

FORELESNINGER I HUSDYERFØRING II

II. FORDØYELSE OG ABSORPSJON

VED

ASMUND EKERN

INSTITUTT FOR HUSDYRERNÆRING OG FØRINGSLÆRE, 1979

INNHold

	<u>side</u>
A. INNLEDNING	1
B. UTVIKLINGEN AV FORDØYELSESKANALEN FUNKSJONELT	2
1. Utstrekning av de ulike avsnitt av fordøyelseskanalen	2
2. Utvikling av formagene hos drøvtyggere	4
a) Vomvolum	4
b) Faktorer som påvirker den funksjonelle utvikling av drøvtyggermagen	5
3. Utviklingen av enzymfordøyelsen hos våre husdyr	9
C. DE ENKELTE FORDØYELSESPROSESSER	10
1. Mekanisk fordøyelse	10
2. Kjemisk fordøyelse	12
a) Produksjon av ulike fordøyelsesvæsker	12
b) Enzymfordøyelse av protein	19
c) Enzymfordøyelsen av karbohydrater	22
d) Enzymfordøyelsen av fett	24
e) Spesielle forhold hos unge dyr	30b
3. Mikrobiell fordøyelse	31
a) Forholdene i vomma hos drøvtyggere	31
b) Bakteriepopulasjonen i vomma	36
c) Forholdet mellom bakterietype, substrat og endeprodukt ved fermenteringen	39
d) Protozoapopulasjonen i vomma	42
e) Omsetning av karbohydrater i vomma	42
f) Omsetning av N-holdige stoffer i vomma	49
g) Omsetning av lipider i vomma	62
h) Omsetning og behov for vitaminer hos vommikrober	68
i) Mikrobiell omsetning utenom vom-nettmage	72
j) Gassdannelsen ved vomgjæringa	74

	<u>side</u>
D. ABSORPSJON	80
1. Mekanismer som påvirker absorpsjonen	80
2. Absorpsjon av metabolitter fra formagene hos drøvtyggere	83
a) Absorpsjon av fettsyrer fra vomma	83
b) Absorpsjon av N-holdige stoffer fra vomma	87
c) Absorpsjon av karbohydrater	88
d) Absorpsjon av inorganiske ioner	88
e) Omsetning i epitelet av vom-nettmage	89
3. Absorpsjon fra løpe hos drøvtyggere og mage hos enmagede dyr	89
4. Absorpsjon fra tynntarm	89
a) Karbohydrater	89
b) Absorpsjon av N-holdige stoffer	91
c) Absorpsjon av fett og resyntese i tarmepitelet	92
d) Absorpsjon av VFA	93
e) Absorpsjon av vitaminer	93
f) Absorpsjon av mineraler og vann	93
5. Absorpsjon fra tykktarmen	94
E. KORT DRØFTELSE OM HVOR FORDØYELSEN AV DE ULIKE STOFFER FOREGÅR - KVANTITATIVT OG KVALITATIVT	94
1. Enmagede dyr	94
2. Drøvtyggere	95

A. INNLEDNING

Hovedfunksjonen til fordøyelseskanalen hos mennesker og dyr er å omsette mat eller fôr til enklere kjemiske forbindelser som kan oppsuges og overføres til blod og lymfe. Herfra blir stoffene transportert til ulike celler og organer hvor de brukes som energikilde og byggesteiner i det intermediære stoffskiftet. Alle levende organismer trenger energi og spesifikke næringsstoffer til vedlikehold og til produksjon. Både energi og næringsstoffer skaffes gjennom maten eller fóret som først fordøyes og absorberes fra fordøyelseskanalen. Funksjonelt har fordøyelseskanalene i prinsippet samme oppgave hos alle dyr, men både opprinnelse og kjemisk sammensetning av rasjonene varierer sterkt innen samme dyreart, men spesielt mellom ulike typer dyrearter. Bare en liten del av fóret har en sammensetning som muliggjør direkte absorpsjon. De fleste stoffer må prepareres ved ekstracellulære enzymer, mekanisk påvirkning og ved mikrobiell aktivitet i fordøyelseskanalen. Det er alle disse prosesser som kalles fordøyelse.

Protein, fett og karbohydrater, de tre hovednæringsstoffene, forekommer bare i forbindelse med levende organismer, planter og dyr. Våre høgere dyr er derfor avhengig av å få mat som enten stammer fra planteriket (vegetabilsk) eller fra dyreriket (animalsk).

Våre husdyr hører for en stor del til herbivore dyr, men disse faller i to klasser. For det første har vi de som har vom (ku, sau, geit, elg, rein etc.) med en utbredt mikrobiell omsetning av plantemateriale i formagene. Denne mikrobielle omsetning foregår før fóret når kjertelmagen og tarmen hvor enzymfordøyelsen hovedsaklig foregår. Den andre klasse herbivore dyr har bare ett mageavsnitt (hest) og hos disse foregår den mikrobielle fordøyelsen hovedsaklig i stor- og blindtarm, d.v.s. etter den enzymatiske fordøyelse.

De omnivore dyr (gris, mennesket) lever på en blandingskost av planter og dyr (altetere), men dietten kan variere svært mellom arter og også mellom regioner der de lever. Fordøyelsen hos disse er i hovedsak enzymatisk som hos de karnivore dyr.

Grisen er alt nevnt som et eksempel på omnivore dyr, men ifølge HILL (1970) har grisen etter domestiseringen utviklet seg i retning av å bli planteeter. Det er således ikke ubetydelig mikrobiell fordøyelse også hos grisen, iallfall hos voksne gris, men denne omsetning er hovedsaklig lokalisert til tykktarmen.

Som her nevnt har fordøyelseskanalen utviklet seg funksjonelt i ulike retninger hos forskjellige dyrearter. CHURCH (1975 - part I) har spekulert over årsaken til at utviklingen har gått i ulik retning og kommer frem til to mulige årsaker:

1. Fordøyelseskanalen har utviklet seg for å tilpasse seg det fôr som dyrene tar opp.
2. Dyrene velger ut fôr som kan håndteres av fordøyelseskanalen til dyret.

CHURCH (1975) mener at første alternativ er mest sannsynlig selv om det kanskje har liten interesse å vite hvem som var først ute; egget eller kyllingen.

B. UTVIKLINGEN AV FORDØYELSESKANALEN FUNKSJONELT

Fra anatomien vil vi huske at fordøyelseskanalen hos våre husdyr utvikler seg alt i fosterstadiet og er først et enkelt rør som går fra munn til endetarmsåpningen. Alt tidlig i fosterstadiet skjer en differensiering i mageavsnitt og tarm. Denne utvikling har nådd et stadium som ved fødselen gjør avkommet i stand til å fordøye og absorbere iallfall visse næringsstoffer som melk som er den naturlige føde for nyfødte individer blant pattedyr. Utviklingen, både anatomisk og funksjonelt, fortsetter etter fødselen, og denne utvikling er forskjellig hos de ulike dyrearter.

1. Utstrekning av de ulike avsnitt av fordøyelseskanalen

Fordøyelseskanalen består av munn, svelg, spiserør, mage, tynntarm, blindtarm og tykktarm hvorav de fire siste utgjør den egentlige fordøyelseskanal slik vi ofte oppfatter det. Det relative forhold mellom de ulike avsnitt i fordøyelses-

kanalen vil variere med bl.a. alder (utvikling) og fôring. Som en pekepinn for både det absolute og relative volum hos utvoksne dyr av ulike arter tas med en oversikt etter COLIN (1871) (cit. Duker 1970).

Tabell 1. Relativ og absolutt volum av fordøyelseskanalen

	Storfe	Sau og geit	Hest	Svin	Hund	Katt
Mage	70,8	66,9	8,5	29,2	62,3	69,5
Tynntarm	18,5	20,4	30,2	33,5	23,3	14,6
Blindtarm	2,8	2,3	15,9	5,6	1,3	
Stortarm og rektum	7,9	10,4	45,4	31,7	13,1	15,9
Totale volum, l	356	44,2	211	27	7,0	0,6
Lengde av tarmen, m	57,1	32,7	29,9	23,5	4,8	2,0
Forhold kroppslengde: tarmlengde	1:20	1:27	1:12	1:14	1:6	1:4

Som det går fram av tabellen er det stor variasjon i såvel relativ som absolutt kapasitet av fordøyelseskanalen hos ulike dyrearter. Generelt sett er volumet av fordøyelseskanalen minst hos carnivore dyr, dernest kommer omnivore og med størst kapasitet hos herbivore dyr der drøvtyggere står i en særklasse. Stort sett samme relasjoner gjelder for tarmlengde i forhold til kroppslengde.

Av de ulike mageavsnitt hos utvokste drøvtyggere er vomma det absolute største avsnitt og utgjør omlag 50% av det totale volum av fordøyelseskanalen og omlag 70% av totale magevolum. Det bør nevnes at det er vanskelig å angi volum av ulike avsnitt. Man støter på målevansker i det veggene i fordøyelseskanalen vil strekke seg. I visse tilfeller er målingene foretatt ved fylling av vannballonger som er plassert i vomma. I undersøkelsene av PALOHEIMO (1944) ble vomvolumet målt ved overtrykk av vann og han fant at kyr med levendevekt 217-409 kg hadde et vomvolum slik målt på 90-225 l. Spørsmålet er om vomma er funksjonell ved slikt volum. Volumet av vom-nettmage ved disse målinger tilsvarer maksimalt volum in vivo og med et overtrykk på 3 cm vann vil volumet være

1,5-1,7 ganger høgere enn maks. volum av vominnhold. Det er derfor nyttet andre mål ut fra målinger foretatt umiddelbart etter fóring og vanning. Slike målinger og beregninger er foretatt av bl.a. WARNER & FLATT (1965) som kom til at kyr med levendevekt 464-573 kg hadde et vominnhold på fra 39 kg og helt opp til 125 kg og et volum (beregnet til 42-136 l alt etter forholdene. Målingene av WARNER et al. (1956) viste en variasjon på vomvolum mellom 60 og 120 l for kyr på 404-573 kg levendevekt. Forholdet mellom de ulike mageavsnitt vil naturlig variere, men som "normale" verdier for relative forhold mellom mageavsnittene er angitt (WARNER & FLATT 1965):
 Vom-nettmage 85-88%, bladmage 6-7% og løpe 6-8%.

2. Utvikling av formagene hos drøvtyggere

Ved fødselen er vomma liten og dårlig utviklet. Det er regnet at hos nyfødte kalver vil vomvolumet være i størrelsesorden 0,5-1,6 l (WARNER et al. 1956). Løpen er langt større og utgjør 56-61% av totalt magevolum. Det er beregnet at volumet av vom-nettmage kan settes i relasjon til vekten av dyret og at normalt er vom-nettmagekapasiteten 23-38 l/100 kg empty body weight. Ut fra disse forhold er det vist at kalvene når en normalt vom-nettmage/kroppsvekt forhold i det minste ved 12-16 uker (WARNER & FLATT 1965). BLAXTER (1954) mener at full utvikling er nådd først etter 6 til 9 mndr. Utviklingen betyr en økning i relativ kapasitet på 6-8 ganger og en absolutt økning på 15-25 ganger. Hos sau er det liknende forhold, og en rekner full utvikling ved ca. 8 uker ved normal fóring.

a) Vomvolum

Det er foretatt målinger av vomvolumet hos kalver som er gitt melk, kraftfór og høy fra fødsel til 16 ukers alder. Vekten av vominnholdet økte absolutt og relativt fram til ca. 8 ukers alder da innholdet utgjorde 9-10% av dyrets vekt. Tilsvarende forhold er observert hos lam på beite der det var økning i fóropptak til ca. 8 ukers alder og fra da nådde vominnholdet et platå på ca. 7%.

Vevsvekt. Vevsvekta av fordøyelsesorganene er ofte brukt som referanse på utvikling av fordøyelseskanalen. Noen resultater er angitt for kalv og sau.

Tabell 2. Utvikling av mageavsnittene hos drøvtyggere

	Alder, uker				
	0	4	8	16	34-38
<u>Storfe:</u>					
Vom-nettmage	38	52	60	67	64
Bladmage	13	12	13	18	25
Løpe	49	36	27	15	11
<u>Sau:</u>					
Vom-nettmage	38	63	75	75	73
Bladmage	7	5	5	6	7
Løpe	55	32	20	19	19

Det er klart vist at vom-nettmage vokser raskest i de første uker etter fødselen hos både sau og storfe. Utviklingen går mye seinere for bladmagen enn for vomma. I forhold til kroppsvekten (% av kroppsvekt) er det funnet relativt liten endring for løpen, mens både vom-nettmage og bladmage utviklet seg mye raskere til 18 uker etter fødsel, og bladmagen vokser lengst, kanskje til 1 års alder.

b) Faktorer som påvirker den funksjonelle utvikling av drøvtyggermagen

Det er uten videre klart at utviklingen av fordøyelseskanalen er styrt av dyrets indresekretoriske funksjoner. Dette forhold er vist i en rekke undersøkelser. Det som vi her er mer opp-tatt av er at det er ytre faktorer bl.a. fóringen som kan virke modifiserende på denne utviklingen som ellers normalt følger alderen eller dyrets øvrige fysiologiske utvikling.

Fóring og fórr: Det er demonstrert at drøvtyggere som blir fóret bare på flytende føde ikke viser "normal" utvikling av formagene. I de fleste tilfelle vil slik fóring resultere i mindre volum, tynnere vegger og rudimentær papillær vekst og utvikling i vom-nettmage og bladmage. Melkefóring vil således senke utviklingen, men ikke hindre utviklingen.

Det er rapportert at den mest drastiske og raske endring i utvikling av formagene hos drøvtyggere finner sted når dyrene tar til å ete "tørrfórr" i form av grovfórr og kraftfórr. Volumet synes å bli raskt utviklet med opptak av grovfórr, og det samme gjelder muskelvevet eller "vevsvekten" av magene. Man skal også huske at grovfórr også virker gunstig på utviklingen av vompapillene.

Virkingen av kraftfórr alene er mindre klar. Enkelte rapporter tyder på at volumutviklingen kan bli satt noe tilbake, men at vom-nettmage ellers utvikler seg helt normalt. Forsøkene ved Cornell (WARNER & FLATT 1956) viser imidlertid at kraftfórrfóring resulterer i økt kapasitet av vom/nettmage, økt muskelutvikling av formagene og normal papilleutvikling. Det synes derfor klart at "tørrfórr" per se synes å representere den stimulering som er nødvendig. Nyere undersøkelser antyder likevel at grovfórr er gunstig og ønskelig for rask volumvekst og normal utvikling av vom-nettmage. Således fant TAMATE et al. (1962) at ved å gi bare kraftfórr til kalver ble lengden av vompapillene redusert, mens litt høy sikret normal utvikling. Det er funnet parakeratose ved ensidig kraftfórrfóring. Derfor konkluderer WARNER & FLATT (1965) med at litt høy er nødvendig, men at kanskje selv 10% vil være tilstrekkelig for normal utvikling av vompapiller.

Det er antydnet at slutt-produktene av vomgjæringen, d.v.s. de flyktige fettsyrer representerer en viktig stimulans for vomutviklingen, spesielt papillene. Dette forhold er tydelig vist i forsøk ved Cornell (FLATT et al. 1958). Forsøkene viste at "ufordøyelig masse" som plastikksvamper var uten effekt på utvikling av vompapillene. Derimot ga salter av fettsyrer utvikling med effekt i følgende rekkefølge: smørsyre > propionsyre > eddiksyre, mens glukose og klorider av natrium og kal-

sium var uten effekt (SANDER et al. 1959). Det er senere vist at infusering av VFA ga samme type utvikling som ved naturlig fôring.

Som kjent vil store mengder fettsyrer bli absorbert og delvis omsatt i vomepitelet hos voksne drøvtyggere. Undersøkelser er foretatt i USA (SUTTON et al. 1963) over absorpsjonen av VFA hos kalver av ulik alder og fôring. Det er liten grunn til å gå i detaljer, men vi tar med hovedresultatene: Absorpsjonen av VFA var låg hos alle kalver 1. leveuke. De kalvene som fikk melk som eneste fôr viste videre liten vomutvikling gjennom de 13 ukers forsøksperioden. Kalvene som fikk graspeddels + kalvestarter endret seg sterkt med tiden. Etter fire uker var det tydelig utvikling av vompapillene og etter 13 uker var mukosa nokså lik den man finner hos voksne drøvtyggere med godt utviklede papiller og brunfarget tone.

Absorpsjon av syrer fra vomma er målt hos kalver av ulik alder og etter ulik fôring. Igjen ble det vist at etter melkefôring var absorpsjonskapasiteten (tilført VFA) låg hele 4 ukers perioden, (SUTTON et al. 1957) og vedble så lenge melkefôringen varte (19 uker). Hos kalver på blandet fôring økte absorpsjonskapasiteten raskt og gradvis og var bedre ved 8 enn ved 4 uker og tydelig bedre ved 13 enn ved 8 uker. Hos melkefôrede kalver gikk absorpsjonskapasiteten raskt opp når kalvene fikk blandet fôring (grovfôr + kraftfôr).

Den tredje egenskap ved utviklingen av formagene synes å være knyttet til omsetningen av flyktige fettsyrer i epitelet. Hos en velutviklet drøvtyggermage vil omsetningen av smørsyre og i mindre grad propionsyre gå raskt i mukosa av vom, nett- og bladmage. Igjen er funnet at kalvene som er 1-2 dager har liten evne til å omsette smørsyre mens hos kalver på 13 uker har samme evne som hos voksne drøvtyggere (KNOX 1960). Mukosa i formagene har på samme måte som levra stor evne til å omsette butyrat til ketonlegemer.

McGILLIARD et al. (1965) konkluderer ut fra egne forsøk og litteraturstudier at VFA stimulerer absorpsjonsevnen, stoffskifteaktiviteten og strukturutviklingen og at disse tre deler av VFA-virkningen er korrelert. Det synes som om VFA's stimulering av stoffskiftet i mukosa er den egentlige grunnleggende faktor ved å stimulere strukturutviklingen, mens virkningen på absorpsjonen synes å være mer indirekte.

Fordøyeligheten av cellulose er nær knyttet til vomutviklingen. In vitro fordøyelighet av cellulose med vomsaft fra kalver av ulik alder og føret på melk + høy ad lib. er prøvd i tre forsøk. Fordøyeligheten av cellulose ^{økte} kraftig de første 5 uker med en noe svakere økning fram til ca. 15 uker som forsøkene varte. I to av forsøkene økte in vitro cellulosefordøyeligheten fra ca. 25% i uke 1 til ca. 45-50% ved uke 4 og ca. 60% ved uke 15. Variasjonene var store mellom dyr, mellom uker og mellom forsøk.

Ved fødselen er mage-tarm nærmest sterile og husdyrene må utvikle den såkalte vom-flora. Det samme gjelder forøvrig også tarmfloraen. Nærmest alle bakterier i vom-nettmage er spesifikke selv om det kan finnes mange unntak (WARNER 1956). Det blir alminnelig antatt at unge drøvtyggere må "smittes" for å utvikle normal mikrobeaktivitet i vom-nettmage. BRYANT & SMALL (1960) har f.eks. isolert kalver i 17 uker og da inokulert med vom-væske. Hos de kalvene som ble holdt isolert ble utviklingen av mikrobe-populasjon i vom-nettmage modifisert. Det ble funnet færre cellulose-spaltende bakterier og mange laktatfermenterende bakterier. Noen typiske vom-mikrober ble funnet. Forsøk har vist at en viss bakterieflora vil bli etablert på et tidlig stadium enten dyra blir holdt isolert eller holdt sammen med andre dyr. Det blir antatt at unge drøvtyggere oppnår mikrobiell vekst ved oral kontakt med eldre dyr eller muligens ved inhalering av organismer som svever i lufta. WILLIAMS & DINUSSON (1972) har rapportert resultater fra kalver som er isolert fra sine mødre innen 1-2 døgn og deretter holdt i fullstendig isolasjon. Hos portozoa-fri kalver nådde anaerobe og fakultative organismer høgt antall allerede 7-9 dager etter fødsel for deretter å gå noe tilbake. Cellulose-spaltende

bakterier ble funnet i antall av 10^4 /g vominnhold 5.-7. dag, og det var tydelig at vomsaft spaltet cellulose. Man antok at organismene stammet fra mora eller fra fôret og vannet.

Av interesse er å nevne at mikrofloraen i bakre delen av tarmkanalen synes å utvikle seg raskt. Strikt anaerobe mikrober er funnet i antall av 10^8 - 10^{10} allerede etter 3 døgn i blindtarmen hos drøvtyggere.

Protozoa forekommer vanligvis i langt mindre antall enn bakterier hos voksne drøvtyggere på vanlig fôrrasjon. I motsetning til bakterier synes kontakt med eldre dyr å være viktig for utvikling av protozopopulasjon. Full isolasjon synes effektiv mot utvikling, mens når unge drøvtyggere blir holdt sammen med eldre eller at det blir foretatt "kunstig" overføring av protozoer, vil protozo-populasjonen utvikle seg i løpet av 1-2 uker hos sau, storfe og buffalo ved en vomreaksjon på 6. Det er vist at melkefôring hemmer utvikling også av protozoa-populasjonen, men at kalvene vanligvis har en fullt utviklet flora innen 3 ukers alder.

