- Bedarf der Tiere und Rationsbewertung (FOX et al. 1992)

Das CNCPS wurde laufend weiter entwickelt, bisherige Modifikationen sind von FOX et al. (2004) und TYLUTKI et al. (2008) beschrieben. Das CNCPS ist ein mathematisches Modell, das einerseits den Bedarf der Tiere beschreibt und andererseits deren Nährstoffversorgung, und zwar unter Berücksichtigung des Leistungsniveaus und des physiologischen Status sowie der Zusammensetzung des Futters bzw. der Nährstoff-Fractionen. Das CNCPS verwendet Abbau- und Passage-Raten für Kohlenhydrate und Protein, um die Fermentation im Pansen, die mikrobielle Synthese

sowie die post-ruminale Absorption zu beschreiben. Daraus wird die Gesamtversorgung an umsetzbarer Energie und umsetzbarem Protein kalkuliert (FOX et al. 2004).

Fractionen der Kohlenhydrate und des Proteins: Das CNCPS geht davon aus, dass Futtermittel aus Kohlenhydraten, Protein, Fett, Asche und Wasser bestehen. Kohlenhydrate und Protein werden dabei in 4 bzw. 5 Fractionen unterteilt. Diese Unterteilung erfolgt auf der Grundlage unterschiedlicher Abbauraten einzelner Fractionen im Pansen. Mit „A“ gekennzeichnete Fractionen werden im Pansen vollständig und sofort abgebaut. Die Fractionen „B“ werden im Pansen von den Mikroben mit unterschiedlicher Geschwindigkeit abgebaut, während die Fraction „C“ im Pansen nicht abbaubar ist. Der tatsächliche, effektive Abbau der Fraction „B“ hängt entscheidend von deren Passagerate ab (SNIFFEN et al. 1992).

Die **Kohlenhydrate** (CHO) werden in Faser-CHO (FC) und Nichtfaser-CHO (NFC) unterteilt. Die Faser-CHO werden mit der Detergenzien-Methode (nach VAN SOEST) analysiert und bestehen aus Zellulose, Hemizellulose und Lignin. Die Faser-CHO werden in nicht-abbaubare (C) und abbaubare Faser (B₂) unterteilt. Die Nichtfaser-CHO werden als Differenz errechnet und bestehen aus Zucker (A) sowie der Fraction B₁ (Stärke und Pektin). Zuerst werden die CHO rechnerisch durch die Subtraktion Trockenmasse minus Rohprotein (XP), Rohfett (XL) und Rohasche (XA) errechnet. Die nicht-abbaubare Fraction C wird aus ADL × 2,4 ermittelt. Die verfügbare Fraction der FC (B₂, langsame Abbaurate) ergibt sich aus der Differenz FC minus Fraction C, wobei zusätzlich das an NDF assoziierte Zellwandprotein (NDIP = neutral detergent insoluble protein) abziehen ist. Die NFC errechnen sich aus der Differenz CHO minus FC. Die Fractionen B₁ (Stärke und Pektin) und A (Zucker und weitere lösliche CHO) können Tabellen bzw. Literaturdaten entnommen werden. Die Fraction A kann ebenfalls als Differenz (NFC minus B₁) errechnet werden. Die Kohlenhydrat-Fractionen werden wie folgt ermittelt (SNIFFEN et al. 1992):

$$\begin{aligned} \text{CHO} &= \text{TM} - (\text{XP} + \text{XL} + \text{XA}) \\ \text{C} &= \text{ADL} \times 2,4 \\ \text{B}_2 &= \text{NDF} - (\text{NDIP} + \text{C}) \\ \text{FC} &= \text{C} + \text{B}_2 \\ \text{NFC} &= \text{CHO} - \text{FC} \\ \text{B}_1 &= \text{XS} + \text{Pektin} \\ \text{A} &= \text{NFC} - \text{B}_1 \end{aligned}$$

Die Fractionierung der CHO wurde inzwischen verfeinert. LANZAS et al. (2007) unterscheiden dabei 8 Fractionen. Die erweiterte CHO-Fractionierung ermöglicht die Berücksichtigung der Silagequalität und der tatsächlichen Zusammensetzung der NFC-Fraction. Die NFC selbst bestehen aus mehreren Fractionen, die sich im Ausmaß und der Rate ihrer Fermentation unterscheiden, des Weiteren in ihren Fermentationsprodukten sowie in ihrem Beitrag zur mikrobiellen Proteinsynthese und damit letztlich zur Leistung der Tiere (NOCEK & TAMMINGA 1991, HALL & HEREJK 2001). Die Berücksichtigung dieser Fractionen erlaubt eine genauere Einschätzung der flüchtigen Fettsäuren und des pH-Wertes im Panseninhalt, der Versorgung

mit umsetzbarer Energie und umsetzbarem Protein sowie der Futteraufnahme.

4 A-Fractionen: A₁ = Flüchtige Fettsäuren, A₂ = Milchsäure, A₃ = weitere organ. Säuren, A₄ = Zucker

3 B-Fractionen: B₁ = Stärke, B₂ = lösliche Faser, B₃ = abbaubare NDF

1 C-Fraction: C = nicht-abbaubare NDF

Rohprotein wird in 5 Fractionen unterteilt, die unterschiedlichen Proteinabbauraten entsprechen (SNIFFEN et al. 1992). Zuerst wird das lösliche Protein (SolXP) mit einem Phosphat-Borat-Puffer ermittelt. Das darin enthaltene echte („fällbare“) Protein (B₁) wird durch Trichlor-Essigsäure präzipitiert. Der Rest ist NPN (Fraction A). Das in der ADF-Matrix enthaltene Protein (ADIP = acid detergent insoluble protein) wird als nichtverfügbares Protein betrachtet (Fraction C). NDIP (= neutral detergent insoluble protein) minus ADIP stellt das langsam abbaubare Protein dar. Die Fraction B₂ (mittlere Proteinabbaurate) wird als Differenz zum Rohprotein ermittelt. Die Analyse dieser Protein-Fractionen ist bei KRISHNAMOORTHY et al. (1982) sowie LICITRA et al. (1996) beschrieben (Abbildung 4).

Rohprotein = Kjehldal-N × 6,25

$$\text{SolXP} = \text{A} + \text{B}_1$$

$$\begin{aligned} \text{A} &= \text{SolXP} - \text{B}_1 && [\text{NPN}] \\ \text{B}_1 &= \text{SolXP} - \text{A} && [\text{Albumin, Globulin}] \end{aligned}$$

$$\text{C} = \text{ADIP}$$

$$\begin{aligned} \text{B}_3 &= \text{NDIP} - \text{ADIP} && [\text{Extensin, Prolamin}] \\ \text{B}_2 &= \text{XP} - (\text{A} + \text{B}_1 + \text{B}_3 + \text{C}) && [\text{Glutelin}] \end{aligned}$$

Aus den NPN-Verbindungen (Ammoniak, Aminosäuren und Peptide) entsteht im Pansen entsprechend rasch Ammoniak. Besonders in Silagen liegt SolXP mehr oder weniger vollständig als NPN vor, d.h. in der Fraction A. Die Fraction B wird entsprechend ihrer Abbaurate dreifach unterteilt (B₁, B₂, B₃ = hohe, mittlere, niedrige Abbaurate). Konserviertes Grobfutter (Silage und Heu) enthält eher geringere Anteile des Proteins in Form von B₁, frische Grünfütter und Kraffütter dagegen mehr. Die Fraction B₁ wird im Pansen vollständig abgebaut. Das nicht-abbaubare, gebundene Protein (Fraction C) ist in Säure-Detergenzien-Lösung (AD-Lösung) nicht löslich (ADIP = acid detergent insolu-