3. Utviklingen av enzymfordøyelsen hos våre husdyr

Ved fødselen blir næringsforsyningen til fosteret fra mora brutt, og det nyfødte individ blir brått avhengig av næringsforsyningen gjennom egen fordøyelse og absorpsjon. Vi har allerede diskutert formagene hos drøvtyggere, hvordan de gradvis utvikler seg anatomisk og funksjonelt. Noe tilsvarende skjer også ved enzymfordøyelsen selv om dyrene allerede ved fødselen har stor evne både til å fordøye og absorbere visse fôrslag, spesielt melk, iallfall gjelder det for pattedyr. Det er klart at fordøyelseskanalen blir utsatt for en meget sterk påkjenning like etter fødsel ved plutselig å måtte ta imot, fordøye og absorbere store fôrmengder, ja egentlig ofte relativt større fôrmengder enn hva voksne dyr tar opp.

Sekresjonen av ulike fordøyelsesenzymmer er studert hos våre husdyr og viser en tydelig trend som kan være forskjellig for ulike enzymer og dyrearter. Av pedagogiske og faglige grunner er det mest logisk å ta med mer om de faktiske endringer i selve fordøyelsesprosessen (enzymfordøyelsen) under et senere avsnitt.

C. DE ENKELTE FORDØYELSESPROSESSER

1. Mekanisk fordøyelse

Vi fører våre husdyr slik at de skal få tilført de næringsstoffer som er nødvendig for vedlikehold og produksjon. De kjemiske forbindelser som utgjør fôr og fôrresjoner er både mangeartet og tildels komplekse. Dyrene kan ikke uten videre suge opp, transportere eller omsette i det intermediære stoffskiftet slike komponenter. De må først brytes ned til enkle forbindelser med molekylstørrelse og egenskaper som gjør at de kan absorberes og omsettes. Dette er nettopp hensikten og nødvendigheten med fordøyelsesprosessene, at fôret brytes ned til absorberbare komponenter som også kan transporteres og assimileres (NEHRING 1972).

Man skiller logisk mellom tre forskjellige fordøyelsesprosesser:

1. Mekanisk fordøyelse
2. Kjemisk fordøyelse (enzymfordøyelse)
3. Mikrobiell fordøyelse

Den mekaniske fordøyelse består først og fremst av tyggingen av fôret (hos drøvtyggere også drøvtygging), men også den mekaniske påvirkning som fôr og chym (digesta) blir utsatt for ved mage- og tarmbevegelser, må regnes med til den mekaniske fordøyelse. Fôret tas opp på ulike måter ut fra dets fysiske form og etter hvilke dyreart som opptar det. Det sier seg selv at flytende fôr ikke blir utsatt for den mekaniske påvirkning som tyggingen representerer og som er viktigst for ulike grovfôr og fôr med hard og "glatt" overflate. Hensikten med tyggingen er først og fremst å findele fôret slik at fordøyelsesvæskene får større overflate og bedre angrepspunkter. Man skal heller ikke se bort fra betydningen av at ved tyggingen blir fôret blandet med spytt og dette beskytter slimhinnene i munn, svelg og spiserør.

Tyggingen er mer eller mindre grundig ut fra det tannsett dyrene er utstyrt med, og ut fra den konsistens fóret har. Således vil carnivore dyr tygge fóret (kjøtt) lite, mens planteetere har et tannsett som gjør at de kan "male" fóret før svelging som hos f.eks. hest. Drøvtyggere vil tygge fóret mindre, men her kommer drøvtyggingen inn som et viktig tillegg til tyggingen ved opptak av fórt. Ved opptak av fórt vil ofte tyggingen bli begrenset til hva som er nødvendig for å blande fóret med spytt for å danne bolus av passelig størrelse og fasong for svelging.

Selv om drøvtyggere eter raskt og "sluker" fóret, vil mer fiberrike rasjoner kreve betydelig tid og energi for tyggearbeidet. FULLER (1928) fant ifølge CHURCH (1975) at kyr brukte 94 kjevebevegelser per min. for kraftfórt og ca. 78 kjevebevegelser pr. min. for høy ved vanlig fóring. I et engelsk forsøk (FREER & CAMPLING 1965) fikk kyrne 18,1 kg fórt pr. dag og med følgende antall tyggebevegelser pr. dag: langt høy 19.350, tørket gras 22.190 og kraftfórt 5.170. Dersom man tar med drøvtyggingen vil antall tyggebevegelser bli fordoblet og GORDON (1958) har rapportert at antall kjevebevegelser hos kyr kan gå opp i 50-80.000 pr. dag.

Det er vist at tida dyra (drøvtyggere) bruker til å tygge og drøvtygge fóret vil avhenge bl.a. av egenskaper ved fóret, bl.a. den fysiske form. Dette er vist i tabell 3.

Tabell 3. Tid til eting og drøvtygging av ulike fórt (BALCH 1971)

	Tid i min/kg tørrstoff		
	Etetid	Drøvtygging	Totaltid
Bygghalm	41-58	94-133	145-191
Middels godt høy	20-40	63-87	103-109
Godt høy	27-31	55-74	87-105
Grassurfórt	31-58	60-83	99-120
Kraftfórt, pellets	4-10	0-25	4-29
Finmalt halm	11-24	0-20	11-31
Finmalt høy	13	0-6	13-19

Etetida er her klart lenger for langt grovfór, tørt eller ensilert, enn for kraftfór og malt grovfór. Det samme gjelder drøvtyggingen. At kyrne bruker lang tid til tygging (eting) og drøvtygging kan illustreres med følgende data:

Med et opptak på 8 kg tørrstoff i høy eller grassurfór og 8 kg tørrstoff i kraftfór vil kyrne bruke ca. 14-18 timer til tygging og drøvtygging. Mindre rasjoner gir selvfølgelig mindre etetid og tid til drøvtygging. Således er det observert ca. 5 timers etetid daglig hos kalver på høyfóring og mindre enn halvparten ved fóring med pellets.

Man har lite rede på hvor finfordelt fóret er ved svelging. Hos melkeku har GILL et al. (1966) funnet en midlere partikkelstørrelse på 12-16 mm ved høyfóring og betydelig større ved fóring av friskt gras.

Betydningen av tygging på fordøyeligheten er undersøkt av bl.a. BAILEY & BALCH (1961) ved å gi fóret gjennom vomfistel og ved valig fóring. Det var ingen forskjell i rasjonsfordøyeligheten, men dyrene kompenserte den manglende tygging når fóret ble gitt gjennom vomfistel ved økt drøvtygging (+44%). BAILEY (1962) undersøkte fordøyeligheten in vitro (nylon bag) for gras som var tygget og utygget hos kyr. I dette tilfelle var fordøyeligheten (disappearance) av tørrstoff, protein, og aske betydelig bedre, særlig 1. time for graset som var tygget, men det var fortsatt forskjell etter 13 timer. Tilsvarende resultater er forøvrig vist i andre forsøk, og demonstrerer betydningen av at fóret findeles.

2. Kjemisk fordøyelse

a) Produksjon av ulike fordøyelsesvæsker

Mye av den kjemiske fordøyelse som skjer med fóret under fordøyelsen skyldes virkningen av enzymer. Enzymene stammer fra dyrets egen sekresjon eller fra mikroorganismer som lever i fordøyelseskanalen. Når man snakker om enzymfordøyelse tenker man vel først og fremst på virkningen av enzymer som produseres av vertsdyret selv, mens den fordøyelse som skjer via enzymer

skilt ut fra mikrober o.s.v. blir betegnet som mikrobiell fordøyelse. Denne terminologi nyttes også her.

Langs fordøyelseskanalen hos høgerestående dyr finnes en rekke kjertler som produserer fordøyelsessekret som inneholder enzymer som er nødvendig for å splitte næringsstoffer i fóret.

Spyttkjertlene og spyttsekresjonen. Spyttkjertlene refererer seg til flere sett av parvise kjertler og flere enkeltkjertler lokalisert omkring munn-svelg og med utførselsgang i munn/svelg. Spyttet er sekretet fra disse kjertler. Det kan være enten serøst (tynt og klart) eller mykøst (tykt og seigt). Begge typer sekret inneholder protein, det mykøse proteinet mucin som er et gluco-protein.

Spyttets funksjon er mangeartet, ikke minst hos drøvtyggere. Det er allerede nevnt at spyttet øver en viktig funksjon som smøremiddel for fórbolus ved svelging og transport gjennom spiserøret, og at denne funksjon gjerne står i forhold til fórets beskaffenhet. Hos våre husdyr er fóret ofte tørt og tildels i melform som ville gjøre det vanskelig å svelge uten iblanding av spytt. Derfor kan spyttmengden i en forbolus være flere ganger vekten av selve fóret. Dernest kan bolus bli "coatet" med slim som gjør at fóret "glir lett" i spiserøret.

Spyttet hos mennesker og enkelte dyr inneholder et karbohydrat-spaltende enzym ptyalin eller α -amylase. Grisespytt inneholder noe ptyalin mens katt, hund og hest og drøvtyggerspytt ikke inneholder enzymer. Det må nevnes at hos unge drøvtyggere finnes et enzym som delvis blir betegnet som pregastric lipase eller spytt-lipase som er påvist hos unge drøvtyggere.

En betydning som spyttet har, mens som bare skal nevnes, er at det løser opp faste stoffer slik at smaksvortene kan bli påvirket.

Spyttet inneholder store mengder bikarbonat, natrium og fosfor og tjener som effektive bufferstoffer i vomma hos drøvtyggere. Sammen med slim, urea, magnesium, fosfor og andre mineraler er spyttet også av betydning for næringstilførselen til mikrobene i vomma hos drøvtyggere.

Spyttet er tørrstofffattig: 1-2% tørrstoff og med en pH på omlag 8 hos drøvtyggere. Sammensetning ellers vil variere, ikke minst p.g.a. ulike sekresjonshastigheter. Normalt inneholder spytt langt mindre Na og Cl, men mer K enn plasma, mens HCO_3 -innholdet er dels under (liten sekresjon) og dels over (stor sekresjon) plasmakonsentrasjonen. Sekresjonen av slikt spytt (fra ørespyttkjertlene) synes å bero på aktiv prosess.

Sekresjonen av spytt er dels nerveregulert. PAVLOW's klassiske forsøk viser at spyttsekresjonen er delvis psykisk, og det er ikke nødvendig med fórr for å øke spyttsekresjonen. Likevel er det viktig at fóring og opptak av fórr øker spyttsekresjonen. Økningen er forskjellig for ulike fórr og fórringsmetoder. Således fant RIIS & JACOBSEN (1975) at hos svin som produserte ca. 15 l. spytt pr. dag produserte fra 0 (melkefóring) til 33-55 ml (kraftfórr) spytt de første 5 min etter fóring. Størst sekresjon forekom ved tørrfóring og minst ved melkefóring. Hos drøvtyggere er funnet store variasjoner i spyttsekresjonen. Generelt kan en kanskje si at sekresjonen hos voksne småfe er i størrelsesorden 6-10 l pr. dag (CHURCH 1975), og storfe 100-200 l pr. døgn (BAILEY 1961). Sekresjonen hos ku er målt av bl.a. BAILEY & BALCH (1961) som fant at total-produksjonen ville variere sterkt gjennom døgnnet. Således ble det funnet at sekresjonshastigheten var størst når dyret eter eller tygger drøv og langt mindre ved hvile. Det var eksempler på at sekresjonshastigheten var 2-4 ganger større ved eting og drøvtygging. Det er ikke funnet at sekresjonshastigheten står i forhold til tørrstoffopptaket, men vil holde seg nær konstant pr. tidsenhet innen en relativt stor variasjon i rasjonssammensetning. BAILEY (1959) fant at spyttmengden varierte mellom 0,68 ml/g for pelleterte rasjoner til 3,63 ml/g ved høyfóring, men slik at produksjonen pr. tidsenhet var nær konstant. Dette sier at den totale spyttsekresjon vil avhenge av den tid drøvtyggere bruker til å ete og drøvtygge fóret.

Av interesse å nevne er at spyttsekresjonen synes å være relativt beskjedne hos nyfødte drøvtyggere, men øker så noenlunde i takt med utviklingen av formagene, og når vanligvis voksent nivå ved 7-10 ukers alder hos sau (WILSON 1963) og med tilsvarende utvikling hos kalv (SASAKI 1969). Sammensetningen av spyttet synes også å endre seg med tendens til økende innhold av bikarbonat med alderen.

Kjertler i magen. I formagene hos drøvtyggere er det ingen enzymproduserende kjertler. Derimot i løpemagen som ellers kan sammenlignes med magen hos enmagede dyr, er det aktiv sekresjon av magesaft som også inneholder HCl og enzymer. Sekresjonen av fordøyelsesvæsker i magen er lokalisert i mukosa som kan deles i flere avsnitt: Cardia, fundus, body og pylorus-delen. Den delen som ligger nærmest spiserøret er uten kjertler (er stor hos hest) mens cardiadelen inneholder slimproduserende kjertler. Kjertlene i fundusdelen består av ulike typer celler som produserer mukus (hovedcellene i halsregionen), pepsin (hovedcellene, og saltsyre (parietalcellene) i fundusdelen av magen. I pylorusdelen mangler kjertlene evnen til å produsere pepsin og saltsyre. De produserer i likhet med kjertlene i cardiadelen hovedsaklig slim. Mukus synes å virke beskyttende på mageslimhinnen mot pepsin og saltsyre som ellers vil medvirke til fordøyelse av fôrprotein.

Rennin er tilstede i magesaften hos unge kalver, lam og killinger og muligens også hos unge svin og såkalte gastric lipase finnes i magesaft hos unge kjøttetere (HILL 1970).

Sammensetningen av magesaft er dominert av sekretet fra parietalcellene (HCl) og hovedcellene (mukus + pepsinogen). Reaksjonen kan variere fra sterkt sur (sterk sekresjon) og til svakere surhet ved sult da det er relativt liten sekresjon av syre. Sekresjonen av magesaft blir påvirket av opptak av fôr, men kan påvirkes ved syn og lukt av fôr (kfr. PAVLOW's forsøk). Ved skamføring, d.v.s. at fôret ikke kommer ned i magen, utløses sekresjon av magesaft med høgt innhold av saltsyre og pepsin. Sekresjon av saltsyre synes å være hormonregulert, d.v.s. av gastrin utskilt fra mageslimhinnen. Pepsinutskillelsen synes ikke å være hormonregulert.

Det finnes også inhibitorer mot sekresjonen av magesaft. Både syn og lukt av uappetittelig fôr og smerter m.m. kan nedsette magesaftsekresjonen. Økt surhet i magen synes i seg selv å hemme videre syresekresjon, og dette skjer fordi gastrinsekresjonen nedsettes ved pH under ca. 2,5. Også videreføring av urt chym til duodenum hemmer magesaftsekresjon gjennom hormonet enterogastrin fra duodenum. Mengder av magesaft er omlag 5-6 l hos sau og 30-35 l hos ku (HILL 1965).

I duodenum tømmes sekretet fra pankreas og fra lever (galle), begge store kjertler som ligger utenfor fordøyelseskanalen. Pankreas er både en enzymproduserende kjertel og en endokrin kjertel som produserer hormonene insulin og glucagon. En rekke viktige enzymer blir produsert i pankreas: α -Gamlase, pankreas lipase, og en rekke proteinspaltende enzymer som trypsinogen, chymotrypsinogen, prokarboksylpeptidase og nuklease.

Sekretet fra pankreas består hovedsaklig av to komponenter: en klar vannfase med vanlig svært høgt innhold av bikarbonat med mindre av klorider og en organisk fase som inneholder enzymer. Bikarbonatet er viktig til nøytralisering av det sure chymet som kommer fra magesekken og for regulering av reaksjonen til pH-verdier som passer for tarmfordøyelsen med enzymer. Konsentrasjonen av bikarbonat er avhengig av sekresjonshastigheten slik at den stiger med økende sekresjon. Det samme gjelder også klorid mens konsentrasjonen av katjonene kalsium, kalium og natrium er nær det man finner i blodserum.

Sekresjonen av pankreassaft ligger under hormon- og nervekontroll. Når sur chym kommer over i duodenum blir det produsert et hormon sekretin fra slimhinnen i duodenum og som stimulerer pankreas til å produsere saft rik på bikarbonat, men fattig på enzymer. Et annet hormon produsert i duodenum, pancreozymin, vil stimulere utskillelse av enzymrik pankreassaft.

Pankreassaften inneholder som allerede nevnt, en rekke fordøyelsesenzymmer som kan spalte karbohydrat, fett og protein. Nå virker sekretin først og fremst til økt utskillelse av mengde pankreassekret og med høgt innhold av bufferstoffer. Dette er viktig for at enzymene kan få gunstigere forhold, d.v.s. høyere pH enn i magen. Som en forstår, vil både mengde og sammensetning av pankreassaft variere sterkt avhengig av stimuli til kjertelen. Alle enzymer synes å bli påvirket i samme retning (HILL 1971), d.v.s. at økt utskillelse av amylase også vil bety økt utskillelse av proteinspaltende og fettspaltende enzymer. Spørsmålet er om det relative forhold mellom de ulike enzymer vil variere, og under hvilke forhold. Man har spurt om det foregår en gradvis adaptasjon av kjertelsekresjonen avhengig av om en fører med karbohydratrike, proteinrike eller fettrike førrasjoner. Mye er fortsatt nokså usikkert. Iflg. HILL (1971) er det nå vist at hos rotter har amylase og chymotrypsinogen-sekresjonen økt ved å øke mengden av henholdsvis karbohydrater og protein i fóret. Derimot var mengden av lipase og trypsin uendret ved slik endring av fóret. Liknende økning i proteaseaktiviteten er vist hos enmagede dyr ved økt protein i fóret (SNOOK 1973), mens det hos sau ikke er funnet økt utskillelse av pankreasproteaser ved infusjon av protein i tynntarmen (BEN GHEDALIA et al. 1976). Hvilke stimuli som er effektive for økt utskillelse av pankreassaft er undersøkt hos hund. Her har det vist seg at både proteiner (amino-syrer) og oljer har vært effektive, mens karbohydrater ikke har økt amylasesekresjonen hos dette dyreslag. Man bør kanskje understreke at hunden vanligvis er kjøtteter først og fremst, og en kan neppe uten videre overføre resultatene til andre dyreslag.

Levra er en av de største og mest aktive organer i dyreorganismen og dens funksjon er mangeartet:

1. Sekresjon av galle
2. Intermediær omsetning av karbohydrater, fett og protein
3. Detoxifisering av skadelige stoffer
4. Lager for vitaminer og visse mineraler
5. Destruksjon av røde blodlegemer
6. Dannelse av blodprotein

Sekresjon av galle er en aktiv prosess som utføres av levercellene. Sekresjonen foregår kontinuerlig, men varierer med gjennomstrømming av bl.a. blod gjennom levra, av sammensetningen av dietten og fordøyelsestilstand. Reguleringsmekanismen er både humoralsk, kjemisk og antakelig nervøs. Sult vil nedsette produksjonen, mens fóropptak og da særlig ^{av} fettrik føde vil øke utsondringen. Hos mennesker og hos hunder regner en med at gallesekresjonen når et maksimum 2-5 timer etter et måltid for deretter å avta gradvis.

Sekretin og substanser som øker sekretinavsondringen vil også stimulere gallesekresjonen slik at galle og pankreas-sekresjonen forløper parallelt, særlig ved starten av et måltid.

Mennesker og mange husdyr er utstyrt med galleblære som fungerer som lager, og gjør at tilførselen til tarmen foregår ujevnt. Blæren fungerer også ved absorpsjon og derved konsentrasjon av galle.

Gallens hovedbestanddeler er gallesalter og gallepigment, men den inneholder også kolesterol, lesitin, protein og forskjellige elektrolytter. Gallen inneholder ca. 3% tørrstoff og har svak alkalisk reaksjon. Gallesyrene er kolsyre og desoxykolsyre som er nedbrytningsstoffer av kolesterol. Gallesaltene (salter av gallesyrene) utgjør halvparten av tørrstoffet og har en viktig funksjon ved fettfordøyelsen. Det synes å være en klar korrelasjon mellom ernæring og gallesyrene. Således vil karnivore dyr ha en galle med mye taurin, mens herbivore vil ha dihydroxysyrer.

I tarmen finnes det fordøyelseskjertler av ulike slag. Brunnerske kjertler finnes i mukosa eller submukosa i duodenum, og disse produserer en mykøs væske med pH 7-8 og som antakelig ikke inneholder fordøyelsesenzym. Oppgaven er å beskytte tarmen ved å nøytralisere magesyren som kommer over i duodenum. Bikarbonatinnholdet er høgt. Sekresjonen er styrt av humorale og nervøse mekanismer, endel av sekresjonen skjer spontant, og den øker ved fóring. Det er funnet relativt sterk sekresjon i duodenum hos

f.eks. hund, med innhold av amylase, lipase, sukrase og laktase men det er uklart om disse er sanne sekret eller stammer fra innhold i avslitte celler i tarmen (HILL 1970).

Lieberkühnske kjertler finnes gjennom hele tarmkanalen og er lokalisert i mukosa. Disse kjertler er gjerne betegnet som tarmkjertler og utskiller tarmsaft, et tynntflytende sekret som inneholder enzymet enterokinase som er nødvendig for aktivering av trypsin.

b) Enzymfordøyelse av protein

Spaltingen av proteinet til aminosyrer i fóret foregår ved hjelp av proteolytiske enzymer (hydrolaser). De viktigste av disse er pepsin fra magesaft, trypsin fra pankreas og en rekke peptidaser fra tarmsaften.