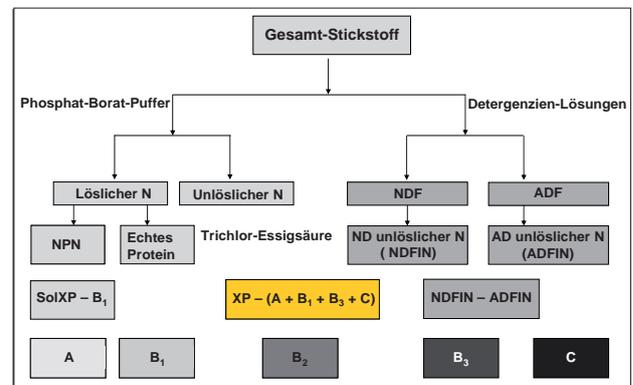


Abbildung 4: Schema der Rohprotein-Fractionierung nach dem Cornell Net Carbohydrate and Protein System (nach KRISHNAMOORTHY et al. 1982, LICITRA et al. 1996)

ble protein). Die Fraktion C enthält an Lignin assoziiertes Protein, Tannin-Protein-Komplexe und Maillard-Produkte. Diese ist weder durch mikrobielle noch durch Wirbeltier-Enzyme zu spalten, ist also im Pansen nicht-abbaubar und liefert auch im unteren Verdauungstrakt keine Aminosäuren. Die Fraktion B₃ ist löslich in AD-Lösung, jedoch nicht in Neutral-Detergenzien-Lösung (ND-Lösung; NDIP = neutral detergent insoluble protein). Sie ergibt sich aus der Differenz NDIP minus ADIP. Die Fraktion B₃ wird im Pansen langsam abgebaut, da dieses Protein an die Zellwand gebunden ist (vor allem Extensin). Daher entgeht ein großer Teil der Fraktion B₃ der Fermentation und gelangt in den nachgeschalteten Verdauungstrakt. Die Protein-Fraktion B₂ wird rechnerisch ermittelt, und zwar aus der Differenz des gesamten Proteins minus dem löslichen Protein sowie dem in der NDF enthaltenen Protein ($B_2 = XP - [A + B_1 + B_3 + C]$). Ein Teil von B₂ wird im Pansen fermentiert, ein Teil entgeht der Fermentation und gelangt in tiefere Abschnitte des Verdauungstraktes. Dies hängt vom Verhältnis der Abbaurate zur Passagerate ab (SNIFFEN et al. 1992).

Der effektive Abbau der einzelnen Kohlenhydrat- und Protein-Fractionen im Pansen wird im CNCPS nach dem Modell von WALDO et al. (1972) kalkuliert. Dieses Modell besagt, dass die Nährstoffe den Pansen entweder durch Fermentation oder durch Passage verlassen (RUSSELL et al. 1992, SNIFFEN et al. 1992). Der effektive Abbau (deg, degradability) errechnet sich aus den relativen Raten der Fermentation (k_f) und der Passage (k_p) entsprechend der Formel:

$$\text{deg} = k_f / (k_f + k_p)$$

Wenn also k_f und k_p gleich groß sind, ergibt sich eine effektive Abbaubarkeit von 50 %, unabhängig von der Höhe der Raten (z.B. $0,07 / [0,07 + 0,07] = 0,50$). Wenn k_f groß ist (in den Fraktionen A und B₁), wird ein hoher Anteil dieses Nährstoffs abgebaut, weil die Passage k_p nicht stark ins Gewicht fällt (z.B. $0,15 / [0,15 + 0,07] = 0,68$). Umgekehrt entgeht bei niedriger Abbaurate k_f (Fraktion B₂) ein großer Teil der Fermentation, da die Passage k_p relativ stärker wirkt als die Fermentation (z.B. $0,03 / [0,03 + 0,07] = 0,30$). Die Passagerate hängt ab von der Partikelgröße, Dichte und Hydratation. Die Passagerate wird für Grobfutter, Kraftfutter und Flüssigkeit getrennt mit Formeln errechnet, wobei Futteraufnahme und der Grobfutteranteil eine große Rolle spielen. Mit steigender Futteraufnahme erhöht sich die Passagerate und sinkt folglich die effektive Abbaubarkeit. So wird die mit steigendem Futterniveau einhergehende Verminderung der Energiekonzentration berücksichtigt (GfE 2001, NRC 2001).

Ruminale Fermentation: Das CNCPS verfügt über ein kinetisches Submodell, das die Fermentations-Endprodukte (ME aus den flüchtigen Fettsäuren, Mikrobenprotein und NH₃) und die unabgebauten Nährstoffe (Kohlenhydrate, Protein) quantitativ ermittelt (RUSSELL et al. 1992). Es teilt das mikrobielle Ökosystem des Pansens in zwei Gruppen: (1) Mikroben, die FC (Zellulose, Hemizellulose) fermentieren und (2) Mikroben, die NFC (Stärke, Pektin, Zucker) bevorzugt fermentieren. Diese beiden Gruppen unterscheiden sich einerseits in den Nährstoffen, die sie abbauen bzw. Substraten, die sie nutzen (FC, NFC), an-

dererseits auch in der N-Verwertung und der Wachstums-Effizienz. Die FC-Bakterien verwenden ausschließlich NH₃ als N-Quelle und fermentieren keine Peptide oder Aminosäuren. Dagegen verwerten NFC-Bakterien neben NH₃ auch Peptide und Aminosäuren. Die FC-Bakterien wachsen langsam und haben einen geringeren Substratbedarf für ihre Erhaltung (0,05 g CHO pro g Bakterien pro Stunde). Die NFC-Bakterien wachsen rascher und haben einen höheren Erhaltungsbedarf (0,15 g CHO pro g Bakterien pro Stunde). Wenn ausreichend Stickstoff in geeigneter Form vorhanden ist, ist die Wachstumsrate beider Bakterien-Gruppen proportional der Abbauraten der Kohlenhydrate. Daraus erklären sich auch ihre unterschiedlichen Wachstumsraten. Die NFC werden wesentlich rascher fermentiert als die FC (VAN SOEST et al. 1991, SNIFFEN et al. 1992). Die Wachstums-Effizienz der FC-Bakterien ist höher gegenüber den NFC-Bakterien, da ihr Erhaltungsbedarf geringer ist (VAN SOEST et al. 1991). Bei sehr geringen Wachstumsraten ist der Erhaltungsanteil relativ hoch, sodass eine geringere Nährstoffeffizienz und damit geringere Mikrobenmasse zu erwarten ist. In solchen Fällen wird ein großer Teil der Energie für Nichtwachstums-Funktionen aufgewendet, wie auch von Tieren bekannt ist. Der mikrobielle Ertrag bzw. die Synthese mikrobieller Masse ist nach Untersuchungen von ISAACSON et al. (1975) maximal 50 %, d.h. 0,5 g Mikrobenmasse pro g fermentierter CHO. Da Protozoen im CNCPS-Modell nicht berücksichtigt werden, wird der maximale Mikrobenenertrag um 20 % auf 0,4 g pro g fermentierter CHO verringert (RUSSELL et al. 1992). Die mikrobielle Syntheseleistung ist geringer, wenn ungünstige pH-Verhältnisse vorliegen (pH-Wert < 6,3). Dies wird über den NDF-Gehalt aus Grobfutter geschätzt. Bei NDF-Gehalten aus Grobfutter < 20 % wird der Mikrobenenertrag pro NDF-Prozent < 20 % um 2,5 % reduziert. Dagegen verbessert sich die mikrobielle Leistung der NFC-Bakterien um bis zu 18,7 %, wenn Stickstoff in Form von Peptiden oder Aminosäuren vorliegt (bis zu einem Aminosäuregehalt von 14 % der organischen Masse). Die mikrobielle Leistung wird im CNCPS nach dem doppelt reziproken Modell von PIRT (1965) errechnet (RUSSELL et al. 1992, FOX et al. 2004):

$$1 / \text{Effizienz} = (\text{Erhaltung} / \text{Wachstumsrate}) + (1 / \text{theoretisch maximale Leistung})$$

$$\text{Effizienz} = 1 / [(\text{Erhaltung} / \text{Wachstumsrate}) + (1 / \text{theoretisch maximale Leistung})]$$

$$\text{Effizienz} = \text{Wachstumseffizienz} \quad (\text{g Bakterienzellen pro g fermentierter CHO})$$

$$\text{Erhaltung} = \text{Erhaltungsbedarf der Bakterien}$$

$$\text{FC} = 0,05 \text{ g fermentierte CHO pro g Bakterien pro Stunde}$$

$$\text{NFC} = 0,15 \text{ g fermentierte CHO pro g Bakterien pro Stunde}$$

$$\text{theoretisch maximale Leistung der Bakterien} = 0,40$$

$$(0,50 \times 0,8 = 0,40 \text{ g Bakterienzellen pro g fermentierter CHO})$$

Dieses Modell berücksichtigt die Tatsache, dass auch Bakterien einen Teil ihrer Energie für Nichtwachstums-Funktionen aufwenden müssen. Dieser Aufwand entspricht dem Erhaltungsbedarf von tierischen Zellen und dient dem Erhalt der Zellintegrität (RUSSELL & COOK 1995). Der Erhaltungsanteil ist umso höher und die Wachstums-