Proteinfordøyelsen ved hjelp av dyrets egne proteaser starter i magesekken hos enmagede dyr og i løpen hos drøvtyggere. Magesaften utskilt fra pylorus og funduskjertlene inneholder ved siden av slim også saltsyre som gjør innholdet sterkt surt. Mengden av HCl som blir utskilt reguleres av et hormon gastrin fra pylorusregionens slimhinne. Syreproduksjonen og syreinnholdet er forskjellig for ulike dyrearter slik som denne oversikt viser (NEHRING 1972):

	<u>HCl, %</u>	<u>pH-verdi</u>
Storfe	0,05-0,12	2,1-4,4
Sau	0,04-0,21	1,9-5,6
Kalv	0,13-0,36	1,4-3,9
Svin		1,1-2,0
Hund	0,5-0,6	0,8-1,0
Menneske	0,4-0,6	0,9-1,5

Som man ser er syreinnholdet størst hos kjøttetere og minst hos drøvtyggere der pH kan ligge forholdsvis høgt. Som allerede nevnt vil sekresjonen foregå ujevnt og påvirkes både av sanseinntrykk og av opptak av fó.

Magesaften inneholder proteinspaltende enzym, hvorav det viktigste er pepsin. Pepsinet blir utskilt som propepsin eller pepsinogen, og under påvirkning av saltsyre blir det overført til aktivt pepsin ved fraspalting av 42 aminosyredeler (peptider). Molekylvekten går ned fra ca. 40 000 til 33 000 (LEHNINGER 1972). pH-optimum for pepsin ligger i området pH = 2, men enzymet er aktivt også ved høyere reaksjon. Det finnes i virkeligheten flere pepsinenzym med noe ulik virkning og pH optimum.

Pepsinet viser en viss spesifikk virkning og vil særlig virke ved peptidbindinger med tyrosin, phenylalanin, tryptofan og leusin. Generelt sett vil således pepsinet angripe de fleste proteinstoffer og spaltingsproduktet er hovedsaklig ulike polypeptider.

Chymosin eller rennin utskilles med magesaften hos unge dyr, spesielt hos kalver, lam og geitekillinger og muligens også hos unge griser (HILL 1970). Også dette enzym blir utskilt som inaktivt enzym og aktivert ved syrepåvirkning. Enzymet er viktig for spalting av kasein hos melkeførede unge dyr. Stort sett kan man si at renninet har pepsinets virkning hos unge dyr, men optimal pH ligger betydelig høyere. Rennin vil medføre både en koagulasjon og en spalting:

Kasein \rightleftharpoons Albumose + parakaseinat (oppløst)

Parakaseinat + Ca⁺⁺ \rightleftharpoons Ca-parakaseinat (gel)

Koagulasjon har betydning for fordøyelsen av melk fordi:

1. Det fremmer spaltingen
2. Koaguleringen fører til lengre opphold i magen

Spaltingsproduktet er det samme som for pepsin.

Når mageinnholdet kommer over fra mage til tolvfingertarmen er innholdet surt, pH ca. 2 hos drøvtyggere (HILL 1965). Surheten avtar vanligvis raskt og pepsinet mister sin virkning. Dette er i stor grad forårsaket av sekretet fra de Brunnerske kjertler som har høgt innhold av bikarbonat.

Pankreassaften, sekretet fra bukspyttkjertelen blir utskilt i tolvfingertarmen gjennom egen utførselsgang. Bukspyttet inneholder flere proteolytiske enzymer: trypsin, chymotrypsin, karboksypeptidase og flere peptidaser. Bukspyttet inneholder i tillegg varierende mengder bufferstoffer, først og fremst bikarbonat.

En rekke faktorer induserer utskillelsen av sekret fra pankreas. Når surt chym kommer fra magen over i tolvfingertarmen, utskilles et hormon, sekretin, fra tarmepitelet i tynntarmen. Dette påvirker pankreas slik at det øker sekresjonen, og sekretet inneholder mye bikarbonat (buffer) og lite enzymer, slik at pH bringes opp til "normale" verdier som er ca. 6-7 hos enmagede dyr og noe lågere, pH 4-5, hos drøvtyggere. Et annet hormon, pancreozymin, blir også frigjort fra tarmslimhinnen når peptider og andre fordøyelsesprodukter når tarmen. Dette hormon stimulerer utskillelsen av bukspytt med høgt innhold av enzym uten nevneverdig endring i mengden av sekret.

Protrypsin er inaktivt ved utskillelsen idet det skilles ut som zymogen. Et tarmenzym, enterokinase, spalter fra et heksapeptid og overfører protrypsin til aktivt trypsin. Trypsinet påvirker i første rekke peptider ved å sette fri de endestilte aminosyrene lysin og arginin (basiske aminosyrer). Trypsin virker aktiverende på protrypsin og også på de andre proteinspaltende enzymer i bukspytt chymotrypsinogen, prokarboksypeptidase og aminopeptidase. Chymotrypsin angriper peptidbindinger som bl.a. phenylalanin, tyrosin og tryptofan (aromatiske og heterocykliske aminosyrer) mens karboksypeptidasene som spalter fra endestilte karboksylgrupper fra peptider gir frie aminosyrer. Aminopeptidasene spalter peptider til aminosyrer.

Tarmsaften inneholder flere proteinspaltende enzymer som ofte gis en gruppebetegnelse erepsiner. Det dreier seg om amino-peptidaser og andre peptidaser. Nukleaser spalter nukleinsyrene til pentoser og pyridin og purin baser. Det er kanskje noe urealistisk å forsøke å vurdere hvor stor betydning de ulike enzymer har for fordøyelsen av protein. I en eldre undersøkelse av FRANKL ble dette imidlertid gjort. Uten at det skal vurderes nærmere her fant man at pepsin betydde 20%, pepsin + trypsin 70% og "alle" 80-85%. Nyere forsøk har vist at den proteolytiske kapasitet normalt langt overstiger behovet for effektiv omsetning av protein hos husdyr. Dette gjelder for enmagede dyr (SNOOK 1973) så vel som for drøvtyggere (BEN- GHEDALIA et al. 1976). Ved inndrypping av 60-140 g protein (kasein eller kaseinhydrolysat, eller gluten) i tynntarmen i en avstand på 5 m, henholdsvis 0,5, 9 og 15 m fra pylorus, ble det funnet samme høge fordøyelighet og absorpsjon hos sau. Forskerne konkluderte med at pepsin her ikke var nødvendig for effektiv proteinfordøyelse, og at pankreas sekresjonen av proteaser langt overgår behovet for vertsdyret i de fleste situasjoner, og videre at selv den distale del av ileum hadde stor nok kapasitet til å fordøye så mye som 130-140 g protein i rasjonen.

c) Enzymfordøyelsen av karbohydrater

Karbohydrater er viktigste energikilde hos herbivore dyr, og kvantitativt betyr denne fraksjonen langt mer enn både fett og protein. Som tidligere fremholdt omfatter karbohydratfraksjonen i fôret kjemisk sett ulike forbindelser fra de enkle sukkerarter som fordøyes og absorberes direkte og til cellulose og andre celleveggstoffer som ikke lar seg spalte av dyrenes egne enzymer, men må omsettes mikrobielt før vertsdyret kan gjøre seg nytte av energien. I dyreorganismen utgjør karbohydratene viktige mellomledd i det intermediære stoffskiftet, men betyr lite som depotnæring i organismen. For at karbohydratene skal kunne absorberes og transporteres må de brytes ned til enkle sukkerarter. Selv disakkarider må omsettes.

Innledningsvis ble det nevnt at fordøyelsesprosessen starter i munnhulen. Dette gjelder til en viss grad også enzymfordøyelsen, iallfall hos enkelte dyrearter. Spyttet inneholder ved siden av en rekke salter også enzymer. Karbohydratspaltende enzymer finnes i spyttet hos mennesker og svin, men ikke hos hest, katt eller hund. Det gjelder α -amylase eller ptyalin som er en 1;4 glukosidase som spalter stivelse til dekstrin som blir videre spaltet til 87% maltose og 13% glukose. Det har et optimums-pH område nær nøytralpunktet (pH 6,2) men det er aktivt over et heller vidt reaksjonsområde og kan derfor fortsette sin spalting etter at maten er kommet over i magen. Maten oppholder seg så kort tid i munnen at dette er nødvendig om ptyalin skal ha betydning. Hovedeffekten av ptyalinet foregår i magen både fordi ptyalin er virksomt ved svak sur reaksjon og fordi det tar noe tid før alt føret blir gjennomsyret av magesaft. Amylaseaktivitet kan foregå i en del av magen, mens pepsinet kan være virksomt i en annen del. Hos mennesker er det vist at amylaseaktiviteten kan fortsette opptil $\frac{1}{2}$ time etter et måltid.

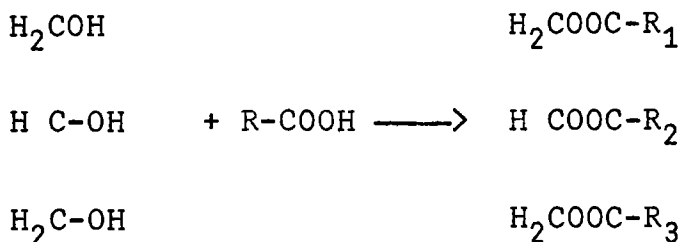
Stivelsen blir ikke fullstendig spaltet i magen selv hos mennesker, men trenger videre spalting i tarmen. Magesaften inneholder ikke karbohydratspaltende enzymer.

Pankreassaften inneholder α -amylase som har omlag samme virkning som ptyalin, d.v.s. den spalter 1,4 glukonbindinger i stivelse og maltose. Amylasen synes å være identisk med spyttamylasen med et optimums reaksjons-område på pH 6-7. Begge disse amy-lasene blir utskilt som aktive enzym, men forlanger visse uorganiske ioner for å virke. Klorid synes å ha størst betydning.

Sekresjonsproduktet i tarmen, tarmsaften eller succus entericus, inneholder en rekke karbohydratspaltende enzymer som maltase, laktase, sukrase som fullfører spaltingen av karbohydratene til enkle sukker som glukose, fruktose og galaktose. Optimal reaksjon for disse enzymer ligger omkring pH 6, d.v.s. noe lågere enn for proteolytiske og lipolytiske enzymer i tarmen.

d) Enzymfordøyelsen av fett

Lipider eller fett utgjør vanligvis en relativt beskjeden del av føret til våre husdyr. Førfettet består av en rekke ulike forbindelser, men den største delen er triglyserider som er estere med fettsyrer av den treverdige alkoholen glyserol.



Fordi lipidene er uoppløselige i vann er hovedfunksjonen til fordøyelsesprosessene å overføre disse ved hjelp av hydrolyse til en form som er løselig i tarminnholdet. Egentlig har fordøyelsen to komponenter: a) Spalting av lipider og b) overføre spaltingsproduktene til en form som kan absorberes.

Selv om den vesentligste del av fettspaltingen som skjer ved innvirkning av enzymer foregår i tarmen, er det vist at det skjer en viss spalting av lipider i magen hos f.eks. unge kalver (drøvtyggere) og hos enmagede dyr som suger mora og til og med hos voksne mennesker (COHEN et al. 1971). Man taler her om spyttlipase, pregastric lipase eller gastric lipase.

Hos kalver er det påvist en viss spalting av lipider i magen (løpen). Denne spaltingen skjer ved innvirkning av lipase som produseres i munnregionen, mens det ikke er påvist produksjon av slik lipase i magen hos kalver (EDWARDS-WEBB & THOMPSON 1978). Forsøk har vist at denne spyttlipasen virker i magen og da særlig spalter kortkjedete fettsyrer, spesielt butyrate (HILL 1970). Kvantitativt synes denne spaltingen å bety relativt lite, iallfall bortsett fra hos unge melkeførede dyr. I forsøkene til EDWARDS-WEBB & THOMPSON (1978) utført med kalver var mindre enn en tredjedel av esterifiserte fettsyrer i føret (melk) spaltet til absorberbare produkter.

HILL (1970) sier at gastric lipase (tributyrylase) er påvist i små mengder i magesaften hos carnivore dyr. Etter nyere undersøkelser er det muligens noe usikkert om denne lipasen egentlig blir produsert i magen (HARRISON & LEAT 1975).

Nå har det vist seg at lipidfordøyelsen foregår nokså forskjellig hos enmagede dyr og drøvtyggere, og disse forhold gjør det logisk med en kort omtale av hver:

Fordøyelse i tarmen hos ikke drøvtyggere: Triglyserider (TG) er den viktigste forbindelsen av lipider som kommer over med mageinnholdet til duodenum. Her blir det blandet med galle- og pankreassekret. Gallesaltene nedsetter overflatespenningen og tillater emulgering av fettdråpene slik at overflaten blir betydelig økt. Pankreaslipase vil virke på fettene i overgang olje/vannfasen og hydrolysere triglyseridene til frie fettsyrer (FFA) og monoglyserol (MG). Disse er egentlig ikke vannløselige, men vil likevel løses i tarminnholdet (ved pH 6-6,5) når gallesaltene kommer over den kritiske micellekonsentrasjon. Slik micelledannelse vil også føre til at andre vann-uløselige stoffer som kolesterol og fettløselige vitaminer blir "løselig" og absorbert. Slik micelledannelse er nå påvist å være av stor betydning for fettfordøyelse, og absorpsjon og pinocytose (d.v.s. absorpsjon som partikler) synes å bety lite kvantitativt.

Etter at fettene er hydrolysert, vil det dannes miceller som hos enmagede dyr består av monoglyserider og frie fettsyrer ved siden av gallesaltene.

Både galle og pankreassaft er nødvendig for optimum fettfordøyelse og absorpsjon. Dersom en eller begge komponenter mangler, vil fettfordøyelsen nedsettes. Ved mangel på lipase vil hydrolysen bli hindret. Fordi TG er nærmest uløselig i gallesaft er det ingen muligheter til å transportere fettene til mukosacellene. Derfor vil fettfordøyelsen bli vanskeliggjort ved sykdommer som hindrer normal pankreassekresjon. Liknende vansker skjer ved leversykdommer fordi gallesalter er en viktig del av selve micellen. Uten gallesalter er både FFA og MG lite løselige i tarmen. Mangel på galle hindrer ikke absorpsjon, men

nedsetter den. Lipidhydrolyse kan foregå uten galle og FA kan frigjøres, særlig da de umettete FA har en betydelig løselighet i vann, men også denne øker sterkt under medvirkning av galle. Hos mennesker er det vist at opptil 75% av fett kan absorberes uten galle og noe av det samme er vist hos dyr. Man kan da ikke se bort fra at mekanismene for absorpsjonen blir endret. Dette er antydnet for rotter ved at en større del av fettene går over i blodet, ikke i lymfen. Under disse forhold har det vist seg at fettene foreligger som frie fettsyrer uten reesterifisering i mukosa.

Fordøyelse i tarmen hos drøvtyggere: Som vi senere skal se, vil förfettet bli hydrolysert i vomma hos drøvtyggere slik at når föret kommer til duodenum foreligger fettene i form av frie fettsyrer bundet til förtikkelene, som et uløselig kompleks. Litt u-hydrolysert fett kan forekomme ved siden av mikrobepider. Som man så, var det hos ikke-drøvtyggere to faser i tarmlumen: olje og vannfasen, eller løselige miceller fase. Oljefasen fins ikke hos drøvtyggere, men man kan fortsatt snakke om to faser: en uløselig partikkelfase og ^{en} løselig micellefase. Fordøyelsen av lipider hos drøvtyggere kan betraktes som en overgang fra partikkel til micellefasen.

Fra et teoretisk synspunkt burde pankreas sekresjon være overflødig for fettfordøyelse hos drøvtyggere. Dette fordi bare små mengder TG vil bli fört til tarmen under vanlige forhold. Større behov burde foreligge i de tilfelle en förer med "beskyttet" fett. Dette gjelder lipaseholdig sekret. Iflg. HARRISON & LEAT (1975) er det likevel mye som tilsier at pankreassaft er nødvendig for optimal fettabsorpsjon hos sau. Bevis for et slikt syn foreligger ikke. Det som er sikkert er at pankreassaften hos sau inneholder en meget virksom lipase som er mer motstandsdyktig mot syre-inaktivering enn hva tilfelle er med lipase fra rotte, antakelig en tilpasning til den betydelig lågere pH i duodenum hos drøvtyggere (pH 2,5-3,5). Man skal også huske på at ikke ubetydelige mengder mikrobepider blir syntetisert i vomma (SUTTON 1971), og at lipase

vil være nødvendig for spalting. Også ved mer fettrike rasjoner og bruk av beskyttet fett er det vist at dette kan hydrolyseres. Det har vist seg en viss "utsettelse" av TG spalting i forhold til FFA absorpsjon, muligens p.g.a. bedre forhold for spalting lengre bak i tarmen.

Betydningen av pankreassaft for lipidabsorpsjon hos drøvtyggere er ikke klarlagt. En mulig betydning synes å være ved dets evne til å spalte lesitin til lysolesitin som kan virke ved micelledannelsen, a) ved å optimalisere løseligheten for lipider i tarm-lumen og b) ved å medvirke ved mukosacellene som substrat ved resyntesen av lesitin, ved reesterifisering og opptak i lymfen. Micellen hos drøvtyggere består av FFA, lesitin, lysolesitin og gallesalter.

Et forhold av interesse for forskjell i fettfordøyelsen mellom drøvtyggere og enkeltmagede dyr er reaksjonen i tarmen. Hos enmagede dyr er reaksjonen omkring nøytral eller svakt sur med pH 6-7 mens det hos drøvtyggere er sterkt surt miljø med pH 4-6. Så surt miljø hos bl.a. mennesker vil antakelig forårsake sterk forstyrrelse i fettfordøyelsen. Det er mulig at fosfolipidene i galle og deres hydrolyseprodukt vil lette løseligheten av FA i situasjoner med låg pH. Det er av interesse at hos sau inneholder gallen hovedsaklig taurokolsyre med låg pH (ca. 2).

Dannelse av miceller: Om en sentrifugerer lipidfraksjonen i chym etter et fettmåltid, vil en grovft sett få to fraksjoner:

a) en vannfase som er klar og en b) oljefase som er mer uklar. Vannfasen er langt den største, kanskje 20-50 ganger så stor som oljefasen. Derimot er mengden av fett i de to faser omlag like stor, d.v.s. at konsentrasjonen av fett er betydelig større i oljefasen enn i vannfasen. Det er interessant å se hvorfor noe av fett er blitt "løselig" i vannfasen som kan sammenlignes noe med "micellefasen" i tarmen (DAWSON 1975). Det synes å herske en likevektstilstand mellom de to faser - oljefase og vannfase. Absorpsjon fra vannfasen vil favorisere en overgang av fett fra olje til vannfasen slik at når absorpsjonen pågår vil mer fett gå over i løselig form.

Viktig i denne forbindelse er at fettfasen inneholder mest triglyserider mens det i vannfasen er mest spaltingsprodukter og lite eller ikke noe uspaltet fett.

Det har vært kjent at gallesaltene er gunstig og nødvendig for fettabsorpsjon. Dette kommer bare av at de virker til å gjøre fett mer "løselig" ikke fordi det påvirker hydrolysen. Både glukokolsyre og taurokolsyre virker som løsningsmiddel idet de er ampholytter med en hydrofil del (polar gruppe) og en lang hydrofob kjede (DAWSON 1975). Såper er slike molekyler med en polar gruppe COO^- i enden av et langt hydrokarbon kjede. Når disse substanser blir ristet sammen vil de danne det man kaller miceller som består av sammenpakkede grupper av molekyler med de polare grupper vendt utover mot vannfasen. Deres diameter er bare omlag det dobbelte av molekyllengden. Denne micelle-løsning er stabil fordi den individuelle micelle har liten tendens til å gå sammen med andre til større enheter - dråper. Denne stabiliteten er resultat av to faktorer, ladningen for partiklene (polare) slik at de frastøter hverandre og dernest overflatespenningen mellom olje og vannfase.

Micellene er små i forhold til emulsjoner som igjen er små dråper i forhold til vanlige fettdråper. Slike emulsjoner vil også være stabile og er et utgangspunkt for fettfordøyelsen. I tarmen vil det være en heller komplisert blanding av løsningsmiddel, -- herunder gallesalter, nøytralt fett. Gallesaltene vil stabilisere en emulsjon. Ved siden av har vi en tredje klasse stoffer som inkluderer fosfolipider som lesithin, og monoglyserider som har tilsvarende virkning som detergenter, men de er mindre løselige og vil ikke danne miceller, men hjelper til med å danne miceller.

Micelledannelsen er en måte organismen overkommer problemet med fordøyelse og absorpsjon av fett i et vandig medium. Nå er gallesaltenes rolle viktig og det er av interesse at disse blir reabsorbent og kan nyttes om og om igjen.