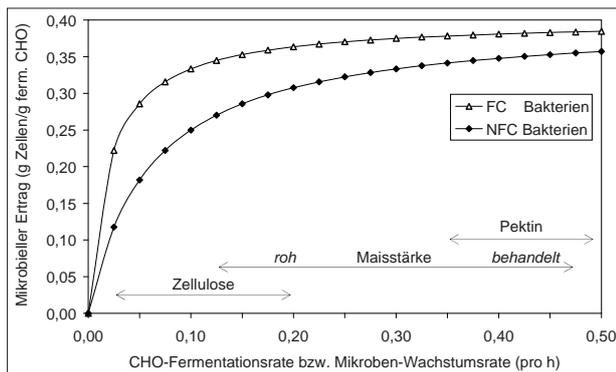


Abbildung 5: Einfluss der Kohlenhydrat-Fermentationsrate bzw. Wachstumsrate auf den Ertrag an Mikroorganismen-Masse im CNCPS (nach RUSSELL et al. 1992)

Effizienz umso niedriger, je geringer die Wachstumsraten (d.h. Abbauraten der CHO) sind. Auf Grund des niedrigeren Erhaltungsbedarfs der FC-Bakterien weisen diese immer eine höhere Wachstums-Effizienz auf. Dies gilt ganz besonders im Bereich niedriger Abbauraten der CHO. Bei einer Fermentationsrate von 5 % erreichen FC-Bakterien 71 % und NFC-Bakterien nur 45 % ihrer theoretisch maximalen Leistung von 0,40 g pro g CHO, bei einer Fermentationsrate von 20 % dagegen 91 bzw. 77 % (Abbildung 5). Allerdings unterscheiden sich FC und NFC grundsätzlich in ihren Abbauraten (VAN SOEST et al. 1991). Gegenüber anderen Modellen zeichnet sich das CNCPS dadurch aus, dass die mikrobielle Leistung von der tatsächlich im Pansen fermentierten Masse an Kohlenhydraten abhängt und nicht von der Gesamtverdaulichkeit oder Energieaufnahme (ME), welche die Versorgung des Wirtstieres und nicht der Mikroben beschreiben. Des weiteren wird die mikrobielle Wachstums-Effizienz nicht als konstant angenommen, sondern wird mit der Wachstumsrate (d.h. Abbaurate der CHO) und mit dem Erhaltungsbedarf der Mikroben verknüpft. Schließlich ist die Unterscheidung in FC- und NFC-Bakterien sehr bedeutsam, da sich diese nicht nur in ihren Substraten unterscheiden, sondern auch in ihrem Erhaltungsbedarf, ihrer Wachstumsrate und ihren N- bzw. Protein-Ansprüchen. Über die mikrobielle Syntheseleistung sowie die Abbauraten der Kohlenhydrate und des Proteins wird die N-Bilanz des Pansens kalkuliert. Schließlich sind diese Abbauraten des Futters nicht fix, sondern verändern sich in Abhängigkeit von der Futteraufnahme und Ingesta-Passage. Damit ist das CNCPS ein dynamisches Modell, das den tatsächlichen Verdauungsabläufen weitestgehend entspricht (RUSSELL et al. 1992).

Versorgung und Bedarf der Milchkühe an Faser

Die NDF wird heute als der geeignetste Parameter zur Charakterisierung von Faserstoffen angesehen, da die NDF die wichtigsten Zellwandbestandteile (Zellulose, Hemizellulose und Lignin) enthält und somit die Unterteilung der Kohlenhydrate in Struktur- und Nichtstruktur-Kohlenhydrate (FC, NFC) ermöglicht (NRC 2001). Die große Herausforderung in der Fütterung hochleistender Milchkühe ist, sowohl den Energiebedarf zu decken als auch den Pansen ausreichend

mit Faserstoffen zu versorgen, um eine normale, stabile Pansenfunktion zu ermöglichen. Darunter ist die Wiederkautätigkeit zu verstehen, welche die Bildung von Speichel bewirkt und somit über dessen Puffersubstanzen den pH-Wert im Panseninhalt steuert. Aufgrund der begrenzten Futteraufnahme Kapazität sind Rationen für Hochleistungskühe reich an hochverdaulichen Nichtfaser-Kohlenhydraten (NFC), deren Fermentation im Pansen zu großen Mengen an Propionsäure mit starker Säurewirkung führt. Dagegen verläuft die Fermentation der NDF langsamer und auch in geringerem Ausmaß (NRC 2001). Der Gehalt an Faser und die Energiekonzentration sind negativ korreliert. Außerdem kommt der Faser eine wichtige Funktion bei der Schichtung des Panseninhaltes zu (Matte von größeren Partikeln, die auf der Flüssigkeit mit kleinen Partikeln schwimmt, MERTENS 1997). Ein Mindestgehalt an Faser von geeigneter Qualität und physikalischer Form ist insbesondere erforderlich für eine:

- maximale Futter- und Energieaufnahme
- normale Pansenfermentation
- günstige Milchfettsynthese
- Prophylaxe von Gesundheitsstörungen nach der Abkalbung (= Hochlaktation)

Der Bedarf an Faser wird beeinflusst vom Leistungsniveau, der Beschaffenheit der Faser, deren Partikelgröße und Größenverteilung, der Höhe der Futteraufnahme, dem spezifischen Gewicht, der Pufferkapazität des Futters und der Fütterungsfrequenz. Wird ein kritischer Wert an strukturwirksamer Faser unterschritten, vermindert sich die Kauzeit und in der Folge die Speichelsekretion. Dadurch sinkt der pH-Wert und das Acetat/Propionat-Verhältnis, was zu einem Abfall des Milchfettgehaltes führt (NRC 1989). Der Mindestgehalt an NDF in der Ration leitet sich hauptsächlich von der Gesundheit des Pansens und der Kuh ab. Kurzfristig äußert sich ein zu niedriger Fasergehalt in subakuter Azidose (KLEEN et al. 2003, KRAUSE & OETZEL 2006) oder akuter Azidose (SLYTER 1976, OWENS et al. 1998). Langfristig führt eine unzureichende Faserversorgung evtl. auch zu Klauenproblemen (NOCEK 1997, STONE 2004) und zu Labmagenverlagerungen (SHAVER 1997). Der Gehalt an NDF und der pH-Wert des Panseninhaltes sind negativ korreliert, da die NDF (aus Grobfutter) einerseits strukturwirksam ist und die Speichelsekretion fördert. Andererseits wird die NDF langsamer und weniger fermentiert als die NFC (NRC 2001). Für typische Hochleistungsrationen in den USA (Fütterung als TMR, ausreichende Partikelgröße des Grobfutters, getrockneter Maisschrot als Kraftfutter) gibt NRC (2001) einen Mindestgehalt der NDF von 25 % in der TM und einen Höchstgehalt an NFC von 44 % in der TM an, unter der Voraussetzung, dass von den 25 % der NDF 19 Prozentpunkte aus dem Grobfutter kommen.

NDF: ≥ 25 % in der TM
(dabei 19 Prozentpunkte aus dem Grobfutter)

NFC: ≤ 44 % in der TM

Wird dieser Wert an Grobfutter-NDF unterschritten, so erhöht sich der Mindestgehalt an NDF (in der TM) pro Prozentpunkt um 2 % und vermindert sich der Höchstgehalt an NFC um ebenfalls 2 % (s. Tabelle 2). Diese Grenzwerte

Tabelle 2: Empfehlungen zum Mindestgehalt an NDF (% der TM) und zum Höchstgehalt an NFC¹⁾ (% der TM) in Abhängigkeit vom NDF-Beitrag des Grobfutters (NRC 2001)

NDF aus Grobfutter	min. NDF-Gehalt	max. NFC-Gehalt
19	25	44
18	27	42
17	29	40
16	31	38
15	33	36

¹⁾ NFC = 100 – NDF – XP – XL – XA

an NDF sind das absolute Minimum, jedoch nicht das Optimum für die Milchkuh. Ein höherer Bedarf an NDF ist besonders in Situationen gegeben, wenn Kraftfutter mit geringerer Stärkebeständigkeit gefüttert wird, das Grobfutter eine geringe Partikelgröße (Faserlänge) aufweist, von Grobfutter weniger als 19 Prozentpunkte NDF kommen und die Ration nicht als TMR, sondern die verschiedenen Einzelfuttermittel getrennt verabreicht werden (s. *Tabelle 2*).

Um die Auswirkungen einer unterschiedlichen Faserversorgung der Milchkuh zu beschreiben, wurden verschiedene Parameter herangezogen, und zwar die Kauaktivität, der Milchfettgehalt und der pH-Wert im Panseninhalt. Umfangreiche Untersuchungen zum Einfluss der Futtermittel auf die Kauaktivität wurden von BALCH (1971), SUDWEEKS et al. (1981) und NØRGAARD (1986) sowie NØRGAARD et al. (2008) unternommen. Aus einer Literaturlauswertung hat MERTENS (1997) eine Kauaktivität von etwa 200 bis 230 min pro kg NDF aus langem Grobfutter ermittelt, wobei sich diese Kauaktivität mit steigender Futteraufnahme vermindert (158 min bei 17,6 kg TM). Das von DE BRABANDER et al. (1999, 2002) entwickelte System zur Bewertung der physikalischen Struktur in der Milchviehfütterung beruht auf der Reaktion des Milchfettgehaltes auf eine unzureichende Strukturversorgung, die mit Rohfaser bzw. NDF charakterisiert wird. Der pH-Wert im Panseninhalt bzw. seine postprandialen und diurnalen Variationen spiegeln sehr zutreffend die Faserversorgung wider (ALLEN 1997). Die von DE BRABANDER et al. (1999, 2002) entwickelte nähere Charakterisierung und Bewertung der Faserversorgung wurde u.a. von MEYER et al. (2002) auf ihre Eignung in der Fütterung von Hochleistungskühen (Grassilage als Grundfutter) geprüft. Dabei ergab sich für Rationen mit Grassilage als alleinigem Grundfutter allgemein eine Überschätzung der „Strukturwirksamkeit“, wenn die Wiederkauzeit, pH-Wert-Schwankungen im Panseninhalt und die Reaktion des Milchfettgehaltes als Bewertungskriterien herangezogen wurden.

Allerdings ist der chemisch festgestellte Gehalt an NDF nicht ausreichend, die Strukturwirksamkeit zu beschreiben, d.h. deren Einfluss auf die Kauaktivität, Speichelsekretion und somit den pH-Wert im Panseninhalt. Darüber entscheiden zusätzlich physikalische Eigenschaften wie Partikelgröße und Dichte in hohem Ausmaß. Für diese Charakteristika hat MERTENS (1997) den Begriff „physikalische Effizienz“ (peNDF, physically effective NDF) geprägt. Diese Eigenschaften bestimmen in hohem Maße die Tiergesundheit, ruminale Fermentation, den intermediären Stoffwechsel und die Produktion an Milchfett. Auf

der Basis von umfangreichen Literaturdaten hat MERTENS (1997) Werte für die physikalische Effizienz (pef, physical effectiveness factor) ermittelt, wobei die Kauaktivität von langem Gräserheu als Standard mit dem Faktor 1 dient. Je nach Grobfutterklasse (Heu, Silagen) bzw. botanischer Herkunft (Gräser, Leguminosen, Silomais) und physikalischer Form (Zerkleinerungsgrad wie lang, gehäckselt, gemahlen etc., d.h. Häcksellänge) erhalten die Kategorien pef-Werte relativ zu 1, d.h. Werte zwischen 1 und 0. Der Gehalt an peNDF errechnet sich aus pe-Faktor mal NDF-Gehalt. Der physikalisch effektive Anteil der NDF wird sehr häufig mit dem Penn State Particle Separator (PSPS, sog. „Schüttelbox“) ermittelt (LAMMERS et al. 1996, KONONOFF et al. 2003, YANG & BEAUCHEMIN 2006). Die von KONONOFF et al. (2003) entwickelte Form der Schüttelbox besteht aus drei Sieben mit einer Öffnungsweite von 19,0, 8,0 und 1,8 mm.

Der Bedarf an Faser wird häufig von der Aufrechterhaltung eines bestimmten Milchfettgehaltes abgeleitet (MERTENS 1997, DE BRABANDER et al. 1999, 2002). Dafür sprechen Gründe wie wirtschaftliche Bedeutung, einfache Messung und der physiologisch begründete Zusammenhang zum Wohlbefinden und zur Leistung. Allerdings kann die Gesundheit durch zu niedrigen Fasergehalt auch bei noch normalen Milchfettgehalten beeinträchtigt sein, sodass der pH-Wert im Pansenchymus als der physiologisch aussagekräftigere Parameter anzusehen ist (MERTENS 1997). SUDWEEKS et al. (1981) und NØRGAARD (1986) haben ermittelt, dass bei einer Kauaktivität von 30 min pro kg TM der Gesamtration normale Milchfettgehalte eher gesichert sind. MERTENS (1997) hat den Bedarf an peNDF auf der Grundlage einer Meta-Analyse von Literaturdaten abgeleitet, und zwar auf der Basis des Milchfettgehaltes und des pH-Wertes im Panseninhalt.

In *Abbildung 6* sind die Beziehungen zwischen peNDF-Gehalt (% der TM) und dem Milchfettgehalt (%) bzw. dem pH-Wert im Panseninhalt aus dieser Meta-Analyse dargestellt, die mit einem reziproken Regressionsmodell durchgeführt wurde. Das Intercept besagt, dass in diesem Datenmaterial das asymptotische Plateau des Milchfettgehaltes 4,32 % und des pH-Wertes im Pansen 6,67 beträgt, diese Werte also durch Steigerung des Gehaltes an physikalisch effektiver NDF nicht mehr zu erhöhen sind. Die Festlegung des Bedarfs an Faser kann aber nicht über einen exakten Wert erfolgen, sondern hängt davon ab, welcher Milchfettgehalt bzw. pH-Wert im Panseninhalt als untere Grenze angesehen bzw. festgelegt wird. Das reziproke Regressionsmodell ergibt einen starken Anstieg des Milchfettgehaltes bzw. des pH-Wertes im Panseninhalt mit steigendem peNDF-Gehalt im Bereich niedriger peNDF-Gehalte, der sich mehr und mehr abschwächt bei hohen peNDF-Werten. Um Milchfettgehalte von 3,2, 3,4, 3,6 bzw. 3,8 % zu erreichen, sind nach der Formel (1) in *Abbildung 6* peNDF-Gehalte von 15,3, 18,6, 23,7 bzw. 32,9 % erforderlich. MERTENS (1997) gibt an, dass ein Milchfettgehalt von 3,4 % ein geeigneter Indikator für den Mindestgehalt an peNDF sei, dies wären in der vorliegenden Meta-Analyse 18,6 % peNDF. Nach dem gleichen Prinzip wurde auch die Beziehung zwischen peNDF und