Spaltingen av andre lipider enn triglyserider: I pankreas finnes også enzymer som spalter fosfolipider, RNA og DNA med nukleotider som spaltningsprodukt. I tarmsaften finnes også en lipase som først og fremst spalter monoglyserider til fettsyrer og glyserol. Her finnes også fosfatase som spalter fosfat fra visse organiske forbindelser som nukleotider til nukleosider og fosfor. Det finnes videre også nukleosidase som spalter disse i purinbaser (adenin og guanin) og pyrimidinbaser (uridin, cytidin og thymin) og sukker (pentose). Det dreier seg her om flere spesifikke enzymer.

Tarmsaften har også antakelig enzymer som spalter lesitin til glyserol, frie fettsyrer, kolin og fosforsyre (HARPER 1969).

Oversikt over hormoner og enzymer av betydning for fordøyelsesfunksjonene: Nedenfor er angitt en oversikt over hormoner og enzymer som er av betydning for sekresjon og fordøyelse hos enmagede og flermagede dyr.

Tabell 4. Hormoner i tilknytning til fordøyelsesprosessene (HILL 1970)

Opprinnelse	Navn	Stimuli	Funksjon
Pylorus	Gastrin	Bevegelse av mage	Stimulerer syreproduksjonen i magen
Duodenum	Enterogastron	Fett og fettsyrer +gallesalt i duod.	Hemming av magesaftsekresjon og bevegelse
Duodenum	Sekretin	Syre og peptoner i duodenum	Stimulerer sekr. fra pankreas (vann + elektrolytter)
Duodenum	Pankreozymen	Syre og peptoner i duodenum	Stimulerer sekr. fra pankreas (enzymer)
Duodenum	Chylecystokonin	Fett i duodenum	Kontraksjon av galleblære
Jejunum	Enterokrinin	Fordøyelsesprodukt	Stimulerer tarmsaftsekresjon

Tabell 5. Hovedenzymmer i forbindelse med fordøyelsen hos våre husdyr (HILL 1970)

Opprinnelse	Enzym	Zymogen	Aktivator	Substrat	Endeprodukter
Spytt	Ptyalin (α -amylase)	-	-	Stivelse	Dekstrin, maltose
	Spyttlipase	-	-	Melkefett	Korte fettssyrer
Magesaft	Pepsin	Pepsinogen	HCl	Protein	Peptider
	Rennin	Pro-rennin	"	Kasein	Ca-kaseinat
Pankreas	Trypsin	Protrypsin	Enterokinase	Protein, proteoser	Peptoner, peptider
	Chymotrypsin	Chymotrypsinogen	Trypsin	"	"
	Karboksyptidaser	Prokarboksyptidaser	"	Peptider	Aminosyrer
	Amino-peptidaser	Proamino-peptidaser	"	"	"
	Lipase			Fett	Glyserider, frie fetts.
	Maltase			Maltose	Glukose
	Sukrase			Sukrose	" + fruktose
	Amylase			Stivelse	Dekstrin + maltose
	<u>Nuklease</u>			<u>Nukleinsyre</u>	<u>Nukleotider</u>
	Succus entericus (tarmsaft)	Amino-peptidaser		Proteoser, peptoner	Aminosyrer
	Dipeptidase		"	"	
	Maltase		Maltose	Glukose	
	Laktase		Laktose	" + galaktose	
	Sukrase		Sukrose	" + fruktose	
	Nuklease		Nukleinsyrer	Puriner, pyrimidiner	
	Nukleotidase		"	fosforsyre, pentoser	

e) Spesielle forhold hos unge dyr

Drøvtyggere: Ved fødselen er formagene hos drøvtyggere som sau, geit og storfe dårlig utviklet, og dyrene er fysiologisk sett å regne for "enmagede". Den unge kalve-, lam- og killingmagen er slik innrettet at flytende føde går direkte til løpen, gjennom bollerenna, uten først å passere gjennom vom-nettmage. Et visst "overspill" av fôr kan skje, og dette vil kunne virke uheldig. Ved "normal" fôring vil som tidligere behandlet, drøvtyggerfunksjonene gradvis utvikles med tilsvarende endring i måte og evne til å fordøye ulike fôr.

Hos enmagede dyr vil det også skje en meget sterk utvikling i fordøyelseskanalens funksjonelle forhold. Dette gjelder ikke minst m.h.t. evnen til å fordøye ulike fôr enzymatisk. Samme forhold gir seg uttrykk i aktiviteten av de ulike fordøyelses-enzymmer som endrer seg sterkt de første 1-2 måneder av det unge individets liv. Som eksempel kan nevnes forholdene slik de er hos gris.

Nyfødte smågris kan fordøye og absorbere proteinmolekyler uten spalting de første timer etter fødselen. Dette er av stor betydning for oppbygging av dyrenes motstandsapparat mot infeksjon. Her står immun-globulinet i råmelk sentralt.

Ved fødselen er aktiviteten av pepsin, α -amylase, maltase og sukrase låg, mens laktaseaktiviteten er høg. Disse forhold synes å stå i forhold til naturlig diett for disse dyr.

Spytt-amylase aktiviteten er låg hos helt unge svin, men øker betydelig ved 2-3 ukers alder for deretter å gå tilbake til svært låg aktivitet. Betydningen av dette er ikke ordentlig forstått, men bør sees i sammenheng med pankreas-amylasens utvikling som synes å skje gradvis i de første ca. 5 uker av smågrisens liv.

Selv om magesaftkjertlene er velutviklet hos unge griser er den proteolytiske aktivitet låg i de første to uker etter fødsel. Syreproduksjonen er beskjedent de første 1-2 uker, og pepsinfordøyelsen synes å bety lite hos de helt unge individer. Her synes trypsinfordøyelsen å spille hovedrollen for proteinfordøyelsen. Først etter 20-35 dager synes både pepsin og HCl-sekresjonen å være så høg at slik proteinfordøyelse vil være av stor betydning (HILL 1970).

Lipaseaktiviteten synes å være vel utviklet allerede ved fødselen.

Laktaseaktiviteten er høg ved fødsel (melk er den naturlige føde) og særlig de første 2-3 uker i livet for så å avta sterkt. Det motsatte er tilfelle ved de andre karbohydratspaltende enzym maltase, sukrase og amylase, som synes å nå maksimum etter ca. 25 dager.

Som eksempel på hvilke endringer som skjer er tatt med resultater fra en undersøkelse av McDONALD et al. (1973) som viser kapasiteten til fordøyelse i tynntarmen hos smågris.

Mengden av disakkarider som hydrolyseres pr. kg kroppsvekt pr. time i tynntarmen (McDONALD et al. 1973)

	<u>Laktose (g)</u>	<u>Sukrose (g)</u>	<u>Maltose (g)</u>
Nyfødte griser	5,9	0,06	0,3
Smågris, 5 uker	0,8	1,3	2,5

3. Mikrobiell fordøyelse

Drøvtyggerfordøyelsen skiller seg på flere måter ut fra den hos enmagede dyr. Dette gjelder spesielt den mikrobielle omsetning av fôr som er langt mer fremtredende og av betydelig større omfang og betydning hos våre flermagede dyr enn hos dyr med enkel mage. Disse forhold er omtalt under kapittelet om forhold som påvirker utviklingen av drøvtyggenes fordøyelseskanal både anatomisk og funksjonelt. Her vil en foreta en nærmere diskusjon av forholdene ved den mikrobielle fordøyelse hos både den utvoksne drøvtygger og hos enmagede dyr.

a) Forholdene i vomma hos drøvtyggere

Både det store volum av formagene og de forhold som karakteriserer avsnittene vom-nettmage og bladmage hos drøvtyggere be-
gunstiger mikrobiell omsetning av fôr hos drøvtyggere.

PHILLIPSON (1970) liker heller å betegne de prosessene som foregår i formagene for "fermentative digestion", men mikrobiell fordøyelse sier med en gang at det her dreier seg om omsetning ved hjelp av mikroorganismer.

I vomma er forholdene regulert og styrt av følgende forhold (LENG 1973): a) Type og mengde fôr konsumert, b) spyttsekresjon og drøvtygging, c) periodisk miksing ved vomkontraksjoner, d) diffusjon eller sekresjon av materiale inn i vomma, e) absorpsjon av materiale fra vomma og f) passasje av materiale fra vomma til bladmage, løpe og tarm. Ellers peker PHILLIPSON (1970) på at det er viktig at passasjehastigheten er sakte, at det er et flytende medium og at vomvolumet er stort. Når så vommikrobepopulasjonen er vel etablert, vil en også oppnå effektiv omsetning av fóret som disse dyrene eter.

Det er sagt at den biologiske suksess for drøvtyggerne rent utviklingsmessig sett er beroende på den fysiologiske regulering av forholdene i vomma som habitat for mikrober. Vom-nettmage blir ofte betegnet som et gjæringskammer. Nyttien og verdien av de omsetninger som her foregår beror selvfølgelig

på utenforliggende forhold slik som fôr-mengde, type, sammensetning etc. og derigjennom på dyrenes utnyttelse av fôret som energi- og næringssubstrat i sin produksjon.

Selv om spytt og spyttsekresjon er omtalt i et eget kapittel, må dets rolle igjen understrekes. For det første utgjør spyttet normalt hovedtyngden av vannet som kommer i vomma. Som tidligere nevnt er mye av fôret vi gir våre drøvtyggende husdyr tørt fôr i form av høy og kraftfôr, mens en effektiv omsetning forlanger langt høyere vanninnhold. Ofte snakker man om at det i vomma er to faser, en flytende eller vandig fase nederst og en fase med høyere tørrstoff, f.eks. stråler like etter et måltid øverst. Tørrstoffinnholdet i den flytende fasen ligger på 10-15% (PHILLIPSSON 1970), og dette har stor betydning for mikrobenes vekst og formering (WARNER 1966).

Reaksjonen i vomma ligger normalt i området nær nøytralpunktet pH 6,5-7,0. Dette er viktig for mikrobepopulasjonens sammensetning direkte og på gjæringsforløpet indirekte. Hovedproduktet av vomgjæringen er de flyktige fettsyrer (VFA). I et ubufret medium vil konsentrasjonen av disse syrene i vomma gi en pH på 2,5-3,0 (McDONALD 1969). Mye av syrene blir nøytralisert av bikarbonatet i spyttet med frisetting av CO₂. Det oppløste CO₂ vil bidra vesentlig til å holde pH relativt konstant i vomma. Således vil både gassproduksjonen (mikrobenes egen stoffomsetning) og de bufferstoffer som kommer med fôret og med spyttet være faktorer av betydning for å vedlikeholde vommiljøet på et gunstig nivå. Under normale forhold blir VFA effektivt buffret, hovedsaklig ved hjelp av fosfatbikarbonatbuffer. Her bør en legge merke til at pK_2 av fosforsyre er ca. 6,85 og pK_1 av bikarbonat er 6,1. Dette viser at bufferevnen er stor mot surhet men heller liten mot høg pH, som kan forekomme når NH₃ blir dannet i store mengder ved f.eks. ureaføring.

Ved en pH på 6,5 vil VFA bli nærmest fullstendig nøytralisert av spyttbaser, mens CO₂ vil påvirke pH. Om omsetningen i vomma blir rask, vil pH falle. Ved føring to ganger om dagen

vil det derfor bli en naturlig daglig variasjon i vom-pH, med de lågeste verdier noen timer etter fóring og høgest verdi straks før morgenfóringen. Ved store mengder lett spaltbare karbohydrater i rasjonen vil pH kunne gå ned til f.eks. 5,0, fordi konsentrasjonen av VFA blir stor. Bikarbonatet vil ikke ha noen buffervirkning under pH ca. 5,8, og nå er det bare fosfatbufferen som er virksom. Ved fóring som gir sterk fermenteringsintensitet (lettspaltelige karbohydrater) og liten spyttsekresjon (f.eks. ved findelt fór) vil forholdene gjerne resultere i større variasjon og generelt lågere pH i vomma enn ved bruk av mer grovfórrike rasjoner og jevnere fóropptak gjennom døgnet. En meget viktig komponent i reguleringen av pH er selvfølgelig absorpsjonen av VFA slik at konsentrasjonen går ned. For låg pH kan medføre vom-asidoser og til og med nekroser. Virkningen på fóropptak er oftest negativt, og det vil også påvirke omsetningen i vomma.

De osmotiske forhold i vomma er av betydning for mikrobevekst, særlig for protozoer (HUNGATE 1942). Forholdene skal her bare kort nevnes. Ved opptak av fór vil det osmotiske trykk stige, fordi salter særlig av natrium og kalium løses. Trykket går imidlertid normalt raskt tilbake slik at vomvasken normalt vil være hypotonisk i forhold til blod.

Vomvasken representerer et godt og hensiktsmessig medium for mikrobevekst og omsetning. Konsentrasjonen av de ulike anion og kation blir holdt forholdsvis konstant ved hjelp av spyttsekresjon, fóropptak, absorpsjon fra vomma og diffusjon fra blod til vom (McDONALD 1969). Derimot er gjæringssubstratet representert hovedsaklig ved de ulike organiske komponenter, tilført med fóret. Endel vekststimulerende faktorer er nødvendig for enkelte mikrober, og disse skaffes av andre. Vomflora og fauna må derfor sees på som et hele, vurdert ut fra vertsdyret.

Temperaturen i vomvæska tenderer til å holde seg litt over rektaltemperaturen. Dette kommer av omsetningen. Vannopptak vil tendere til å endre temperaturen for kort tid, men dette synes ikke å influere på omsetningen eller fordøyeligheten av føret. Det er vist nedsettelse av temperaturen på 10°C i vomma etter drikking av kaldt vann, men dette er bare temporært.

Den kanskje mest betydningsfulle kontroll av vommiljøet er forårsaket av vombevegelsene og den effekt dette har på å utjevne forskjeller internt i vom-nettmage. Full homogenitet i vomma nås ikke. Man må huske at vominnholdet utgjør opptil 20% av dyrets vekt d.v.s. ca. 100-120 kg for voksne storfe. Fra anatomien har dere lært om vomkontraksjonene som normalt foregår etter bestemte mønster og er synkronisert med drøvtyggingen. Ved disse bevegelsene blir nylig opptatt fôr blandet med fôr som allerede befinner seg i vomma og med vomvæske som inneholder mikrober, elektrolytter og enzymer.

Betydning og virkning av vombevegelsene er beskrevet på denne måte av McDONALD (1969): Blanding av vominnholdet blir oppnådd ved en slags røreeffekt ved at bølger av vom-nettmageveggen blir gjenstand for sterk sammentrekning etter et systematisk mønster. Når en fôr-bolus blir svelget vil den tendere til å passere over til vommens dorsale del. Førparklele i fôrballen har høyere spesifikk vekt enn vomsaften, men den inneholder gassbobler og vil først "flyte". Hos storfe blir det derfor ofte en "matte" av grovere partikler over den mer flytende fase. De mindre partikler (etter drøvtygging) vil synke, og innholdet i den ventrale del av vomma er derfor mer flytende og inneholder mer finpartikler enn i den dorsale del.

Den flytende del av vominnholdet er mest fritt bevegelig. Kontraksjonene i den ventrale del av vomma med samtidig avslapping for retikulum gjør det mulig at mer flytende vominnhold blir løftet opp og fremover til nettmagen. Deretter følger den så typiske dobbelt-kontraksjon av retikulum som igjen presser væsken bakover til den dorsale del slik at vomvæska kan perkulere gjennom den mer faste del av vominnholdet til den ventrale sekk.

Det er på dette vis at nylig opptatt fôr blir blandet med fôr som er delvis fordøyd, og det faste fôret blir stadig "vasket" med vomvæske som også inneholder mikrober. På denne måte kommer mikrobene raskt til substratet og det letter også en utjevning av et ellers nokså inhomogent medium.

Vombevegelsene har ^{også} betydning både for drøvtygging og for bevegelse av fôret bakover til bladmage.

Drøvtygging er nær knyttet til vombevegelsene og har betydning både for findeling av fôret og for å blande fôret med spytt. Iflg. CHURCH (1976) er det å tygge drøv noe av det som karakteriserer drøvtyggere, og de har sitt fellesnavn herfra. Kort sagt går drøvtygging ut på at dyret gulper opp fôr fra vomnettmake, svelging av den flytende del, tygging av de faste fôrpartiklene med samtidig iblanding av spytt og deretter svelging på nytt.

Det er funnet ut at hver fôrbolle veier ca. 100 g og at drøvtyggingen tar knapt et minutt. Dette viser at drøvtyggingen ofte er mer omsorgsfull en tyggingen ved opptak av fôr (tabell 3) og indikerer betydningen av findelingen. Fordi strukturen av fôret er et viktig forhold ved regulering av den tid et dyr bruker på drøvtygging, vil den indirekte ha stor betydning for spyttsekresjonen og næringstilførsel med spyttet og for pH-reguleringen i vomvæska.

Under vanlige forhold vil det være et større eller mindre volum med gass øverst (dorsalt) i vomma. Denne gassen stammer fra svelget luft eller den er produsert ved fermenteringen. Hovedtyngden av gassen er CO₂, mens innholdet av oksygen er svært lågt. Dette gjør at det foreligger anaerobe forhold også i væskeflaten. Gassens sammensetning vil variere, men her antydes følgende volumfordeling: 65% CO₂, 27% CH₄, 7% N₂, 0,6% O₂, 0,2% H₂ og 0,01% H₂S.

Som allerede nevnt, utgjør CO₂ størsteparten av volumet. CO₂ stammer fra hydrokarbonat i spytt eller fra fermentering. Metan utgjør ellers et betydelig volum, men betyr ingenting for pH i vomma.

Ved opptak av fórfølger noe luft med, og dette synes å være viktigste kilde for N og O, og dette synes ikke å hemme mikrobenes omsetning fordi det finnes en rekke aerobe og fakultative

aerobe bakterier som forbruker oksygen under normale forhold. Disse mikrober synes ikke å være "ekte" vombakterier men blir tilført utenfra, bl.a. med fóret.

b) Bakteriepopulasjonen i vomma

Det gunstige miljøet som vanligvis er til stede i vomma hos friske drøvtyggere gjør at det etablerer seg en svært aktiv mikrobepopulasjon der. Det gjelder først og fremst bakterier og protozoer, men det finnes også i mindre grad andre organismer som gjærliknende sopper og bakteriofager. Under normale fóringforhold vil populasjonen variere både i kvalitet og kvantitet, men LENG (1973) oppgir 10^{11} bakterier pr. ml vomvæske og opptil 10^6 protozoer pr. ml. Bakteriene utgjør normalt det langt høyeste antall, men fordi protozoene er størst, vil volumet av protozoer kunne være like høgt.

Fordi forholdene i vomma er anaerobe, er det her antydnet at visse kriterier skal tilfredsstilles for å kunne gi mikrobenes betegnelsen "ekte" vommikrober a) må kunne leve i anaerobisk miljø, b) må være i stand til å produsere de typiske sluttprodukter som fins i vomma og c) det må finnes minimum 1 mill organismer/g (gjelder ikke protozoer). Disse kriterier har til hensikt å skille ut organismer som mer tilfeldig og for kortere tid finnes fordi de er tilført med fórfølger etc.

Her skal vi ikke drøfte mikrobiologiske problemer, heller ikke klassifisering av bakterier og protozoer på vanlig måte. Det som vi er mest interessert i er deres virkemåte, hvilke substrat de bruker, hvordan dette blir omsatt og hva slags sluttprodukt som fremkommer. Det er klart at selv om omgivelsene eller miljøet i vomma er relativt konstant, vil det variere f.eks. p.g.a. ulik fóring. Mikrobenes vil her konkurrere. Iflg. HUNGATE vil de mikrober som klarer den raskeste vekst og utøver den største aktivitet lettest overleve og dominere.

Nå kan mikroben tilpasse seg slik at de ^{utnytter} bare et begrenset substratspekter, (spesialiserte mikrober), eller de kan tilpasses et mer variert substratregister. Den første type mikrober vil trives under visse forhold som er godt tilpasset deres krav, mens de siste kan overleve under mer varierende forhold. Det kan derfor være nyttig å se på noen grupper av mikrober ut fra substratbehov og sluttprodukt under in vitro forhold og vanligvis i renkultur. Dette gir ikke uten videre svar på at de vil oppføre seg på samme måte in vivo ved langt mer komplekse forhold.

1. Cellulosespaltende bakterier finnes svært generelt, ikke bare i vomma hos drøvtyggere, men også i fordøyelseskanalen hos enmagede dyr. De produserer cellulase som kan spalte cellulose og ofte også cellubiose. Fordøyelse av cellulose foregår sakte i renkultur, antakelig fordi det er en fordel at flere typer bakterier virker sammen. HUNGATE (1966) mener at ved fermentering av plantemateriale, vil enzymer fra en mikrobe virke på visse bindinger og legge veien fri for virkning av andre mikrober. Det snakkes om nødvendig samspill. Normalt vil disse mikrobenes finnes når det brukes rasjoner som inneholder mye trevler (celleveggstoffer). Iflg. SCHWARTZ & GIELCHRIST (1975) vil fermenteringshastigheten under slike forhold bli bestemt av disse mikrobers aktivitet, og mikrober som trenger enklere substrat vil leve som satelitter på disse. Iflg. KAUFMANN & ORT (1967) vil pH i vomma forbli gunstig ved pH 6,5-7,0 uten drastiske svingninger.
2. Hemicellulose inneholder ved siden av heksosekomponenter også pentoser og uronsyrer. Den utgjør sammen med cellulose en stor del av celleveggstoffene i planter. De cellulosespaltende mikrober kan som regel også spalte hemicellulose, mens det motsatte ikke er tilfelle.

3. Amylolytiske (stivelsesspaltende) bakterier er oftest mer spesialiserte enn de cellolytiske organismer som oftest også kan nytte stivelse. De typiske stivelsesspaltende bakterier kan ikke spalte cellulose eller hemicellulose, og er derfor tilstede i størst antall ved fóring med stivelsesrike rasjoner.
4. Enkle sukkerarter utgjør ofte en liten del av fórrasjonen til drøvtyggere. De spaltes lett fordi de fleste mikrober som kan nytte polysakkarider også kan fermentere disakkarider eller monosakkarider. Det er sagt at det vil kunne være vanskelig for slike mikrober å overleve i et medium der sukker nyttes raskt. Nå vil antakelig sukker fra døde mikrober kunne nyttes. Cellubiose kan nyttes av mange. Høg konsentrasjon av organismer som utnytter laktose er funnet hos unge drøvtyggere.
5. Bakterier som utnytter syrer. En rekke syrer blir produsert i vomma. Disse blir delvis utnyttet videre av andre mikrober. Dette gjelder melkesyre, ravsyre, eplesyre, fumarsyre, oksalsyre etc. som ikke utgjør større konsentrasjon i vomma.
6. Proteolytiske bakterier finnes i stort antall i vomma. En rekke bakterier nytter aminosyrer som energi og disse har evne til å spalte protein.
7. Bakterier som produserer ammoniakk synes å være mange av de samme som har proteolytisk virkning og nytter aminosyrer. Det mest vanlige sluttprodukt av proteinspaltningen er nettopp ammoniakk.
8. Bakterier som produserer metan. Metanproduserende bakterier er vanskelig å dyrke, og en vet lite om deres behov. De har en viktig oppgave selv om metan medfører tap av energi.

9. En blandet suspensjon av vommikrober har evne til å spalte glyserol fra fettmolekylene og utnytte glyserol. Det er mulig at disse mikrober er spesifikke og ikke kan nytte andre stoffer enn glyserol og noen sukker. Andre organismer hydrogenere fett (umettet) og noen synes å nytte langkjedete fettsyrer, og produktet er ketonlegemer.
10. Generelt sett er det kjent at visse bakterier kan syntetisere B-vitaminer.

Som det går fram av det som her er sagt, vil det være umulig å forutsi de enkelte bakteriers betydning under praktiske forhold. At populasjonen er varierende er vist av bl.a. BRYANT & BURKEY (1953) som isolerte hele 896 stammer fra vomma hos storfe på ulike rasjoner. Hele 98% av disse var anaerobe, 39% kunne nytte stivelse, 14% cellulose, 72% glukose, 54% xylose og 71% cellubiose. Liknende forhold er vist om en tar for seg et langt mindre antall bakterier av de mest vanlig forekommende i vomma. At rasjonstypen har betydning er vist ved at hos kyr på høg kraftfórdiett kunne bare 5% utnytte cellulose mot 28% når halm ble gitt (BRYANT & BURKEY 1953)

c) Forholdet mellom bakterietype, substrat og endeprodukt ved fermenteringen

I tabell 5 er vist eksempler på resultater fra renkulturer med typiske representanter for vombakterier, med hensyn til substrat som kan nyttes og endeproduktet fra fermenteringen.

Tabell 5. Karakteristikk av noen vombakterier (HUNGATE 1966, BRYANT 1953)

Organisme	Substrat/ Viktig funksjon	Noen energikilder						Andre
		Glukose	Cellulose	Xylan	Stivelse	Laktat	Glyserol	
1. <i>Bakteroides succinogenes</i>	Motstandsdyktig cellulose	+ +	+		+			
2. <i>Ruminococcus flavefaciens</i>	Fiber fermenter	+ +	+	+				
3. <i>Ruminococcus albus</i>	" "		+	+				
4. <i>Bacteroides amylophilys</i>	Stivelsesspalter	+		+	+			
5. <i>Succinimonas amylolytica</i>	" "	+		+				
6. <i>Veillonella alcalescens</i>	Laktat fermenter					+		
7. <i>Methanobacterium ruminantum</i>	Metan produsent							H ₂ + CO ₂
8. <i>Anancrobibrio lipolytica</i>	Lipolytisk					+	+	Fruktose
9. <i>Peptostreptococcus elsedenii</i>	Laktat fermenter	+				+	+	Sukrose
10. <i>Clostridium lochheadii</i>	Cellulose-spalter	+	+		+			Fruktose
11. <i>Clostridium longisporum</i>	?	+	+					
12. <i>Borrelia</i> sp.	?	+			+	+		Sukker
13. <i>Lachnospira multiparous</i>	Pektin	+			+			Pektin
14. <i>Cillobacterium cellulosolvens</i>	Cellulose-spalter	+	+					
15. <i>Butyrivibro fibrosolvens</i>	Stivelse, vidt tilpasset	+	+	+	+			Sakkarider
16. <i>Butyrivibro alactacidigens</i>	" "	+		+	+			Disakkarider

Forts. neste side

tabell 5 forts.

Organisme	Substrat/ Viktig funksjon	Noen energikilder						Andre
		Glukose	Cellulose	Xylan	Stivelse	Laktat	Glyserol	
17. Bacterioides rumenicola	Vidt tilpasset	+		+	+			
18. Selenomonas ruminantum	" "	+		-	+	+	+	
19. Selenomonas lactilytica	Laktatfermenter, vidt tilpasset	+				+	+	Sukker
20. Succinivibro dextrinosolvans	Dekstran fermenter	+						Sukker
21. Streptococcus bovi	Stivelse til varierende	+			+			
22. Eubacterium ruminantum	Sukker, xylan	+		+				
23. Sarcina bakeri	?							
24. Lactobacilli sp.	Vidt tilpasset under låg pH	+			+			

Som det går fram av tabell 5 er bakteriene i vomma mer eller mindre spesifikke med hensyn til substrat likesom fermenteringsproduktene varierer. Det som slår en er kanskje at selv om endeproduktene også varierer vil vi kunne si at ulike mikrober fermenterer samme eller ulike substrat med produksjon av organiske syrer som hovedprodukt ved siden av CO_2 , CH_4 og H_2 . Fermenteringsproduktene avhenger således både av substrat og av bakterieart. Dette går tydelig fram også av tabell 6.

Tabell 6. Fermenteringsproduktet fra 22 ulike bakterier (HUNGATE 1966)

Produkt	Resultat fra antall bakterier, %
Maursyre	73
Eddiksyre	95 (10% brukte acetat)
Propionsyre	27
Smørnsyre	32
Høgere syrer	5
Melkesyre	59
Ravsyre	55
Etanol	36
CO_2	41 (36% brukte CO_2)
H_2	45 (5% brukte H_2)
CH_4	5
H_2S	41

Nå blir det fremholdt at endeproduktene ved blandingskulturer kan være vesentlig forskjellig fra det som her er funnet i renkultur. F.eks. viser tabellene at et stort antall mikrober produserer ravsyre og melkesyre mens disse vanligvis ikke finnes i noen grad i vomsaft. Det betyr vel først og fremst at andre mikrober bruker disse som energisubstrat. Hovedtyngden av de organiske syrer som finnes i vomma er eddiksyre, propionsyre og smørnsyre. Konsentrasjonen av disse kan variere absolutt og relativt. Ofte finnes ca. 80-100 mmol/100 ml vomvæske.

d) Protozoapopulasjonen i vomma

Antall protozoer kan variere sterkt fra ingen til 10^6 pr. ml vomvæske (HUNGATE 1966). Under normale forhold vil vi finne protozo-fauna sammen med bakterier. Disse er et naturlig substrat for protozoene som er mye større enn bakterier ($1-10 \mu$ for bakterier og $40-200 \mu$ for lengden på protozoer (CHURCH 1975).

Med hensyn til protozoenes stoffomsetning er denne mindre kjent enn for bakterier. Holotrike protozoer er funnet i vomma når det gis mye lettspaltbart sukker. De omsetter ulike sukker som glukose, fruktose, sukrose, ved siden av stivelse og pektin. Stivelse i form av amylopektin blir lagret i disse organismene. De produserer eddiksyre, smørsyre og melkesyre og litt propionsyre (CHURCH 1975), CO_2 og H_2 .

Oligotrike protozoer har andre næringskrav enn de holotrike protozoer idet de utnytter lite eller ingen enkle sukkerarter, men tar opp stivelse, noen plantefiber. Derimot er man i tvil om protozoer kan fordøye cellulose. Fermenteringsproduktene er som for holotrike protozoer.

Protozoer kan aktivt konsumere bakterier, og det er ting som tyder på at bakterier er nødvendig eller iallfall gunstig for protozoene i vomma.

Det er vist at protozoene utøver sterk proteolytisk aktivitet, med ammoniakk som sluttprodukt, men man regner med at de trenger intakt protein til sin egen vekst.

e) Omsetning av karbohydrater i vomma

Som nevnt flere ganger utgjør karbohydratene hovedtyngden av føret til drøvtyggere, i form av plantemateriale fra frø, røtter, blad, stengler etc. Kvaliteten varierer fra enkle sukkerarter som finnes i unge plantedeler til cellulose og lignifiserte celleveggstoffer i eldre, vegetative deler. Her skal vi forsøke å gi en oversikt over den mikrobielle omsetningen av disse stoffer i vomma. Nå er forholdene i vomma kompliserte og heller lite oversiktlige, og mye av under-

søkelsene er derfor gjort in vitro med renkulturer eller vaskede suspensjoner av vommikrober av enten bakterier eller protozoer.

Noen av de tidligste studier ved Rowett av PHILLIPSSON og medarbeidere viste at sauer med fistler utstyrt for målingene kunne utnytte ulike sukker i vomma. Fermenteringshastigheten var ulik og det var også forskjell på sluttproduktet. Forsøkene viste at glukose, fruktose og sukrose undergikk en hurtig omsetning med VFA og melkesyre som viktigste endeprodukt. Maltose, laktose og galaktose ble omsatt noe mindre raskt uten akkumulering av melkesyre. Stivelse og særlig cellulose ble omsatt enda seinere med en lengre fermenteringstid. Undersøkelsene viste og fordelingen av karbon etter fermentering av tre sukkerslag, maltose, arabinose og xylose (Tabell 7).

Tabell 7. Fordelingen av C etter fermentering i vomma (McNAUGHT 1951)

	<u>% fordeling av karbohydrat-C</u>		
	<u>Maltose</u>	<u>Arabinose</u>	<u>Xylose</u>
VFA	34,7	41,3	48,4
Melkesyre	8,0	0,7	0
CO ₂	8,0	4,0	4,8
CH ₄	3,1	1,3	2,1
Bakterieprotein	11,8	16,7	16,1
Bakteriepolysakkarid	28,1	18,7	16,5
Udefinert C-forb.	6,3	17,3	12,1

Undersøkelsene viser i store trekk hva slags produkter man får ved fermentering i vomma. De viktigste energikilder som dyrene kan nytte er VFA, melkesyre, bakterieprotein og bakteriepolysakkarider mens CO₂ og CH₄ representerer tap. Tabellen indikerer at ulike substrat vil kunne gi ulikt forhold mellom sluttproduktene, noe som også er rimelig. Ellers er vi her kanskje ikke minst interessert i dannelsen

av flyktige fettsyrer (VFA) som står helt sentralt for vertsdyret og som kvantitativt utgjør største energikilde og kvalitativt har betydning for utnyttelse av energien til produksjon av husdyrprodukter. I tabell 8 er angitt noen resultater fra in vitro fermentering av noen stoffer som enten finnes normalt i fôr eller som nedbrytningsprodukt av disse.

Tabell 8. Fermentering av noen karbohydrater og organiske syrer (McNAUGHT 1951)

Substrat	Mol VFA	Mol. %		
		Eddiksyre	Propionsyre	Høge syrer
Cellulose	180	61	22	17
Maltose	240	35	38	24
Glukose	148	58	26	16
Xylose	114	39	30	31
Pyrodruesyre	116	67	20	13
Eddiksyre	100	100	-	-
Propionsyre	137	10	90	-
Smørsyre	285	92	-	10

Tabell 8 viser stor variasjon i sluttproduktet av VFA, ja langt større variasjon en hva man finner i vomma hos drøvtyggere under normale fôringsforhold. Dette tilsier en viss varsomhet med å overføre resultater fra in vitro til in vivo. For å ha en bedre referanse og et bedre vurderingsgrunnlag kan det alt her være nyttig å se "normale" VFA fordeling i vomma på drøvtyggere på grovfôr eller blandete rasjoner:

Eddiksyre	CH_3COOH	60-70 molar %
Propionsyre	$\text{CH}_3\text{CH}_2\text{COOH}$	15-25 "
Smørsyre	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_2\text{COOH}$	10-20 "
Høgre syrer (valerian)		< 5 "

Nå kan det, og blir dannet andre syrer, men disse er bare intermediære produkter som omsettes videre. Dette gjelder også melkesyre som under bestemte forhold kan akkumuleres f.eks. ved ekstrem fôring med kraftfôr.

Ut fra de utallige undersøkelser som foreligger, synes det som om nær sagt alle naturlige karbohydrater kan omsettes av vomma. Substratene har, som allerede nevnt, betydning for fordelingen av VFA, fermenteringshastighet etc. Dette skyldes ifølge CHURCH (1976) særlig to forhold: a) ulike omsetningsruter, og b) en selektiv virkning på mikrobekulturer med favorisering av de organismer som kan fermentere det spesielle substrat. På den andre siden vil selve mikrobepopulasjonen i utgangspunktet kunne ha betydning for sluttproduktet. Dette er kanskje mest tydelig vist ved fôring med "all barley" diett med og uten protozoer i vomma hos oksene. Med ciliatpopulasjon som normalt finnes, var fermenteringen mer i retning av eddiksyre enn hos dyr uten protozoer, men som fikk samme rasjon. Noe av samme effekt er vist ved å bruke inokulum (vomvæske) fra dyr som er fôret på bare høy og sammenlignet med inokulum fra dyr på en mer stivelsesholdig diett.

Tabell 8. Merket C i VFA ved cellulose fermentering (SATTER et al. 1964)

	Cellulose	
	Høy inokulum	Kr.fôr/høy inokulum
	Molar %	
Eddiksyre	67	63
Propionsyre	19	30
Smørsyre	13	6
Valeriansyre	1	1

Ved å inkubere samme cellulosen med vomsaft fra dyr som fikk kraftfôr/høyfôring ble det her produsert mer propionsyre, d.v.s. fermenteringen tenderte til å gå i retning av den en fant hos dyrene som ga vomsaft.

Den mikrobielle nedbryting av fôret i vomma går over to trinn:

- a) Første trinn er en spalting forårsaket av enzymer i vomvæsken
- b) Andre trinn er en intermediær omsetning i vommikrobene (mikrobevekst)

a) Enzymspalting av karbohydrater i vomma: Drøvtyggere produserer ikke enzymer i vomma. Enzymene her stammer fra mikroorganismene som produserer og skiller ut enzymer for spalting av ulike substrat. Gjennom de siste ca. 20 år er det vist at ulike mikrober, både bakterier og protozoer skiller ut ulike karbohydratspaltende enzymer som hydrolyserer spesifikke substrat. Det gjelder ulike α -amylaser og kanskje mest viktig β -glukosidaser som spalter β -glukosider som cellulose, hemicellulose og deres nedbyggingsprodukter. Disse karbohydratspaltende enzymene er altså ekstracellulære enzymer som virker utenfor mikrobene i vomvæskan. Nå bør en likevel ikke se bort fra at spaltingen også kan forekomme intracellulært hos mikrobene.

Fra biokjemien er det vel kjent at pH har en markert betydning for enzymvirkningen. Når det gjelder vomgjæringen hos friske dyr på vanlige drøvtyggerrasjoner vil en normalt ha en variasjon innen relativt snevre grenser. De fleste enzymer i vomma har vist seg å ha et pH optimum nær nøytralpunktet eller i området pH 5,5-7,0. Det er derfor lite sannsynlig at låg pH skulle begrense karbohydratenes virke i vomma (CHURCH 1976).

Den første delen av karbohydratspaltingen kan her illustreres kort i første delen av fig. 1. Utgangspunktet er karbohydratene i fóret og sluttproduktet er enkle sukkerarter.

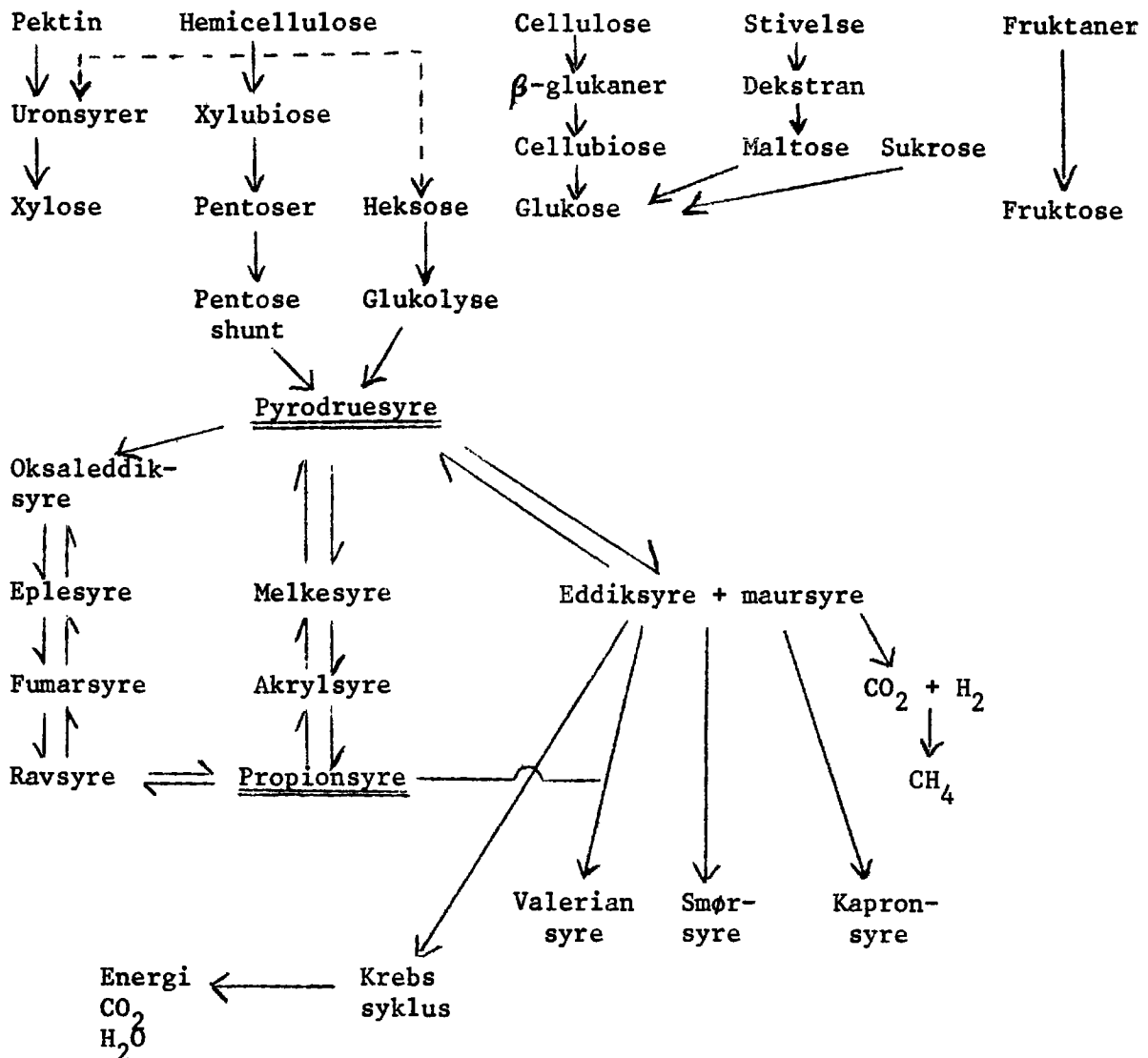


Fig. 1. Omsetningen av karbohydrater i vomma

Cellulose og hemicellulose blir spaltet av en rekke β 1-4 glukosider som hydrolyserer cellulosen til glukose-oligosakkarider og til slutt til cellubiose som gir glukose som sluttprodukt. Hemicellulose består hovedsaklig av xylaner og arabaner som blir hydrolysert via xylo-oligosakkarider og xylobiose til xylose. Sluttproduktet er pentoser, uronsyrer og heksoser.

Pektin blir hydrolysert til pektinsyrer og uronsyrer (galakturonsyre) og deretter til pentoser (xylose).

Stivelse og løselige sukker blir lett spaltet i vomma.

α -amylase spalter stivelse via dekstrin til maltose og maltase videre til glukose.

b) Det andre trinnet i fermenteringen i vomma foregår i mikrobenes eget stoffskifte. Mikrobenene tar opp de enkle sukkerartene slik at disse ikke akkumuleres i vomsaften og bruker dem som energikilde i sitt eget intermediære stoffskifte til vekst, d.v.s. til syntese av protein, lipider og karbohydrater etc. Denne omsetningen kan illustreres som siste del av figur 1 viser.