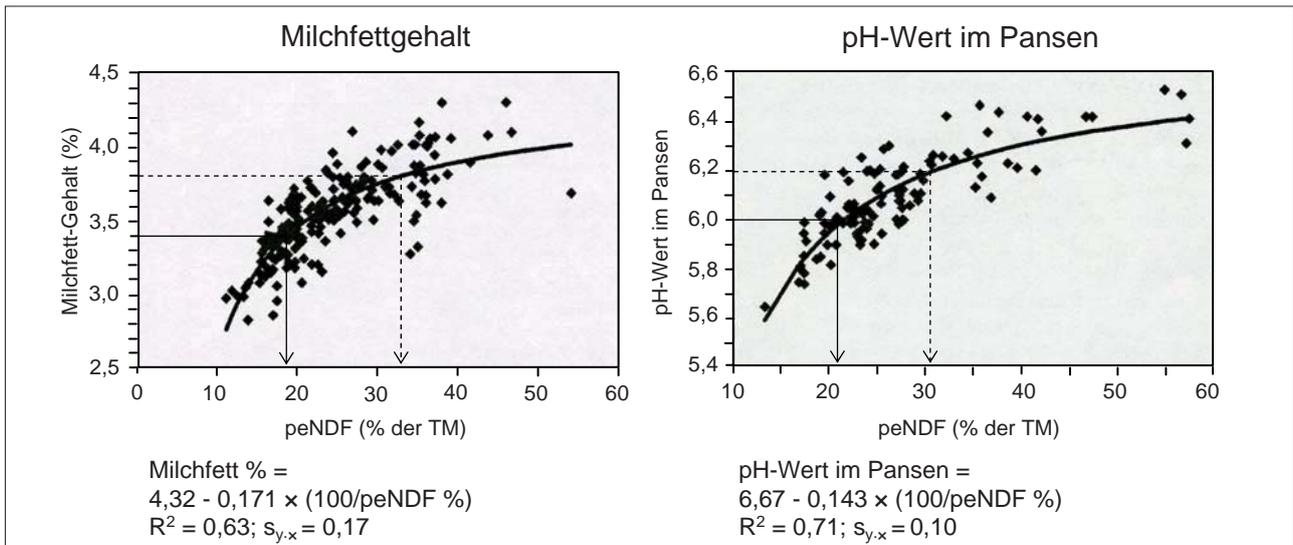


Abbildung 6: Einfluss des Gehaltes an peNDF auf den Milchfettgehalt bzw. den pH-Wert im Panseninhalt (nach MERTENS 1997)

pH-Wert im Pansenchymus analysiert. Diese Beziehung erreichte ein asymptotisches Plateau von pH = 6,67. Die reziproke Regression führt zu einer starken Erhöhung des pH-Wertes bei niedrigem peNDF-Gehalt und vice versa, d.h. der pH-Wert reagiert bei niedrigem Fasergehalt besonders sensibel. Die Regressionsgleichung (2) ergibt pH-Werte von 5,9, 6,0, 6,1 bzw. 6,2 bei peNDF-Gehalten von 18,6, 21,3, 25,1 bzw. 30,4 % der TM. Auch aus dieser Beziehung kann kein absoluter Bedarf an Faser abgeleitet werden, da neben der physikalischen Effizienz der Faser vor allem der Gehalt an NFC, die Verarbeitung des Getreides, die Zufütterung von Puffern und die Futteraufnahme den pH-Wert bestimmen. MERTENS (1997) hält jedoch fest, dass bei einem pH-Wert von 6,0 ein höherer peNDF-Gehalt erforderlich ist als bei einem Milchfettgehalt von 3,4 % (21,3 vs. 18,6 % peNDF).

ZEBELI et al. (2008) haben über das peNDF-System hinaus – ebenfalls auf Basis einer Meta-Analyse umfangreicher Literaturdaten – einerseits den Schwellenwert für die subakute Pansenazidose (SARA) definiert, nämlich einen mittleren pH-Wert im Panseninhalt von < 6,16 und zugleich darf der pH-Wert < 5,8 den Zeitraum von 5,24 Stunden pro Tag nicht überschreiten (Tabelle 3). Andererseits wurde auch der Bedarf an peNDF aus dem Verlauf des pH-Wertes in Abhängigkeit vom peNDF-Gehalt über ein broken line-Modell abgeleitet. Das asymptotische Plateau des pH-Wertes von 6,27 wurde bei einem Gehalt von

Tabelle 3: Abgrenzung normaler pH-Werte im Pansen von subakuter Pansenazidose (ZEBELI et al. 2008)

pH-Wert im Pansen	Mittelwert	untere Grenze	obere Grenze
Tagesmittelwert			
Normale Fermentation	6,32	6,16	6,49
Subakute Azidose	5,98	5,82	6,14
Dauer pH < 5,8 (h/d)			
Normale Fermentation	2,98	1,62	5,24
Subakute Azidose	9,02	5,47	15,54

Metaanalyse: 45 experiments, 187 treatment means

31,2 % peNDF erreicht (Abbildung 7) und ist damit deutlich höher als der von MERTENS (1997) angegebene Wert von 18,6 – 21,3 %. Der wichtigste Grund für diese Diskrepanz liegt am Schwellenwert für das Auftreten der SARA. Wird im Modell von MERTENS (1997) ein kritischer pH-Wert von 6,16 wie bei ZEBELI et al. (2008) und nicht von 6,0 eingesetzt, so ergibt sich ein peNDF-Bedarf von 28,0 %, was sich nicht allzu sehr von den o.g. 31,2 % unterscheidet. Neben dem Gehalt an peNDF sind jedoch auch der Gehalt an pansen-abbaubarer Stärke und das Niveau der Futteraufnahme von erheblicher Bedeutung, wenn es um die Höhe des pH-Wertes im Panseninhalt geht, wie aus folgender Formel (ZEBELI et al. 2008) erkennbar wird:

$$pH = 6,05 + 0,044 \times peNDF - 0,0006 \times peNDF^2 - 0,017 \times RDSG - 0,016 \times DMI$$

$$R^2 = 0,66; RMSE = 0,11$$

pH = mittlerer pH-Wert im Panseninhalt

peNDF = physikalisch effektive NDF (% der TM, ermittelt mit Schüttelbox nach KONONOFF et al. 2003)

RDSG = rumen degradable starch from grain, pansen-abbaubare Stärke aus Getreide (% der TM)

DMI = dry matter intake, Trockenmasse-Aufnahme (kg/d)

Aus dieser Gleichung und unter Berücksichtigung des Zeitraumes eines im Panseninhalt herrschenden pH-Wertes von < 5,8 haben STEINGASS & ZEBELI (2008) die erforderlichen peNDF-Gehalte in Abhängigkeit von Futteraufnahme

Tabelle 4: Erforderliche Gehalte an peNDF (% der TM) in Abhängigkeit von der täglichen Futteraufnahme (kg TM/Tier) und dem Gehalt an pansen-abbaubarer Stärke (% der TM) (STEINGASS & ZEBELI 2008)

Abbaubare Stärke (% TM)	Futteraufnahme (kg TM/d)				
	18	20	22	24	26
10	28,5	29,2	29,9	30,7	31,4
14	30,0	30,8	31,5	32,2	32,9
18	31,6	32,3	33,0	33,8	34,5
22	33,1	33,8	34,6	35,3	36,0

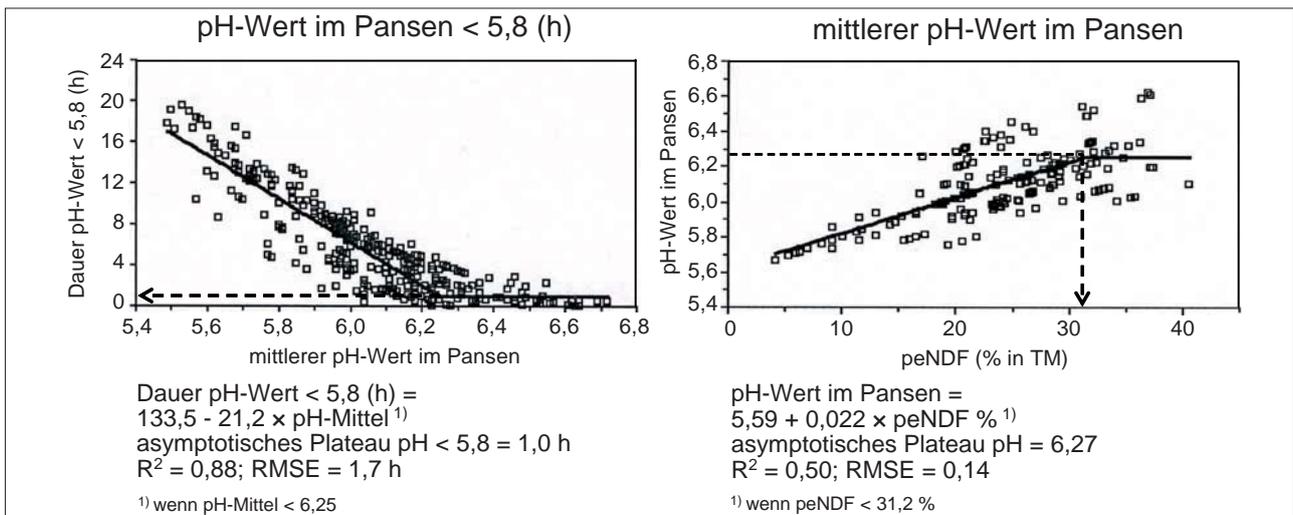


Abbildung 7: Beziehung zwischen mittlerem pH-Wert und Dauer pH-Wert < 5,8 sowie Einfluss von peNDF auf pH-Wert im Pansen (nach ZEBELI et al. 2008)