Via pentose-shunten og glykolysen blir pentoser og heksoser spaltet til pyrodruesyre som danner grunnlaget for dannelsen av de ulike syrene som egentlig er et stoffskifteprodukt for mikrobenene. Iflg. HUNGATE (1966) blir de ulike syrer dannet slik:

1. Mikrobefermentering resulterer i dannelse av eddiksyre ved oksydativ dekarboksylering av pyrodruesyre.
2. Smørsyre blir dannet ved kondensasjon av to molekyler eddiksyre ved dannelse av aceteddiksyre som deretter reduseres til smørsyre.
3. Propionsyre blir dannet fra trioser ved to ulike ruter. Den ene går via laktat og akrylat, og den andre går via oksaleddiksyre og ravsyre. Begge rutene er kjent, men den siste synes å ha størst betydning. Nyere undersøkelser (SATTER et al. 1967) gir samme konklusjon, men at rute to er av størst betydning for grovfór (82% mot 63% for høy og kraftfór).

Endel av karbohydratene i vomma blir tatt opp og avleiret i form av mikrobekarbohydrater, en form for amylopektin. Det foreligger rapporter om organismer med meget høgt innhold av karbohydrater (40-50%)(CHURCH 1976). Nå synes det som de ulike karbohydrat i fór gir ulik virkning og utnyttes forskjellig, og at det helst er de lettspaltbare karbohydrater som utnyttes

lettest ved dannelselse av mikrobessakkarid. Dette tyder også nye engelske undersøkelser på (ALLAN & SMITH 1977). Analyser av vommikrober indikerer at bare en liten del av mikrobepolysakkarider vil passere over i tarmen.

f) Omsetning av N-holdige stoffer i vomma

Omsetningen av N-holdige stoffer i vomma har tiltrukket seg sterk interesse i de senere decennier fordi denne har en stor betydning for protein eller aminosyreforsyningen hos vertsdyret. Fôrprotein varierer i mengde og sammensetning. Det gjelder intakt protein som varierer i aminosyresammensetning og løselighet, nukleoprotein og en rekke ikke protein N-komponenter (NPN) som aminosyrer, peptider, aminer, ammoniumsalter, nitrat og urea. NPN i % av total-N kan iflg. WALDO (1968) variere fra så lite som 4-5% i endel frø til 60-75% i prøver av direkte høstet surfôr.

Innholdet av N-holdige stoffer i fôret vil gjenspeiles også i vominnholdet, men bare til en viss grad. Det er blitt beregnet at mikrobene kan inneholde så mye av proteinet som 40-80%, med 50-70% i vomsaft, men dette forhold vil måtte veksle med fôr-sammensetning og tid etter fôring etc. Mengden av frie aminosyrer er generelt lågt, 0,1-0,5 mg %, omlag samme konsentrasjon av peptider, og 0-150 mg % $\text{NH}_3\text{-N}$.

Det hersker i dag ingen tvil om at det i vomma er stor proteolytisk aktivitet og at både bakterier og protozoer har slik virkning. Det er noe uklart hvor stor del av mikrobene som utøver slik proteolytisk virkning, men kapasiteten i vomvæska er stor nok til å hydrolysere store mengder protein til peptider og aminosyrer. Disse vil ved hjelp av andre enzymer bli desaminert til ammoniakk og organiske syrer.

Nedbrytingen av de N-holdige stoffer resulterer i en stigning av NH_3 -konsentrasjonen i vomma etter fôring. Hvor stor denne endringen blir avhenger bl.a. av proteinkvalitet og kvantitet. Vomproteasene synes å ha et optimum på pH ca. 6,5 (BLACKBURN & HOBSON 1960), slik at forholdene er svært gunstige for proteinspalting i vomma.

Det er nå ingen tvil om at løselig protein kan bli spaltet i vomma med produksjon av NH_3 , VFA, CO_2 og andre metabolitter. Spørsmålet er heller i hvilken grad nedbrytningen foregår. Målinger blir vanskelig gjort bl.a. fordi NH_3 blir tilført vomma med spytt, og at ammonium diffunderer inn og ut av vomma til blodet og absorpsjon fra vomma.

Protein fra zein f.eks. har vist seg å være relativt lite løselig i vomma sammenlignet med f.eks. kasein som hydrolyserer lett og nesten fullstendig. Av grovfôr er det vist at grasproteinet er lett løselig. Etter konservering synes protein fra direkte høstet gras mer løselig enn protein fra fortørket gras som igjen er mer løselig enn protein fra høy og tørket gras (GOERING & WALDO 1974). I det hele har det vist seg at den proteolytiske virkningen i vomma fører til at størsteparten av de N-holdige stoffene blir spaltet selv om det er stor variasjon både mellom ulike kjemiske N-komponenter og mellom naturlige proteiner.

Undersøkelser er foretatt med fôring av aminosyreløsninger til drøvtyggere. F.eks. LEWIS & EMERY (1962) undersøkte ammoniakkproduksjonen etter fôring og in vitro spalting av ulike aminosyrer. De fant at aminosyrene kunne deles i tre grupper med hensyn til relativ desaminering: serin, cystin, aspargin, treonin og arginin ble spaltet mest fullstendig, fulgt av glutaminsyre, fenylalanin, lysin og cystin med en tredje gruppe som var mer resistent. Denne besto av bl.a. tryptofan, methionin, alanin, valin, isoleusin, ornithin, histidin, glysin, prolin og hydroksyprolin. Hva denne forskjell betyr for omsetning i intakt vom er noe uklart. Senere studier har vist samme trend, men bruk av rene aminosyretilskudd til drøvtyggere for å bedre proteinforsyningen har liten aktualitet, iallfall uten at syrene blir beskyttet. Alle planter og også mikrobeprotein inneholder nukleinsyrer. Disse blir spaltet i vomma og N-basene blir deaminert i vomma (JURTSHUK et al. 1958). Pyrimidin-basene cytosin, uresil og thymin kan omsettes i stoffskiftet, mens purinbasene adenin og guanin blir bare delvis omsatt ved at de danner

xantin som omsettes videre til urinsyre hos fugler. Hos drøvtyggere omsettes urinsyren videre til allantoin som skilles ut i urinen. Nå har undersøkelser vist at vommikrober kan nytte nukleinsyre baser, - både puriner og pyrimidiner, som N-kilde. At purinene brytes videre ned er også vist ved at det dannes VFA og at konsentrasjonen av puriner avtar med tiden (JURTSCHUK et al. 1958, SMITH & McALLAN 1970).

I de seneste år har det vært arbeidet mye for å beskytte høgverdig protein mot nedbryting i vomma. Nedbryting betyr tap og det er dette en ville forhindre da proteinforsyningen er viktig for en effektiv produksjon, ikke minst hos høgtytende kyr. En rekke undersøkelser i de senere år har tydelig vist at inndrypping av protein i løpen gir bedre energiutnyttelse (BLAXTER 1962) og også proteinutnyttelse i form av tilvekst, ullvekst eller melkeytelse. Disse data indikerer at nedbryting av protein ved vommikrober og resyntetisering har vært uheldig for maksimal utnyttning. Dette blir ytterligere understreket ved forsøk som viser at mer løselig eller dårligere kvalitet av protein gir mindre respons i produksjonen enn mindre løselig eller mer høgkvalitet protein (eks. REIS & COLEBROOK 1972).

Sterkt varmebehandlet protein blir vanligvis ikke spaltet av mikrober i vomma fordi de danner uløselige komplekser som heller ikke blir fordøyd enzymatisk i tarmen. Mer moderat oppvarming vil på den andre siden bedre utnyttelsen av protein for enmagede dyr. For drøvtyggere vil en slik varmebehandling redusere løseligheten av f.eks. soyaprotein uten å endre utnyttelsen. Det siste vil forøvrig være avhengig av mange faktorer som f.eks. førsammensetning, fórmengde og proteinmengde. Kraftig varmebehandling vil likevel kunne nedsette fordøyeligheten av aminosyrer som er livsviktige og for hele N-fraksjonen under ett (GOERING et al. 1972).

Innkapsling av næringsstoffer er kjent som en måte å beskytte næringsstoffer på. Det er nyttet f.eks. vitaminer, og de kan også nyttes for å beskytte spesielle stoffer mot omsetning i vomma. Dette er vist for methionin som på denne måten blir fordøyd i tarmen.

Behandling med tannin er brukt til å beskytte protein mot vomnedbrytning. Franske undersøkelser (ZELTER et al. 1970) indikerer at planteprotein kraftfór kan bli beskyttet mot drastisk nedbryting (90% proteksjon) uten å influere nevneverdig på vomfunksjonene selv om fordøyeligheten av protein vil gå noe ned.

Aldehyder har også vist seg å beskytte protein mot vomnedbryting. Formaldehyd har vært brukt p.g.a. økonomien. En rekke forsøk (CHURCH 1976) har vist dette. F.eks. har behandling av kasein vist omlag samme effekt som å gi kasein i løpen. Slik behandling kan redusere løseligheten fra 85-90% til 4-8%. Noe av samme effekt er vist også for planteprotein, men utslaget i produksjonsforsøk har variert. Særlig burde slik behandling ventes å være av betydning for dyr med stort proteinbehov og ved proteinfattige rasjoner der proteinet er lett løselig.

ZELTER et al. (1970) har sammenlignet tannin og aldehyder. In vitro forsøk tyder på at minimumdosen av aldehyder til å beskytte proteinet reduserer den cellolyttiske aktiviteten med 13-20%, mens tannin ikke hadde en slik effekt. Dersom cellulosefordøyeligheten blir redusert, er dette en faktor som kan få betydning, og som må tas med i betraktning ved valg av og bruk av kjemiske midler for å beskytte fórprotein.

Selv om tilførselen av N-holdige stoffer til vom-nettmage vil skje via fóret, er det like klart at dette ikke er eneste tilførselsveien for N-holdige stoffer til denne delen av fordøyelseskanalen. Spyttet inneholder betydelige mengder N-holdige stoffer, hovedsaklig i form av urea (60-80%). Innholdet av N i spytt vil variere, men er i størrelsesorden 0,1-0,2%. Under normale forhold vil derfor tilførselen av N med spyttet være betydelig og kvantitativt viktig for drøvtyggere. N i spytt stammer fra mukus-produserende spyttkjertler.

En annen rute for N synes å være gjennom vomveggen, fra blodet. Blodet inneholder urea-N i varierende mengder, og selv om mye er uklart fortsatt, regner man med at urea kan passere mellom blod og vom, og at retningen avgjøres av bl.a. konsentrasjonen. Dette er en del av hva man gjerne betegner som "protein-cycling" eller "protein regeneration cycle" som også omfatter spytt og spyttsekresjonen. Denne siste synes klarlagt å være av særlig stor betydning.

Opprinnelsen til N som resirkuleres er flere: 1. Absorbert N-komponenter og 2: Endogent N.

Mange undersøkelser siste 10 år har vist at sirkuleringen har spesielt stor betydning under låg tilførsel av protein. Således er det funnet at så mye som 80-90% av det endogene N kan bli resirkulert, og at det under slike forhold kan være N-innholdet som er den begrensede faktor for mikrobesyntesen i vomma. Ja, det er gode indisier idag for at også ikke-drøvtyggere, men herbivore dyr som hest og kanin kan gjøre seg nytte av resyklet N-urea når N-tilførselen er låg. Selv hos mennesker blir ca. 20% av urea som syntetiseres i levra ført til fordøyelseskanalen, hydrolysert til NH_3 og absorbert. Denne ammoniakken kan nyttes som N-kilde ved dannelsen av ikke essensielle aminosyrer i levra (HAUPT 1969).

Overføring av urea fra blod til vom synes nå å kunne skje ved diffusjon, og denne vil raskt bli omsatt av mikrobene til NH_3 i vomvasken. Hovedtyngden blir antakelig først ved hjelp av urease splittet til $\text{NH}_3 + \text{CO}_2$. Dette skjer antakelig i epitelet (vom), og NH_3 diffunderes så både til vomma og tilbake til blodet. Etter dette danner vom-epitelet en barriere for urea diffusjon blod-vom.

Nå bør vi også nevne at urea synes å kunne bli tilført tarmen og ikke bare vomma. Dette kan ha betydning for mikrobeomsetningen i denne delen av fordøyelseskanalen.

Spaltingen av de N-holdige stoffer i vom-nettmage innebærer visse fordeler for ellers giftige stoffer. Men ellers vil de alene bety tap av verdifult protein for vertedyret sett isolert. Men spaltingen i vomma følges av mikrobiell syntese som bygger opp nye proteiner.

Urease spiller en avgjørende rolle for N-omsetningen. Mange undersøkelser viser da også at en stor andel av bakteriene (ca. 1/3) produserer urease, men ingen av protozoene. Rasjons-sammensetningen synes å påvirke ureaseaktiviteten. pH synes også å være av stor betydning med optimal pH ca. 8,35 for en kraftfórrasjon og 8,17 for grovfór (PROKOP et al. 1971). Det er f.eks. vist at ved å skifte fra en grovfórrasjon til en kraftfórrasjon gikk ureaseaktiviteten ned. Men at aktiviteten er meget stor indikerer undersøkelser som viser at omsetningskapasiteten i vomma hos sau er beregnet til å være hele 6-10 g urea pr. min og hos storfe hele 75-125 g urea pr. min. Dette viser at ved bruk av fórurea vil dette brytes ned til NH_3 raskt. Ved store doser urea vil det være fare for ureaforgiftning (ammoniakkforgiftning).

Urea løses lett i vomvæske. Det bindes til f.eks. betepulp og stivelsesgranula med senere frigivelse, og dette er nyttet der man ønsker å nyttiggjøre seg urea-fóring. Biuret eller bi-urea løses saktere og frigjøres saktere enn urea.

Mikrobiell syntese av protein. Det hersker liten tvil om effekten av N-spaltingen i vomma. Vi vil her se på den andre siden av proteinomsetningen, nemlig proteinsyntesen i vomma.

Det har nå lenge vært kjent at vommikrober kan utnytte ikke-protein-N til egen vekst (WEGNER et al. 1940). For drøvtyggere har dette som konsekvens at de kan leve og vokse på protein-frie dietter. Det ble således vist allerede i 1949 (LOOSLI et al. 1949) at vommikrober hos sau kunne syntetisere alle de essensielle aminosyrer dersom de fikk en enkel N-kilde, S og energi. Senere har VIRTANEN og medarbeidere (VIRTANEN 1966)

vist at kyr kan gi "normal" melkeytelse på en syntetisk diett nesten uten innhold av intakt protein. Dette er fundamentale erkjennelser som har stor teoretisk interesse og som alt nå kan nyttes i praktisk ernæring av drøvtyggere.

Tidligere undersøkelser av BRYANT et al. (1959) viste at som N-kilde for bakterier spiller ammoniakk en sentral rolle. Disse og senere undersøkelser over vommikrobenes næringsbehov har kastet mer lys over disse spørsmål. Men dette er svært kompliserte forhold som en bør være oppmerksom på. Undersøkelser blir ofte foretatt for renkulturer og in vitro. Naturen opererer med populasjoner der de ulike typer og arter lever i et samspill. Det er derfor ikke uten videre sikkert at renkulturer gir praktiske svar som kvanfitativt kan overføres.

Som N-kilde har bakteriene ulike krav, og N-mediet er av betydning også for hvor effektivt eller raskt mikrobeveksten vil foregå. Således undersøkte BRYANT & ROBINSON (1962) 89 ulike vombakterier. Av disse vokste 13% dårlig eller slett ikke på kaseinhydrolysat, 6% trengte kaseinhydrolysat, 56% vokste med kaseinhydrolysat eller ammoniakk som viktigste N-kilde og 25% trengte ammoniakk for å vokse. Det har vært mye diskutert om bakterier trenger aminosyrer eller peptider til sin vekst. Svaret er for så vidt gitt at iallfall endel vom-bakterier kan vokse på bare NPN. Visse undersøkelser tyder på at bakteriesuspensjoner nytter aminosyre-N og ammoniakk i et visst forhold. HUNGATE (1966) mener at ammoniakk er viktigere for cellulose og stivelse-spaltende mikrober enn for de som omsetter løselig sukker. Han mener at dette beror på adaptasjon. Fiber-omsettere vil bruke lengre tid og må derfor "finne seg i" å nytte de N-kilder som er igjen, hovedsaklig ammoniakk. På den annen side er det ved in vitro forsøk vist lav fordøyelighet av cellulose når urea er eneste N-kilde. Forsøkene tyder på at mikrobenene trenger peptider for å spalte cellulose optimalt (VESTERGAARD THOMSEN 1977).

En relativt ny undersøkelse av MAENG et al. (1966) viser at vom-suspensjoner (vom-mikrober) vokste best med en kombinasjon av urea og aminosyreblending. Ved bruk av urea eller aminosyrer som eneste N-kilde var veksten lågere enn ved en kombinasjon (25-75%, 50-50% og 75-25%) av de to typer N-kilde. Det er rett her å understreke at det er mange undersøkelser som indikerer fordeler ved tilførsel av aminosyrer, peptider til en NPN-diett. Understrektes bør det også at vom-mikrober kan nytte en rekke N-kilder om enn ikke like effektivt. Forsøk noen år tilbake bl.a. av HERSCHBERGER et al. 1959) viste at ammoniakk bundet til ammoniært fôr som melasse ikke kunne nyttes av vommikrober i særlig utstrekning. Disse forhold har betydning ved bruk av ammoniakk-lutet halm .

Ved siden av mikrobenes behov for en N-kilde er behovet for energi mest iøynefallende for proteinsyntesen. Her spiller selvfølgelig karbohydratene en dominerende rolle. Det er således vist både in vitro og in vivo at syntesen er mer effektiv når en passende karbohydratkilde er tilgjengelig. F.eks. WARNER (1956) fant at ammoniakkkonsentrasjonen i vomma ble redusert ved fôring med stivelse eller andre polysakkarider. Denne reduksjon kunne forklares, ikke ved redusert proteolytisk effekt, men ved økt mikrobesyntese. Rent praktisk er det spørsmål om alle typer energi (karbohydrater) er like effektive. BELASCO (1956) sammenlignet stivelse med andre karbohydrater og fant denne bedre enn f.eks. xylan og pektin som tillegg til cellulose. LEWIS & McDONALD (1958) fant den beste utnyttelsen av protein i vomma når en type karbohydrater var tilstede som ble fermentert i omlag samme hastighet som protein. Når det ble brukt kasein som N-kilde ble det funnet best utnyttelse av stivelse og bedre enn av glukose og xylan mens cellulose viste liten positiv virkning. SCHWARTZ et al. (1964) fant at løselig stivelse oppholdt seg i vomma 2-3 ganger så lenge som glukose. Etter dette synes det av betydning at energien blir tilgjengelig i samme takt som behovet til N-syntesen.

Typen av stivelse synes å ha betydning. Således er det funnet (MAYER et al. 1967) at varmebehandling og gelatinisering vil ha betydning. Ved bruk av finmalt høy og ekspandert korn ble ammoniakkproduksjonen redusert, mens bakteriesyntesen ble øket. Dette indikerer en mer effektiv utnyttelse av proteinet ved slik fôring.

In vitro undersøkelser av MAENG et al. (1976) viste samme celleproduksjon når glukose, cellubiose og cellulose ble nyttet som energikilde. Forsøkene sier bare at mikrobene nytter alle energikildene, men ingenting om hastigheten eller effekten under naturlige fôringsforhold.

I de fleste undersøkelser har en lagt vekt på N-utnyttelsen ved bruk av grovfôr, eller grovfôr supplert med andre karbohydratkilder. Dette er et komplisert spørsmål, men av aller viktigste merke for praktisk drøvtyggerfôring både med hensyn til energi og proteinutnyttelse.

Mange forsøk har vist at stivelse eller melasse til en halmrasjon kan nedsette fordøyeligheten av denne, særlig ved lågt N-innhold i rasjonen. Tilskudd av N i form av urea ga en positiv ^{på fordøyeligheten} virkning. Derimot viste tilskudd av lettfordøyelige karbohydrater en bedret N-utnyttelse. Dette viser igjen ulik effekt av karbohydrater og dernest at det er vanskelig å oppnå maksimum utnyttelse av N og energi samtidig. For praktisk fôring synes det likevel at når en baserer drøvtyggerfôringen på bruk av mye grovfôr, vil likevel et visst tilskudd av mer lettspaltelig energi være gunstig for mikrobesyntesen av protein i vomma.

Fra vår diskusjon her går det fram at bakteriene i vom-nettmage syntetiserer sitt eget kroppsprotein fra enkle N-kilder, og med hovedsaklig karbohydrater som energi- og C-kilde. F.eks. HARMEYER & JERZKOVA (1972) fant at 90% av aktiviteten i merket glukosekarbon som ble funnet i mikrobene var i proteinet og 10% i aminosyrene. Videre var aktiviteten betydelig større hos geiter på urea enn for de som fikk soyaprotein. Dette

indikerer at aminosyrene blir hovedsaklig brutt ned og ikke direkte bygget inn i proteinene. C-kildene kan være mange, men iflg. ALLISON (1969) vil intermediære stoffer ved karbohydratomsetningen være viktigste utgangspunkt for dannelselse av karbonskjeletter til aminosyrer. Særlig betydning har fosfoenolpyrodruesyre og eddiksyre. CO_2 fra urea og karbonater er derimot av mindre betydning.

Her skal vi ikke gå i detaljer for proteinsyntesen i vomnettme. Men vi bør se litt på relasjon mellom fóring, mikrobeaktivitet og den syntesen som foregår.

Vekst av mikrober i vomma betyr formering av mikrober og økning i vekt av mikrobemasse. Nå vil mikrobene delvis følge med chym ut av vomma slik at det her er en viss likevekt, også mellom bakterier og protozoer.

Antallet av mikrober vil variere sterkt ut fra dyrenes ernæringsforhold. Hos våre husdyr som blir fóret to ganger daglig, vil antallet av mikrober være på sitt lågeste like før fóring da næringstilgangen er dårligst. Ved økt tilgang på næringssubstrat vil mikrobene formere seg og vokse. Iflg. SCHWARTZ & GILCHRIST (1975) vil begrensningen her bare være næringssubstrat og konkurransen innbyrdes. Nå er det ett forhold som her bør spesielt nevnes og det gjelder forholdet protozoer/bakterier. Begge huses, formerer seg og vokser i vanlig vom-miljø. Det synes imidlertid å være forskjell på deres evne til syntese og krav til næringssubstrat. Mens bakteriene kan nytte enkle N-komponenter i sin celleoppbygging, trenger protozoene intakt protein og kan slett ikke eller i bare liten grad nytte enkle N-kilder. Dette er en meget viktig forskjell mellom bakterier og protozoer.

Protozoer er mye større enn bakterier. Det er i det senere vist at protozoer kan oppta hele stivelseskorn uten at de først blir hydrolysert. Dette kan ha flere fordeler. For det første kan protozoene på denne måte hindre at all stivelsen blir hydrolysert, men omdannet til mikrobestivelse. Det kan også virke positivt på pH i vomma.

Protozoene skaffer seg også mye av proteinet ved å konsumere bakterier og fordøye disse. Dette er vist av COLEMAN (1975) som fant at kapasiteten til protozoer i å ete bakterier er stor. In vitro forsøk viser at antall frie bakterier i mediet går ned og bakterier i protozoene går opp. Ved tilsetning av stivelse ble opptaket av bakterier satt noe ned, men opptaket var fortsatt høgt. Analyser viste at aminosyrer fra bakteriene ble overført til protozoeprotein uendret. Noe ble brutt ned til VFA + CO₂. COLEMAN (1975) har forsøkt å vurdere betydningen av protozoene i vomma. Han har regnet ut at omlag halvparten av bakterietørrstoffet som protozoene tar opp blir brukt direkte av protozoene (lagret) mens resten blir frigjort igjen i form av frie aminosyrer. Disse vil igjen bli brukt som N-kilde til bakteriers vekst og VFA produksjon. Denne cycliske prosess i vomma med opptak og fordøyelse av bakterier, utskillelse av stoffskifteprodukter som nyttes om igjen er av betydning. Dette medfører kontinuerlig tilgang på metabolitter, men også et tap av aminosyrer og energi. Men det er også en plusside med økt fordøyelighet av protozoer i sammenligning med bakterier.

Proteinomsetningen har betydning for proteinforsyningen hos drøvtyggere både kvalitativt og kvantitativt. Dette er et infløkt, men viktig felt som er under intens forsøksaktivitet.

Sammensetningen av mikrobeprotein: Proteininnholdet i bakterier og protozoer er høgt, men ulike kilder angir sterkt variable verdier. De fleste data angir et protein-innhold fra 40-70%, men særlig for protozoer kan en finne angitt lågere verdier. CHURCH (1976) mener at verdiene avspeiler vansker med å få "rene" prøver. Vanligvis utgjør protein hovedtyngden av cellevekten, og HUTTON & ANNISON (1972) har funnet at mikrobeceller inneholder 60-70% protein, herav ca. 90% renprotein. Mikrobeprotein inneholder også betydelige mengder nukleinsyrer, men også her er det betydelige variasjoner. Derimot viser aminosyresammensetningen stor likhet med høgverdige proteinkilder slik tabell 9 viser.

Tabell 9. Aminosyresammensetning av mikrobeprotein

% av N	PURSER & BUECHLER (1966)		
	Kasein	Bakterier	Protozoer
Methionin	2,99	6,6	5,2
Cystin	0,33	1,0	1,0
Lysin	7,74	9,3	10,1
Treonin	4,20	5,5	5,1
Serin	5,75	3,8	3,6
Prolin	10,29	4,1	3,7
Glysin	1,66	6,1	5,0
Alanin	2,54	6,5	5,2
Arginin	3,76	5,4	4,5

For det første viser innholdet i bakterier og protozoer å være nokså likt. Dernest synes innholdet av livsviktige aminosyrer som lysin, methionin og cystin å ligge høgt. For det tredje kan en kort slå fast at det er funnet liten eller ingen virkning av fôringa på aminosyresammensetningen av mikrobeprotein. Dette betyr at omsetningen i vomma vil føre til en utjevning i kvaliteten av det proteinet som blir fordøyd og oppsugd i tarmen. Spørsmålet dreier seg så om fordøyeligheten og den biologiske verdi av mikrobeprotein. Slike verdier har oftest blitt bestemt hos rotter, men for absorbert protein har dette verdi også for drøvtyggere da behovet intermediært er nokså likt. Tidlige undersøkelser viser høg fordøyelighet og biologisk verdi for begge, men likevel at protozoer ga best vekst hos kyllinger.

Selv om undersøkelser nok også har gitt varierende resultater, blir resultatene oppnådd av McNAUGHT et al. (1954) ofte referert. De viser en sann fordøyelighet på henholdsvis 74 og 91 for bakterier og protozoer med 81 og 80% biologisk verdi. Ut fra dette er netto-proteinutnyttelsen ca. 20%-enheter høgere for protozoer enn for bakterieprotein. Om forskjellen er reell vil, det derfor være nyttig med overføring av bakterieprotein til protozoprotein til tross for et visst aminosyretap. Men dette tapet kan iflg. LENG (1974) gå opp i 30%.

Det kan kort nevnes at selv om det er liten betydning av fóring på aminosyresammensetningen av mikrobeproteinet er det ikke uten videre klarlagt at alle mikrober blir utnyttet like godt av vertsdyret.

Omfanget av proteinsyntesen i vomma: Ofte er spørsmålet om hvor mye av fórpoteinet som ombygges til mikrobeprotein. Her er brukt både in vitro og in vivo data. Det finnes angivelser som viser at 40-80% av fórpoteinet kan omdannes til mikrobeprotein. Ved et opptak av 150 g protein skulle 70-120 g bli omdannet til mikrobeprotein tilgjengelig i tarmen. Bare en viss del av dette er fordøyelig. Slike estimat er svært enkle og viser egentlig bare størrelsesorden på N-omsetningen. HUNGATE (1966) har beregnet at 10-15% av karbohydratene som blir omsatt i vomma blir ombygget til mikrobe-cellemasse, og at denne inneholder 10-11% N (60-70% protein). Et eksempel viser at om en sau konsumerer 1000 g av en rasjon med 70% karbohydrater med 50% tilgjengelighet for mikrobene så vil celleproduksjonen være 35-52 g med syntese av 21,9-32,5 g protein pr. dag.

Fordi proteinsyntesen står i en visst forhold til energi-omsetningen i vomma, har SUTTON (1976) gått ut fra følgende forutsetninger:

1. 60% av fordøyelig energi blir fermentert i vomma.
2. Råprotein som absorberes består av fórpotein som unngår degradering i vomma, ca. 30%, pluss mikrobe-protein. Det syntetiseres 210 g protein pr. kg organisk stoff som omsettes i vomma. 70% av proteinet som når tarmen fordøyes.

Liknende resonnering ligger til grunn for en amerikansk vurdering av proteintilførsel til drøvtyggere. Uten å gå nærmere inn på detaljer går de her ut fra følgende forutsetninger (SATTER & ROEFFLER 1975):

- a) Av N-opptaket blir 12% resirkulert tilbake til vom-nettmage
- b) For vanlige rasjoner er 85% av N i form av renprotein, 15% NPN
- c) 40% av renprotein unslipper nedbryting i vomma, mens resten av N-fraksjonen går hovedsaklig til NH_3 .
- d) 90% av NH_3 produsert i vomma brukes i mikrobestoffskiftet når rasjonene ikke overstiger en "øvre grense"
- e) 0% av NH_3 produsert over denne grensen benyttes i mikrobe-syntesen
- f) 80% av mikrobeproteinet er renprotein, 20% som NPN
- g) 80% av mikrobeproteinet vil bli absorbert (metabolizable protein)
- h) 87% av fôrprotein som unslipper nedbryting i vomma, blir absorbert.

Absorbert protein er av BORROUGH et al. (1973) betegnet som omsettelig protein = metabolizable protein.

Det resonnementet som ligger bak denne form for beregninger er logisk sunn og bygger på de ulike faktorer som en vet påvirker proteinforsyningen hos drøvtyggere. Svakheten med metoden er at de ulike faktorer som her er satt inn vil 1) variere og 2) de er ikke fullt kjent. Dette forhold gjør at mange mener at enten fordøyelig protein eller protein er et like godt mål for N-tilførsel og N-behov hos drøvtyggere på nåværende stadium i utviklingen

g) Omsetning av lipider i vomma

Fôrplanter og korn som utgjør hovedfôret til drøvtyggere har et heller lågt lipidinnhold, ca. 3-6%. Lipidene består av mange ulike komponenter, triglyserider, vcks, steroler og fosfolipider. Det har vært vanlig antatt at triglyseridene domierte, men det er nå godtgjort at det finnes mye lipid-bundet sukker, særlig galaktosyl-glyseryl-estere av fettsyrer, hovedsaklig linolen-syre. Iflg. GARTON (1960) utgjør triglyseridene bare 3,3% av de totale fettsyrene.

Tabell 10. Fettsyresammensetningen av grovfôr (GARTON 1960)

Fettsyrer	Beite gras	Høy:		
		Timotei soltørket	Tørket kunstig	Rødkløver soltørket
C 14 (Myristin)	15,9	22-26	26,0	22,7
C 16 (Palmitin)	2,0	1-2	1,9	1,1
C 18 (Stearin)	0,5			
C 16:1	2,5			
C 18:1 (Olein)	3,4	5-6	12,0	5,3
C 18:2 (Linolsyre)	13,2	21-24	36,5	23,4
C 18:3 (Linolensyre)	61,3	44-50	21,8	46,9

Det har vært kjent lenge at drøvtyggerfett er fast, det inneholder lite umettet fett, og fremfor alt er fettkvaliteten lite påvirket av fôringen. Dette er i sterk kontrast til hva man finner hos enmagede dyr der fettsyresammensetningen av kroppsfettet er sterkt påvirket av fôrfettet. Hos drøvtyggere inneholder fettene mye stearinsyre (C 18:0), endel trans-isomere og også noe forgrenede syrer. Særlig melkefett inneholder oddetalls fettsyre, noe som ikke er vanlig i fôrfett. Årsaken til denne forskjell ligger hovedsaklig i omsetningen i vom-nettmage.

Omsetningen i vomma vil gjøre at fett i vomma vil finnes i ulike fraksjoner. En oversikt av KEENEY (1970) viser fordelingen av fettfraksjonen hos kyr på en høyrasjon.

Tabell 11. Fordeling av fett i vomma

	Lipid mg/100 g chym	% av totale lipidmengde
Bakterie	19,3	4,1
Protozoer	75,2	15,6
Fôrpartikler og cellefri væske	386,5	80,3
Totalt	481,0	100,0

Her viser det seg at 80% av fettene var i fórfraksjonen og ca. 20% i mikrobenes hvor protozoene inneholdt 4-5 ganger så mye som bakteriene. Dette er bare et eksempel, og det er lite som ellers er kjent om disse forhold. At disse relasjoner endrer seg i forhold til tid etter fóring blir vanlig antatt. Prøver tatt på ulik tid indikerer imidlertid at lipidene er i et steady state forhold i vomma med ca. 40-50% som fri fettsyrer av den totale fettfraksjon (s. 490).

Hydrolyse: For ca. 20 år siden fant forskere ved Rowett (GARTON 1959) at vomsuspensjoner kunne hydrolysere triglyserider. I ett forsøk fant de at 95% av fettsyrene fra linolje ble hydrolysert, 68% fra olivenolje og 40% fra kakaofett. Senere undersøkelser har vist at en rekke ulike glyserider blir hydrolysert, men i noe ulik grad. Således fant MILLER & CRAMER (1969) en hydrolysegrad for ulike fett som varierte fra 93% til så lågt som 35%. I disse undersøkelsene ble planteoljer mer effektivt hydrolysert enn fiskeoljer og annet animalsk fett. Forsøk har vist at denne hydrolysen vanligvis er rask og effektiv og at etter kort tid vil fettsyrene finnes hovedsaklig som frie syrer og bare en liten del i form av mono- og diglyserider (8-11% i noen forsøk). Syrene er løst bundet til partikkelfasen i vomma. Forsøkene har vist at galaktolipidene ble raskt omsatt og utnyttet.

Produktet av hydrolysen er hovedsaklig fettsyrer og glyserol. Glyserolen blir raskt omsatt til VFA.

Hydrogenering: Det er lenge siden det ble klarlagt at in vitro inkubering av linfrøolje medførte en sterk reduksjon i linolensyreinnholdet. Dette kunne enten forklares ved selektivt opp-tak av visse syrer eller ved hydrogenering. Tracer-teknikken lærte oss i forsøk av bl.a. WOOD et al. (1963) at det foregikk hydrogenering. Merket linolensyre ble føret til sauer, og her fant man etter en tid følgende: 3-6% linolensyre, 45% var hydrogenert til mettede syrer og 33-50% var hydrogenert til monoensyrer. Nyere undersøkelser av McLEOD et al. (1972) er gitt i tabell 12.

Tabell 12. Fettsyresammensetning i fôr, i vomsaft og i melk (McLEOD et al. 1972)

Rasjon:	I fôr		I vomsaft		I melkefett	
	A (høy)	D (talg)	A	D	A	D
C 10:0	0,2	2,3	5,9	9,0	15,6	14,0
C 16:0	15,8	22,8	21,9	25,1	35,4	31,7
C 18:0	1,0	35,2	29,9	19,2	12,4	14,1
C 18:1	21,3	20,8	29,1	34,7	34,8	37,6
C 18:2	56,2	26,3	12,6	11,1	1,8	2,6
C 18:3	5,5	2,6	0,6	0,9	0	0
% fett i fôret	2,8	4,2				

Her kan en legge merke til en økning fra fôr til vomsaft til melk i C 14:0 og C 16:0. Innholdet av C 18:1 øker også, mens det går i motsatt lei for C 18:2 og C 18:3 syrene. Ulik syresammensetning i fôr vil p.g.a. både hydrogenering og syntesen av melkefett ikke nødvendigvis påvirke melkefettets sammensetning.

Det har vist seg at både bakterier og protozoer kan hydrogenere fettsyrer, særlig C 18:2 og C 18:3, mens monoensyrer muligens er noe vanskeligere å hydrogenere, i alle fall er det indikasjoner på at det her trengs andre enzymer. Hydrogeneringen forekommer etter hydrolysen og kan ikke foregå for triglyserider.

Fettsyresammensetningen vil variere i ulike deler av fordøyelseskanalen omlag som følger: 1) Fôrfettet inneholder vanligvis mye umettet fett. 2) I vomma blir dette hydrolysert og hydrogenert. Derfor er fett i vomma hovedsaklig mettet og med noe transsyrer. 3) I duodenum er det mer transsyrer og mer umettet fett p.g.a. tilførsel av umettede fettsyrer med gallen (fosfolipider = 10-15 g/dag). 4) I ileum foregår absorpsjon og med ulik hastighet. Dette gjør at transsyrene forsvinner raskere enn cis-syrene. 5) I colon foregår igjen hydrogenering slik at gjødsla hovedsaklig inneholder mettet fett.

Biohydrogeneringen foregår i vomma ved mikrobers hjelp. Det blir antydnet flere mulige ruter og mangt er fortsatt ukjent. Her skal vi bare skissere hovedtrekkene ved overføring av linolensyre til stearinsyre.

Linolensyre er en cis-cis-cis-okta-deka 9, 12, 15 triensyre med dobbeltbinding i 9, 12 og 15C-atom. Ved hjelp av isomerase blir denne omformet til cis-trans-cis-octadeca 9, 11, 15 triensyre med en trans plassering. Så blir en cis dobbeltbinding brutt og hydrogenert, og vi får trans-cis octadeca 11, 15 dien syre som igjen hydrogeneres og vi får trans octadeca 11 monoensyre som så igjen hydrogeneres slik at siste dobbeltbinding forsvinner og vi får stearinsyre.

Man bør kunne spørre seg: hvorfor foregår hydrogeneringen av fett i vomma? Det har vist seg at umettede fettsyrer vil nedsette mikrobeveksten, og dette synes å ha forbindelse med deres overflateaktivitet og endring i membranenes permeabilitet. Det er derfor en hypotese som sier at hydrogeneringen er en prosess mikrobene utøver for å beskytte seg selv mot denne giftvirkning. En annen mulighet for hydrogeneringen er å beskytte drøvtyggenes eget vev mot for høgt opptak av poly-umettet fett. Høgt opptak av dette sammen med lågt E-vitamin-opptak kan medføre sykdommer som muskeldystrofi. E-vitamin er antioksydant som forbrukes ved økt opptak av poly-umettet fett. Ved bio-hydrogenering vil mengden umettet fett gå drastisk ned, og behovet for E-vitamin ^{blir} redusert. Hydrogeneringen gir derfor ikke bare en direkte reduksjon av påkjenningen ved oksydering av umettet fett, men redusere E-behovet. Kanskje det ikke er så helt tilfeldig at muskeldystrofi er mest vanlig hos unge drøvtyggere uten fullt utviklet vomfunksjon.

Produksjonen av transsyrer i vomma må nevnes. Det avspeiler også det forhold at det er hovedsaklig monoene trans syrer, kanskje fordi hydrogeneringen av monoensyrer går saktere enn av dien-og trien-syrer. Transsyrer finnes i fettvev og i melk, men i langt mindre grad enn i duodenuminnholdet. ANNISON & BICKERSTAFFE fant f.eks. at av C 18:1 syrene var det 0,4% i fôr, 67% i duodenum, 15% i blod og 14% i melk.

Drøvtyggere synes å ha lite behov for polyumettede fettsyrer, og behovet kan vanligvis lett dekkes ved de små mengder som unngår hydrogenering i vomma. Her synes protozoene å være av betydning, fordi de har behov for polyumettede fettsyrer i sitt eget stoffskifte. KEENEY (1970) har beregnet av omlag halvparten av C 18:2 og C 18:3 som finnes i vomma er i form av protozo-fosfolipider.

Lipidsyntese: Lipidsythesen i vomma har tidligere vært neglisjert. Bare i det siste er det gitt tall som indikerer at det foregår en nettosyntese av fett i vomma, og at mengden fett som forlater vomma kan være opptil det dobbelte kvanta av det som tas opp med fóret. SUTTON (1975) indikerer at en i middel muligens kan rekne med en nettosyntese slik at 180% av mengden fórfett går over i løpen. Mikrobene syntetiserer altså fett, og da fra ikke fett som energikilde. Studier hos sau tyder på at syntesen er størst på rasjoner med lite grovfór, og at tilsetning av f.eks. tran fullstendig eliminerte denne nettosyntesen.

Lipidene fra bakterier og protozoer: Vommikrober inneholder lipider av ulike slag og i ulik mengde. Det er oppgitt at lipidinnholdet ofte ligger i området 6-9% og herav ca. 70% fosfolipider hos protozoer (KEENEY 1970). Ellers er det mest karakteristiske trekk ved fettsyresammensetningen for vommikrober at de inneholder fettsyrer med oddetall, særlig C 15 syrer som kan utgjøre en betydelig del av syrene i bakterier.

Virkingen av fett på andre vomfunksjoner: Man regner ikke at fórfett i moderate mengder har særlig spesifikk virkning på vomfordøyelsen. Høgt innhold av fett derimot kan nedsette fordøyeligheten av andre komponenter i fóret, særlig gjelder dette umettet fett. Særlig har det vist seg at cellulosefordøyeligheten har gått noe ned både in vitro og in vivo.

STORRY (1970) har vist at tilskudd av fett kan påvirke vomgjæringen ved å øke mengden propionsyre på bekostning av eddiksyre. Utslagene har variert mye fra forsøk til forsøk. Fetttilskudd har også redusert metanproduksjonen, muligens fordi mer hydrogen trengs til hydrogeneringen. Indirekte kan således type og mengde fett påvirke vomgjæringen, og også energiutnyttelsen (kjøttproduksjon) og melkeproduksjonen med nedsatt fettprosent og endret fettsyresammensetning i melkefett.

h) Omsetning og behov for vitaminer hos vommikrober

Det har lenge vært kjent at vitaminbehovet hos drøvtyggere er ulikt fra behovet hos enmagede dyr. Det ble tidlig pekt på at behovet er så lågt hos drøvtyggere at det kan dekkes ved mikrobesyntese i fordøyelseskanalen. Nå bør en likevel skille mellom behov for "tilførte" vitaminer og behov for vitaminer i organismen. Mange undersøkelser viser at intermediære prosesser hos drøvtyggere, selv om de er noe forskjellig fra de hos enmagede dyr, trenger de samme vitaminer som hos enmagede dyr. Men drøvtyggerne er selvforsynt med flere vitaminer (f.eks. B-vitaminer), bortsett fra unge drøvtyggere uten utviklet vom. Dette gjelder antakelig alle vannløselige vitaminer ved siden av K-vitamin. Spørsmålet er imidlertid om syntesen under alle forhold er stor nok til optimal vekst, produksjon etc.