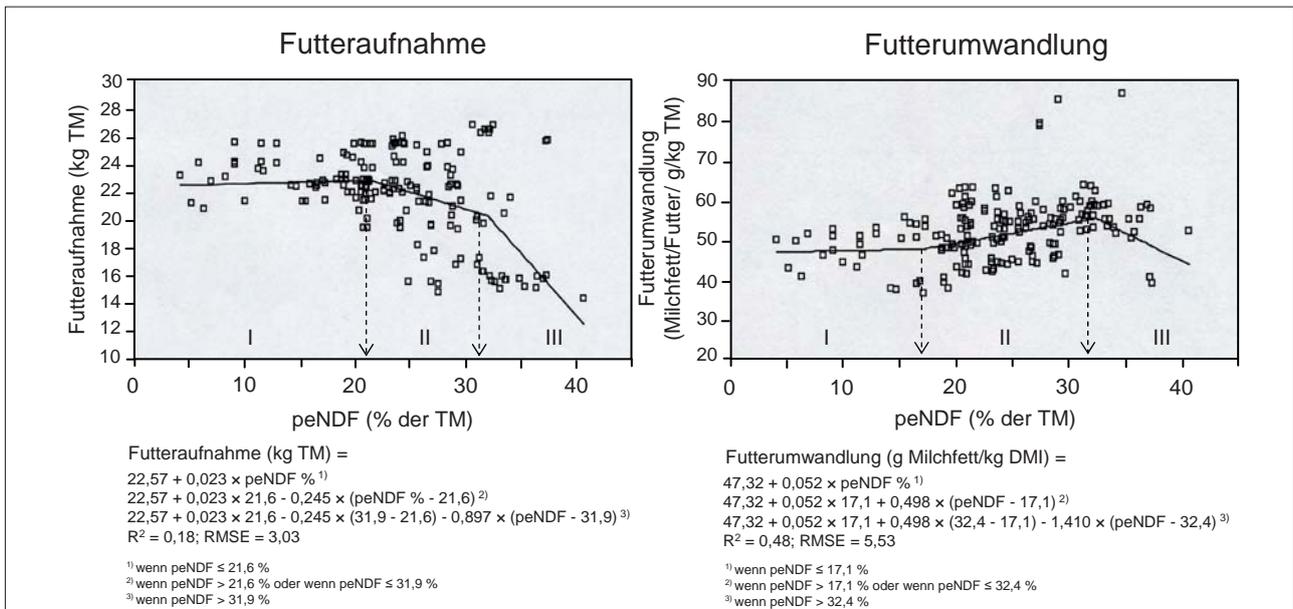


Abbildung 8: Einfluss des Gehaltes an peNDF auf Futteraufnahme und Futterumwandlung (nach ZEBELI et al. 2008)

und Gehalt an pansen-abbaubarer Stärke abgeleitet, um einen mittleren pH-Wert von 6,27 zu erreichen (Tabelle 4). Die Ergebnisse zeigen, dass sowohl bei steigender Futteraufnahme als auch bei höheren Gehalten der Ration an pansen-abbaubarer Stärke ein höherer Bedarf an peNDF gegeben ist, da eine höhere Menge an fermentierbarer Substanz anfällt, sei es durch erhöhte Futteraufnahme oder durch höhere Gehalte an fermentierbarer Stärke. Es ergeben sich Werte von 28 bis 36 % peNDF (STEINGASS & ZEBELI 2008). Allerdings können höhere NDF-Gehalte in der Gesamtration die Futteraufnahme eher negativ beeinflussen. MERTENS (1994) hat eine maximale Aufnahme von 12,5 g NDF pro kg Körpermasse ermittelt. Dies ist die Grenze, ab der die Futteraufnahme physikalisch durch die Aufnahmekapazität des Pansens („rumen fill“) reguliert wird. Dagegen wird die Futteraufnahme bei geringem NDF-

Gehalt (d.h. hoher Energiekonzentration) physiologisch über den Energiebedarf gesteuert (NDF-NEL intake system nach MERTENS 1994).

ZEBELI et al. (2008) haben den Einfluss des peNDF-Gehaltes der Ration auch hinsichtlich der Futteraufnahme und Futterumwandlung ausgewertet und dabei drei Wertebereiche festgestellt (Abbildung 8). Die Futteraufnahme steigt bis zu einem peNDF-Gehalt von 21,6 % leicht an. Von 21,6 bis 31,9 % peNDF ist ein leichter Abfall ersichtlich, darüber hinaus geht die Futteraufnahme stark zurück. Dies stimmt mit dem Futteraufnahme-Modell von MERTENS (1994) überein. Es bedeutet aber auch, dass zwischen pansenphysiologisch optimalem Fasergehalt und der für die Energieversorgung der Kuh erforderlichen Energiekonzentration nur ein enger Bereich besteht und die Fütterung

von hochleistenden Kühen nur mit Grobfutter von hoher Qualität möglich ist (STEINGASS & ZEBELI 2008).

Der Zusammenhang von peNDF-Gehalt und Futterumwandlung ist ein Spiegelbild der Beziehung zur Futteraufnahme mit sehr ähnlichen Abschnittsgrenzen. Bis zu einem peNDF-Gehalt von 17,1 % verläuft die Futterumwandlung (g Milchfett pro kg TM Futter) unabhängig vom Fasergehalt. Sie verbessert sich zwischen 17,1 und 32,4 %. Ab 32,4 % peNDF verschlechtert sich allerdings die Futterumwandlung deutlich, da sichtlich die Futteraufnahme und noch stärker die Milchleistung ab diesen Fasergehalten zurückgehen. Mit einer solchen Ration ist folglich der Energiebedarf von hoch leistenden Kühen nicht vollständig zu decken. Allerdings haben ZEBELI et al. (2008) aus dem vorliegenden Datenmaterial auch abgeleitet, dass die Verdaulichkeit der NDF mit steigendem pH-Wert im Panseninhalt zunimmt. Der für hohe Milchleistungen erforderliche niedrige Gehalt an peNDF bedeutet also auch zugleich, dass – infolge niedrigeren pH-Wertes – mit einer geringeren Verdaulichkeit der Gerüstsubstanzen zu rechnen ist.

Unter Berücksichtigung aller dieser Aspekte wie pH-Wert im Panseninhalt, Risiko für eine SARA, Verdaulichkeit der Gerüstsubstanzen, Futteraufnahme, Milchfettgehalt und Milchleistung sowie Futterumwandlung kommen ZEBELI et al. (2008) zum Schluss, dass sich der peNDF-Gehalt einer Ration für hochleistende Kühe zwischen 30 und 33 % der TM bewegen sollte.

5. Fazit

Die Ausführungen zeigen, dass die Analyse der Gerüstsubstanzen nach der Detergenzien-Methode einen wesentlichen Fortschritt darstellt, da sie die Auftrennung der Kohlenhydrate in Faser- und Nichtfaser-Kohlenhydrate ermöglicht. Diese exakte Trennung ist in der Ernährung der Wiederkäuer von großer physiologischer Bedeutung. Dagegen werden bei der Rohfaser-Bestimmung – bedingt durch nicht geeignete Lösungsmittel – gewisse Anteile der Gerüstsubstanzen (Hemizellulose und Teile des Lignins) gelöst und dadurch fälschlicherweise den N-freien Extraktstoffen (d.h. Nichtfaser-Kohlenhydraten) zugeordnet. Die Umrechnung von Rohfaser in Gerüstsubstanzen ist streng genommen nicht möglich, da das Ausmaß der Lösung von Faserbestandteilen im Rahmen der Rohfaser-Analyse in den einzelnen botanischen Artengruppen (Gräser, Leguminosen, Korb- und Doldenblütler) unterschiedlich ist. Im Cornell Net Carbohydrate and Protein System erfolgt die Trennung in Faser- und Nichtfaser-Kohlenhydrate auf der Basis der Detergenzien-Methode, wobei NDF und ADL eine große Rolle spielen. Auch die Aufteilung des Proteins in 5 Fraktionen erfordert die Analyse von NDF und ADF sowie des in diesen Fasern enthaltenen Stickstoffs. Dieser umfasst die im Pansen mittel, schwer und nicht abbaubaren Anteile des Proteins. Für die Beurteilung der Wiederkäuergerechtigkeit und der Versorgung mit Struktur ist die physikalisch effektive NDF ein sehr geeigneter Parameter, da hiermit die tatsächliche und strukturwirksame Faser weitgehend beschrieben wird. Auch für die Regulation der Futteraufnahme spielt die NDF eine wichtige Rolle, da sie die Füllung des Pansens bestimmt. Wenn sowohl Aspekte der Wiederkäuergerechtigkeit (pH-Wert im Panseninhalt, Risiko für SARA)

als auch die Energieversorgung hochleistender Milchkühe (Verdaulichkeit der Gerüstsubstanzen, Futteraufnahme, Milchfettgehalt und Milchleistung sowie Futterumwandlung) berücksichtigt werden, sollte sich der peNDF-Gehalt einer Ration für hoch leistende Kühe zwischen 30 und 33 % der TM bewegen (ZEBELI et al. 2008).

6. Literatur

- ALLEN, M.S., 1997: Relationship between fermentation acid production in the rumen and the requirement for physically effective fiber. *J. Dairy Sci.* 80, 1447-1462.
- BALCH, C.C., 1971: Proposal to use time spent chewing as an index of the extent to which diets for ruminants possess the physical property of fibrousness characteristics of roughages. *Br. J. Nutr.* 26, 383-392.
- BERG, J.M., J.L. TYMOCZKO und L. STRYER, 2003: *Biochemie*. 5. Aufl., Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 1153 S.
- CHESSON, A., 1993: Mechanistic models of forage cell wall degradation. In: *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. Eds.: H.J. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield und J. Ralph, ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 347-376.
- DE BRABANDER, D.L., J.L. DE BOEVER, J.M. VANACKER, C.V. BOUCQUE und S.M. BOTTERMANN, 1999: Evaluation of physical structure in dairy cattle nutrition. In: *Recent Advances in Animal Nutrition*. Eds.: P.C. Garnsworthy und J. Wiseman, Nottingham University Press, 111-145.
- DE BRABANDER, D.L., J.M. VANACKER, J.L. DE BOEVER und N.E. GEERTS, 2002: Evaluation and effects of physical structure in dairy cattle nutrition. *Proc. 22th World Buiatrics Congress*, Hannover, 182-197.
- FOX, D.G., C.J. SNIFFEN, J.D. O'CONNOR, J.B. RUSSELL und P.J. VAN SOEST, 1992: A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: 3. Cattle requirements and diet adequacy. *J. Anim. Sci.* 70, 3578-3596.
- FOX, D.G., L.O. TEDESCHI, T.P. TYLUTKI, J.B. RUSSELL, M.E. VAN AMBURGH, L.E. CHASE, A.N. PELL und T.R. OVERTON, 2004: The Cornell net carbohydrate and protein system model for evaluating herd nutrition and nutrient excretion. *Anim. Feed Sci. Technol.* 112, 29-78.
- GfE (Gesellschaft für Ernährungsphysiologie – Ausschuss für Bedarfsnormen); 2001: Energie- und Nährstoffbedarf landwirtschaftlicher Nutztiere, Nr. 8: Empfehlungen zur Energie- und Nährstoffversorgung der Milchkühe und Aufzuchttrinder. DLG-Verlag Frankfurt am Main, 135 S.
- GIGER, S., 1985: Revue sur les méthodes de dosage de la lignine utilisées en alimentation animale. *Ann. Zootech.* 34, 85-122.
- GOERING, H.K. und P.J. VAN SOEST, 1970: Forage fiber analysis (Apparatus, reagents, procedures and some applications). *Agric. Handbook* 379, Washington, DC, USA, ARS, USDA, 1-20.
- HALL, M.B., 2003: Challenges with nonfiber carbohydrate methods. *J. Anim. Sci.* 81, 3226-3232.
- HALL, M.B. und C. HEREJK, 2001: Differences in yields of microbial crude protein from in vitro fermentation of carbohydrates. *J. Dairy Sci.* 84, 2486-2493.
- HENNEBERG, W. und F. STOHMANN, 1864: Beiträge zur Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer. 2. Band: Über die Ausnutzung der Futterstoffe durch das volljährige Rind und

- über Fleischbildung im Körper desselben. Schwetschke und Sohn, Braunschweig.
- ISAACSON, H.R., F.C. HINDS, M.P. BRYANT und F.N. OWENS, 1975: Efficiency of energy utilization by mixed rumen bacteria in continuous culture. *J. Dairy Sci.* 58, 1645-1659.
- JUNG, H.G., 1989: Forage lignins and their effects on fiber digestibility. *Agron. J.* 81, 33-38.
- JUNG, H.G. und G.C. FAHEY, 1983: Nutritional implications of phenolic monomers and lignin: A review. *J. Anim. Sci.* 57, 206-219.
- 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. und D.A. DEETZ, 1993: Cell wall lignification and degradability. In: *Forage Cell Wall Structure and Digestibility*. Eds.: H.J. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield und J. Ralph, ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 315-346.
- JUNG, H.G., D.R. MERTENS und A.J. PAYNE, 1997: Correlation of acid detergent lignin and Klason lignin with digestibility of forage dry matter and neutral detergent fiber. *J. Dairy Sci.* 80, 1622-1628.
- KARLSON, P., D. DOENECKE und J. KOOLMAN, 2005: *Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler*, 14. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- KLEEN, J.L., G.A. HOOIJER, J. REHAGE und J.P.T. NOORDHUIZEN, 2003: Subacute ruminal acidosis (SARA): A review. *J. Vet. Med. A.* 50, 406-414.
- KONONOFF, P.J., A.J. HEINRICHS und D.R. BUCKMASTER, 2003: Modification of the Penn State forage and total mixed ration particle separator and the effects of moisture content on its measurements. *J. Dairy Sci.* 86, 1858-1863.
- KRAUSE, K.M. und G.R. OETZEL, 2006: Understanding and preventing subacute ruminal acidosis in dairy herds: A review. *Anim. Feed Sci. Technol.* 126, 215-236.
- KRISHNAMOORTHY, U., T.V. MUSCATO, C.J. SNIFFEN und P.J. VAN SOEST, 1982: Nitrogen fractions in selected feedstuffs. *J. Anim. Sci.* 65, 217-222.
- LAMMERS, B.P., D.R. BUCKMASTER und A.J. HEINRICHS, 1996: A simple method for the analysis of particle sizes of forage and total mixed rations. *J. Dairy Sci.* 79, 922-928.
- LANZAS, C., C.J. SNIFFEN, S. SEO, L.O. TEDESCHI und D.G. FOX, 2007: A revised CNCPS feed carbohydrate fractionation scheme for formulating rations for ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.* 136, 167-190.
- LICITRA, G., T.M. HERNANDEZ und P.J. VAN SOEST, 1996: Standardization of procedure for nitrogen fractionation of ruminant feeds. *Anim. Feed Sci. Technol.* 57, 347-358.
- MENKE, K.-H. und W. HUSS, 1987: *Tierernährung und Futtermittelkunde*. 3. Aufl., Verlag Eugen 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. Eds.: G.C. Fahey, M. Collins und L.E. Moser, ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 450-493.
- MERTENS, D.R., 1997: Creating a system for meeting the fiber requirements of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 80, 1463-1481.
- MERTENS, D.R., 2002: Gravimetric determination of amylase-treated neutral detergent fiber in feeds with refluxing in beakers or crucibles: Collaborative study. *J. AOAC Int.* 85, 1217-1240.
- MEYER, U., D. GÄDEKEN, M. SPOLDERS und G. FLACHOWSKY, 2002: A comparison of recommendations for the fibre supply of dairy cows fed total mixed rations. *Proc. Soc. Nutr. Physiol.* 11, 133.
- NOCEK, J.E. und S. TAMMINGA, 1991: Site of digestion of starch in the gastrointestinal tract of dairy cows and its effect on milk yield and composition. *J. Dairy Sci.* 74, 3598-3629.
- NOCEK, J.E., 1997: Bovine acidosis: Implications on laminitis. *J. Dairy Sci.* 80, 1005-1028.
- NØRGAARD, P., 1986: Physical structure of feeds for dairy cows. (A new system for evaluation of the physical structure in feedstuffs and rations for dairy cows). In: *Agriculture. New Developments and Future Perspectives in Research on Rumen Function*. Ed.: A. Neimann-Sorensen, Report EUR 10054, Commission European Communities, 85-107.
- NØRGAARD, P., E. NADEAU, H. VOLDEN, Å. RANDBY, O. AAES und M. MEHLQVIST, 2008: A new Nordic structure evaluation system for diets fed to dairy cows. In: *EGF Symposium 2008. Biodiversity and Animal Feed, Future Challenges for Grassland Production*. Eds.: A. Hopkins et al., Grassland Science in Europe, Vol. 13, 762-764.
- NRC (National Research Council), 1989: *Nutrient Requirements of Dairy Cattle*. 6th Rev. Ed., National Academy Press, Washington, DC, USA, 157 S.
- NRC (National Research Council), 2001: *Nutrient Requirements of Dairy Cattle*. 7th Rev. Ed., National Academy Press, Washington, DC, USA, 381 S.
- NULTSCH, W., 2001: *Allgemeine Botanik*. 11. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 663 S.
- OESTMANN, A., K.-H. SÜDEKUM, K. VOIGT und M. STANGAS-SINGER, 1995: Zur Rolle von Lignin und phenolischen Monomeren in Futtermitteln für Wiederkäuer, I. Vorkommen, Funktionen und Nachweisverfahren. *Übers. Tierernähr.* 23, 105-131.
- OWENS, F.N., D.S. SECRIST, W.J. HILL und D.R. GILL, 1998: Acidosis in cattle: A review. *J. Anim. Sci.* 76, 275-286.
- PIRT, S.J., 1965: The maintenance energy of bacteria in growing cultures. *Proc. Rural Soc. London Series B Biol. Sci.* 163, 224-231.
- RUSSELL, J.B., J.D. O'CONNOR, D.G. FOX, P.J. VAN SOEST und C.J. SNIFFEN, 1992: A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets. I. Ruminant fermentation. *J. Anim. Sci.* 70, 3551-3561.
- RUSSELL, J.B. und G.M. COOK, 1995: Energetics of bacterial growth: Balance of anabolic and catabolic reactions. *Microbiol. Rev.* 59, 48-62.
- SHAVER, R.D., 1997: Nutritional risk factors in the etiology of left displaced abomasum in dairy cows: A review. *J. Dairy Sci.* 80, 2449-2453.
- SLYTER, L.L., 1976: Influence of acidosis on rumen function. *J. Anim. Sci.* 43, 910-929.
- SNIFFEN, C.J., J.D. O'CONNOR, P.J. VAN SOEST, D.G. FOX und J.B. RUSSELL, 1992: A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets. II. Carbohydrate and protein availability. *J. Anim. Sci.* 70, 3562-3577.
- STEINGASS, H. und Q. ZEBELI, 2008: Strukturbewertung von Rationen für Milchkühe. 35. Viehwirtschaftliche Fachtagung, 9.-10. April 2008, Bericht HBLFA Raumberg-Gumpenstein 2008, 19-25.
- STONE, W.C., 2004: Nutritional approaches to minimize subacute ruminal acidosis and laminitis in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 87, E13-E26.

- 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. Tierernährg. 23, 229-260.
- SUDWEEKS, E.M., L.O. ELY, D.R. MERTENS und L.R. SISK, 1981: Assessing minimum amounts and form of roughages in ruminant diets: Roughage value index system. J. Anim. Sci. 53, 1406-1411.
- SULLIVAN, J.T., 1966: Studies of the hemicelluloses of forage plants. J. Anim. Sci. 25, 83-86.
- THEANDER, O. und E.A. WESTERLUND, 1986: 3. Improved procedures for analysis of dietary fiber. J. Agric. Food Chem. 34, 330-336.
- TYLUTKI, T.P., D.G. FOX, V.M. DURBAL, L.O. TEDESCHI, J.B. RUSSELL, M.E. VAN AMBURGH, T.R. OVERTON, L.E. CHASE und A.N. PELL, 2008: Cornell net carbohydrate and protein system: A model for precision feeding of dairy cattle. Anim. Feed Sci. Technol. 143, 174-202.
- UDEN, P., P.H. ROBINSON und J. WISEMAN, 2005: Use of detergent system terminology and criteria for submission of manuscripts on new, or revised, analytical methods as well as descriptive information on feed analysis and/or variability. Anim. Feed Sci. Technol. 118, 181-186.
- VAN SOEST, P.J., 1963a: Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. I. Preparation of fiber residues of low nitrogen content. J. Assoc. Offic. Anal. Chem. 46, 825-828.
- VAN SOEST, P.J., 1963b: Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. J. Assoc. Offic. Anal. Chem. 46, 829-835.
- 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: Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. III. Study of effects of heating and drying on yield of fiber and lignin in forages. J. Assoc. Offic. Anal. Chem. 48, 785-790.
- 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., 1975: Physico-chemical aspects of fibre digestion. In: Digestion and Metabolism in the Ruminant. Eds.: I.W. McDonald and A.C.I. Warner, Univ. of New England Publ. Unit, Armidale, N.S.W., Australia, 352-365.
- VAN SOEST, P.J., 1977: Plant fiber and its role in herbivore nutrition. Cornell Vet. 67, 307-326.
- VAN SOEST, P.J., 1994: Nutritional Ecology of the Ruminant. 2nd ed., Cornell University Press, Ithaca und London, 476 S.
- VAN SOEST, P.J. und R.H. WINE, 1967: Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. J. Assoc. Offic. Anal. Chem. 50, 50-55.
- VAN SOEST, P.J. und R.H. WINE, 1968: Determination of lignin and cellulose in acid-detergent fiber with permanganate. J. Assoc. Offic. Anal. Chem. 51, 780-785.
- VAN SOEST, P.J. und J.B. ROBERTSON, 1977: What is fibre and fibre in food? Nutr. Rev. 35, 12-22.
- VAN SOEST, P.J. und J.B. ROBERTSON, 1980: Systems of analysis for evaluating fibrous feeds. In: Standardization of analytical methodology for feeds. Eds.: W.J. Pigden, C.C. Balch und M. Graham, Int. Dev. Res. Center, ON, Ottawa, Canada, 49-60.
- VAN SOEST, P.J., D.R. MERTENS und B. DEINUM, 1978: Preharvest factors influencing quality of conserved forage. J. Anim. Sci. 47, 712-720.
- VAN SOEST, P.J., J.B. ROBERTSON und B.A. LEWIS, 1991: Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. J. Dairy Sci. 74, 3583-3597.
- VDLUFA (Verband deutscher landwirtschaftlicher Untersuchungs- und Forschungsanstalten), 1976 inkl. Ergänzungsblätter 1983, 1988, 1993, 1997: Methodenbuch Band III – Die chemische Untersuchung von Futtermitteln. VDLUFA-Verlag, Darmstadt.
- WALDO, D.R., L.W. SMITH und E.L. COX, 1972: Model of cellulose disappearance from the rumen. J. Dairy Sci. 55, 125-129.
- WILSON, J.R., 1993: Organization of forage plant tissues. In: Forage Cell Wall Structure and Digestibility. Eds.: H.J. Jung, D.R. Buxton, R.D. Hatfield und J. Ralph, ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, USA, 1-32.
- YANG, W.Z. und K.A. BEAUCHEMIN, 2006: Physically effective fiber: Method of determination and effects on chewing, ruminal acidosis and digestion by dairy cows. J. Dairy Sci. 89, 2618-2633.
- ZEBELI, Q., J. DIJKSTRA, M. TAJFAJ, H. STEINGASS, B.N. AMETAJ und W. DROCHNER, 2008: Modelling the adequacy of dietary fiber in dairy cows based on the responses of ruminal pH and milk fat production to composition of the diet. J. Dairy Sci. 91, 2046-2066.