Undersøkelser har vist at mange mikroorganismer trenger en eller flere vitaminer for egen vekst og formering. Til tross for en viss variasjon mellom bakteriearter i behov har det vist seg at flere vitaminer av B-komplekset synes å virke stimulerende på mikrobevekst. Dette gjeøder særlig for biotin, men også for B₁₂, tiamin og flere. Forsøk har således vist at mangel på biotin kan gi sterkt nedsatt cellulosefordøyelighet og VFA-produksjon med redusert propionsyregjæring og også mindre eddiksyregjæring.

Selv om tilførsler av B-vitaminer kan være nyttig, er det vel heller syntesen vi er mest opptatt av. Det er nå gått et halvt hundre år siden det ble vist at vominnhold fra drøvtyggere var en god kilde for B-vitaminer. Hos rotter som fikk samme fôr som kalvene, men uten tilskudd av vominnhold, var veksten dårlig. Senere undersøkelser har klart vist at vom-syntesen av de fleste vitaminer av B-komplekset er betydelig. En økning i vominnholdet på 10-30 ganger innholdet i fôr er påvist for pantotensyre, riboflavin, pyridoxin, tiamin etc. Nå bør det nevnes at det foregår både en nedbryting av f.eks. tiamin fra fôr i vomma, og at syntesen ikke alene er lokalisert i vomma, men også til tarmen, spesielt for tiamin og K-vitaminet.

Konklusjonen er at hos dyr med en funksjonell vom blir B-komplekset dekket ved mikrobesyntese både hva gjelder behovet hos vertedyret og for eventuelle mikrober.

Visse fôrings- og ernæringsmessige forhold vil kunne påvirke syntesen av vitaminer. Syntesen av visse B-vitaminer som riboflavin, niacin og pantotensyre synes å bli stimulert ved økt N-innhold i rasjonen, og flere rapporter indikerer bedre syntese når det blir gitt stivelse enn når det nyttes cellulose som karbohydratkilde. Også pH synes å ha betydning. Bruk av antibiotika (særlig i større mengder) har vist seg å hemme vitaminsyntesen i vomma.

Kobolt er spesielt viktig for syntesen av B₁₂, men også andre mineralelementer er av betydning.

Bortsett fra vitamin K kan en kort slå fast at fettløselige vitaminer ikke syntetiseres mikrobielt hos våre husdyr.

Derimot er det mange undersøkelser som viser omsetning av både A og karoten i vomma, og dette medfører tap. In vitro forsøk viste et tydelig tap av både karoten og vitamin A. Bruk av antioksydanter (tokoferol f.eks.) viste seg å redusere tapene.

Det er ingen sikre holdepunkter for omsetning - syntese eller nedbryting av vitamin D og E i vomma. Derimot synes mikrobene å ha behov for K, og de syntetiserer selv nok K til seg og vertsdyret. Dette gjelder de fleste dyr, men ikke alltid er syntesen stor nok til å dekke behovet hos f.eks. fjørfe. Dyrene lagrer fettløselige vitaminer i levra og det er mye som tyder på at K-vitaminet her er av bakterieopprinnelse. Store doser av fettløselige vitaminer virker toksisk også på vommikrobene.

Mineraler i vomma og mikrobene: Mineralene som finnes i vomvæsken tjener både spesielle formål som næringssubstrat for vommikrobene og for vertsdyret og det mer generelle formål å skaffe et gunstig vekstmedium for mikrobefordøyelsen i vomma. Det siste gjelder deres betydning som buffere - særlig Na og K-salter - vedlikehold av red-oks. potensialet og ønsket osmotisk trykk, egenskaper som betyr mye for å gi et gunstig vekstmiljø i vomma.

Mineralinnholdet i vomvæska vil naturlig variere med fóringen, med spyttsekresjonen og med passasjen av fór. Likevel kan det være nyttig å se litt nærmere på mineralinnholdet fór-vomvæske og mikrober.

Tabell 13. Mineralinnholdet i fôr, vomvæske og vommikrober
(MARTINEZ 1972)

Element	Mineral-innhold			
	Høy, tørt	Vom- væske	Konsen- trasjon	Økning i forhold til fôr
<u>Makromineraler, %:</u>				
Ca	0,66	0,036	0,88	33
Mg	0,29	0,014	0,29	0
K	0,90	0,120	2,10	133
Na	0,54	0,360	3,60	567
P	0,29	0,036	1,90	555
S	0,19	0,004	0,78	388
<u>Mikromineraler, µg/g:</u>				
Co	0,08	<0,01	3,75	4587
Cu	12,0	0,83	22,0	83
Fe	66,0	2,00	525	695
Mn	170,0	2,90	230	35
Mo	1,2	<0,10	6,2	417
Se	0,03	-	0,5	1567
Zn	22,0	0,16	92	318

Kalsium syntes å stimulere cellulosefermenteringen, men dette er ikke så klart som for magnesium. Mangel på Mg har vist til dels kraftig reduksjon i cellulosefordøyeligheten *in vitro* og også sterk reduksjon i fôropptaket hos drøvtyggere (AMMERMAN et al. 1971).

Kalium likesom Na er viktig for mikrobene, men vanligvis er det stor nok tilførsel. Ved for høgt K:Na forhold synes Na å stimulere cellulosefordøyelsen.

Det er ikke overraskende at P er av vital betydning også for vomomsetningen. Mangel vil hemme cellulosefordøyelsen og VFA produksjonen. Noe av samme forhold gjelder svovel som er nødvendig for syntesen av S-holdige aminosyrer cystin og methionin.

Av mikromineralene er det spesielt kobolt som trengs for syntesen av B₁₂, men en rekke andre er nødvendig for normal vomfermentering. Kort nevnt har følgende mikromineraler vist en stimulerende virkning på vomomsetningen (celluloseomsetning): Kadmium, kobolt, krom, kopper, jern, jod, mangan, molybden, strontium og sink.

i) Mikrobiell omsetning utenom vom-nettmage

Den mikrobielle fordøyelse spiller størst rolle hos drøvtyggerne. Hos visse andre herbivore dyr som lever hovedsaklig på grovfôr slik som hest, hare, kanin og marsvin spiller også den mikrobielle omsetning en betydelig rolle. Nå er VFA produksjonen resultatet av mikrobiell stoffomsetning. Om man ser på VFA konsentrasjonen i de ulike avsnitt av fordøyelseskanalen hos våre husdyr, kan den kort oppsummeres slik: Hos de fleste herbivore dyr finnes en liten konsentrasjon av flyktige fettsyrer i mage og tynntarm som indikerer en viss fermentering. I blind- og stortarm derimot vil konsentrasjonen øke sterkt, noe som viser at mikrobeaktiviteten øker hos alle dyr. Men fordi det er stor forskjell mellom arter i volum av denne delen av fordøyelseskanalen vil også betydningen kvantitativt av mikrobeomsetningen være forskjellig.

Den mikrobielle fordøyelse hos hest starter allerede i magen der det er funnet relativt høg konsentrasjon av melkesyre. Det er sagt at grasfôring vil favorisere denne form for omsetning. Konsentrasjonen av melkesyre går så ned og konsentrasjonen av VFA går opp i tynntarmen hvor mikrobeomsetningen er beskjedne. I stortarmen er det nesten bare VFA. Hovedtyngden av den mikrobielle omsetning hos hest foregår i blindtarm og stortarm som har stort volum (3 ganger magevolumet). Her kan VFA-konsentrasjonen komme like høgt som i vomma hos drøvtyggere (120 mmol/l). I det hele har forholdene i stortarmen mye til felles med vomma hos ku og sau. Det er imidlertid tvil om mikrobene har særlig ureaseaktivitet. Ett forhold som bør understrekes er at hos hest vil enzymfordøyelsen foregå før

mikrobefordøyelsen. Dette har betydning for både omsetning av protein, lipider og lettspaltbare karbohydrater.

Hesten har effektiv cellulosefordøyelighet, men ikke like effektiv som hos drøvtyggere (HOBSON & HOWARD 1969).

Hos hare, kanin og marsvin er magen vel utviklet. Til tross for meget låg pH (ned til 1) er bakterier i stand til å produsere melkesyre som absorberes. I stortarmen vil det være andre mikrober som omsetter cellulosen til VFA da pH er ved nøytralt punktet. Konsentrasjonen av VFA er høg.

Grisen har ifølge HILL (1975) utviklet seg fra å være en alteter til å bli nærmest en planteeter. Det viser forøvrig dagens svinefôring. Svinet har ikke noe fordøyelsesorgan som er spesielt tilpasset mikrobiell fordøyelse. Fordøyeligheten av fiber kan være god helt opp til 25% (HOBSON & HOWARD 1969). Dette viser at svinet har en mikrobiell omsetning av betydning, særlig gjelder dette voksne svin. Fôret oppholder seg i magen i 5-6 timer, og dette er iflg. HOBSON & HOWARD (1969) tilstrekkelig til fermentering av lettspaltelige karbohydrater. Likevel er kolon hovedsete for den mikrobielle omsetning også hos svin. Undersøkelser viser at 60-80% av de organiske syrer er funnet i kolon, opptil 30% i blindtarm og bare ca. 1% i mage. Mens igjen melkesyre utgjør tyngden av fermenteringsprodukt i magen (95%) så vil VFA og da særlig eddik og propionsyre være fermenteringsproduktet av størst kvantitativ betydning i tarmen.

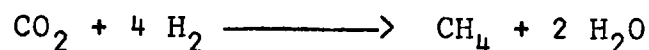
Hos fjørfe som har svært kort og enkel fordøyelseskanal spiller den mikrobielle omsetning liten rolle. Det samme gjelder for rotter og for mennesker.

Uheldige omsetninger kan ofte forekomme i tarmen hos enmagede dyr. Disse omsetninger kan forårsakes av forråtnelsesbakterier og angriper og spalter gjerne N-holdige stoffer. Under medvirkning av bakterier kan mange aminosyrer bli omsatt (dekarboksylert) og man får dannet såkalte ptoaminer som absorberes

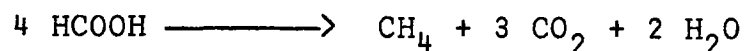
og virker som gift. Slike omsetninger produserer kadaverin fra lysin, tyramin fra tyrosin, putresin fra ornitin og histamin fra histidin. Den svovelholdige aminosyre cystin kan undergå en serie reaksjoner og danne merkaptaner og H₂S. Tryptofan kan omsettes til indol og skatol som er illeluktende stoffer i gjødsel.

j) Gassdannelsen ved vomgjæringa

Ved den mikrobielle omsetning blir det dannet betydelige mengder gass, i første rekke CO₂ og CH₄. Ifølge BLAXTER (1962) blir det anslått at ei ku i løpet av et døgn produserer 1000-2000 l gass. Mengden CO₂ som produseres vil stå i forhold til stoffomsetningen intermediært og i fordøyelseskanalen. Produksjonen av metan derimot stammer utelukkende fra gjæringsprosessene i fordøyelseskanalen, og mengden kan gå opp i 50 l hos sau og 400 l hos storfe pr. døgn. Det produseres slik vi har sett også H₂, men i vomgassene er innholdet ubetydelig. Bare i spesielle tilfelle, ved brå overganger i fóringa kan det forekomme. Den H som dannes og som ikke nyttes til f.eks. propionsyregjæring og andre prosesser blir brukt av metanproduserende bakterier:



Ellers regnes stoffer som maursyre å bli raskt omdannet til metan etter dette skjema:



Man regnet tidligere med at metan stammet utelukkende fra fermentering av karbohydrater. Basert på Kellners og Armsbys forsøk regnet en med at det ble dannet 4,3-4,8 g CH₄ pr. 100 g fordøyelig karbohydrater i blandete rasjoner. Det er senere vist at det kan dannes metan av protein. Ifølge WÖHLBIER (1961) kan man beregne metanproduksjonen ut fra mengde opptatt organisk stoff, og han oppgir 2,54-2,92 g CH₄ pr. 100 g opptatt organisk stoff. Nå er metanproduksjonen et resultat av mikrobielt omsatt fórn, men fordi dette er ukjent, kan en kanskje best beregne metanproduksjonen ut fra fordøyelig stoff. Dette er fastlagt for ulike

rasjoner brukt i respirasjonsforsøk ved Hannah Dairy Res. Institute, der BLAXTER har angitt likninger for ulike rasjoner. Det samme gjelder tyske forskere i Rostock som viser at et tap av energi i metan på 8-9% av brutto-energien eller 11-12% av fordøyelig energi. I disse forsøkene fant de at metanproduksjonen var positivt korrelsert med både protein og karbohydrater, men uavhengig av fettmengden. Nyere undersøkelser viser at iallfall umettet fett tenderer til å nedsette CH_4 -produksjonen (CZERKAWSKI 1973).

Det er således innlysende at den mikrobielle fordøyelse gir et kjemisk energitap sammenlignet med kjemisk fordøyelse ved enzymer. Ved siden av metanenergi blir det tap av energi ved stoffomsetningen og produksjon av CO_2 og varme. Mikrobene omsetter stoff og dette krever energi, ikke minst også fordi det foregår en ikke ubetydelig grad av resirkulasjon i vomma ved at mikrober dør, brytes ned og nye mikrobeceller dannes. Både mikrobevekst og vedlikehold krever energi og denne energien blir frigjort i form av fermenteringsvarme. I motsetning til enzympordøyelsen som regnes som nærmest isoterm med tap på under 1%, vil mikrobefermenteringen gi betydelige energitap på 5-10% (BLAXTER 1962). Om man nytter resultater fra Marston som antyder et varmetap på ca. 80% av energitapet i metan, vil tapene bli omlag 15-16% av brutto-energien eller omlag 20% av fordøyelig energi. Tapene vil avhenge noe av fórmengde og fórkvalitet.

Det betydelige tap ved den mikrobielle fordøyelse som vi har hos drøvtyggere er en av årsakene til at enmagede dyr utnytter energien i kraftfór bedre enn drøvtyggere. Men selv hos svin er det funnet tap av metanenergi, særlig hos utvokste svin (BREIREM 1935):

Svin under 50 kg	-	0	-	metan
50-90 "	-	ca. 2%	-	" av bruttoenergi
180-200 "	-	2,7%	-	" " "

Fórets opphold og bevegelse gjennom fordøyelseskanalen:

Ved opptak av fórt kan tørrstoffet variere sterkt, fra fórt med tørrstoffprosent over 90 til flytende fórt, f.eks. melk og pressaft med bare 3-5% tørrstoff, rotvekster med 8-15% og surfórt med 15-25% tørrstoff. Nå vet vi at dette fóret blir blandet med varierende mengder spytt, fordøyelsessekreter og opptatt vann. Når det samtidig foregår fordøyelse og absorpsjon vil sammensetning og konsistens av fórt eller chym variere. Men generelt sett er innholdet i fordøyelseskanalen flytende eller halvt flytende. Som en indikator på tørrstoffinnholdet kan følgende verdier fra CHURCH (1975) angis for sau og storfe:

	<u>Sau</u>	<u>Ku</u>
Vom-nettmage	10,1%	15,2%
Bladmage	18,8%	20,3%
Løpe	15,5%	11,9%
Tynntarm	9,8%	7,9%
Stortarm	14,6%	10,2%
Rektum	25,8%	-

Når det gjelder passasjen av fóret gjennom fordøyelseskanalen er det særlig drøvtyggere vi drøfter her. Generelt er det imidlertid slik at det er mage- og tarmbevegelsene som er med og fører fórt og ufordøyd stoff bakover i fordøyelseskanalen. Men særlig hos drøvtyggere betyr f.eks. fórets struktur mye. Det er klart slik som PHILLIPSON & ASH (1965) sier at: "Det trengs lite tankevirksomhet for å forstå at tilstrekkelig strøm av væske er nødvendig for å frakte fast tørrstoff (fórt) gjennom mage og tarm. Videre er de rytmiske bevegelser vitale for denne transport, som også påvirkes av mengde fórt eller chym".

Kort sagt vil fóret som svelges og når nettmagen bli blandet med innholdet i den dorsale del av vomma. Øverst er det et lag med grovt materiale av f.eks. høy en periode etter et måltid. Senere blir det ved vomkontraksjonene bedre og bedre blandet selv om en viss lagdeling forekommer for lengre tid.

Det foregår stadig en utstrømning av væske fra vom til bladmage. Undersøkelser viser at hos sau kan denne utstrømning være 7-14 l/døgn eller i størrelsesorden 5-6% av total væskemengde i vomma strømmes til bladmagen pr. time. Hos ku har tilsvarende tall vært rapportert og CORBETT et al. (1959) fant hele 18% væske pr. time.

SUTHERLAND et al. (1962) fant at hos sau som ble fóret med 1 kg pelletert fóer pr. dag passerte ca. 6 kg til bladmage pr. 24. time hvorav ca. 10% tørrstoff.

Strømmen av tørrstoff ut av vom-nettmage synes å være noe mer komplisert enn for væske. En rekke egenskaper ved fóer eller vominnhold synes å ha betydning. Men først noen generelle observasjoner. CASTLE (1956) fant således at det tok 11-15 timer før fargede høypartikler kom i gjødsla. Dette sammenlignet med 12-24 timer observert av BALCH (1950) og O'DELL et al. (1963) med 10-20 timer. Andre forsøk viste at visse markører som ble brukt ville passere raskere. Indikasjonen er at noen fóer passerer meget raskt ut av vomma. Her synes fysisk form å bety mest, men også den spesifikke vekt synes å være av betydning og kanskje først og fremst partikkelstørrelsen. Nyere forsøk av TROELSEN & CAMPBELL (1968) indikerer at chym ikke passerer nettmage-bladmageåpningen før fóret er brutt ned til en viss partikkelstørrelse. De målte partikkelstørrelsen i chym fra vom og bladmage med sold av ulik hullstørrelse. Det var her tydelig at partikkelstørrelsen var mindre i bladmage enn i vom slik tabell 14 viser.

Tabell 14. Partikkelstørrelsen i vom og bladmage etter fóring med tidlig slått gras (TROELSEN & CAMPBELL 1968) (% av tørrstoff holdt tilbake)

	Soldstørrelse, mm åpning			
	2	1	0,5	0,25
Vom	0,7	5,4	16,5	30,5
Bladmage	0,2	0,4	1,6	8,1
Løpen	0,2	1,1	4,3	13,8

Mer enn 92% av partiklene i bladmage gikk her gjennom det minste soldet mens mindre enn 70% for vominnholdet. For senere slått høy var det økende andel av partikler mellom 0,5 og 1 mm som passerte over i bladmage, men forholdet var her også det samme at da var partikkelstørrelsen i vominnholdet også større. Det var tendens til større partikler i løpen, særlig for tidlig høstet gras, men forskjellen var ikke stor.

ASH (1962) beskriver strømmen av chym fra bladmage til løpe omtrent slik: a) Tørrstoffinnholdet er lågt, ikke over 8%, og en sakte strøm av flytende chym i små mengder blir ført ut ved kontraksjon av nettmage. b) Små "spruter" på 20-30 ml med høgt innhold av fine partikler av plantemateriale vil finnes til ulike tider mellom nettmagekontraksjonene, og c) Avstøtte leiver med relativt tørt materiale ble vasket gjennom små væskemengder. Denne overføring av innhold til løpen gikk raskest når innholdet i løpet var lågt. Også tilføring av mer væske til såvel vom som løpe vil påvirke passasjehastigheten. Det synes som om det meste av fóret blir oppholdt en tid i bladmage, men oppholdet er av kort varighet.

Passasjen av chym fra løpe til tarm foregår diskontinuerlig, ved små "skvalper" eller "spruter" på 30-40 ml om gangen. (HOGAN & PHILLIPSON 1960). Mange slike "spruter" vil forekomme i perioder på 10-15 min fulgt av perioder uten at noe chym føres over i tarmen. Nå synes det som om det er en tilbakeflow til løpen, men hvor mye er vanskelig å måle. Hos sau er det målt en flow av 10-15 l pr. 24. time eller 300-500 ml/time. Størst passasje synes å foregå like før og under et måltid, med liten flow umiddelbart etter måltidet.

Fóret oppholder seg betydelig tid i fordøyelseskanalen. Undersøkelser av BALCH & CAMPLING (1965) med ku viser at midlere retensjonstid i vomma ligger i området 60-80 timer eller 2-3 døgn avhengig av fóret. F.eks. halm har lengre oppholdstid og resten kan finnes etter 10 døgn. De første ufordøyde partiklene vil vise seg etter et halvt døgn med økt

ekskresjon 2. og 3. dag og deretter avtagende ekskresjon til 6-10 dager. Økt fóropptak vil øke passasjehastigheten både i g og i retensjonstid.

Retensjonstid i løpe og tarm er studert langt mindre enn for vomretensjon. Det er brukt teknikk som også påvirker resultatet. WESTON (1968) har beregnet en retensjonstid i løpe og tarm på 21,2 og 16,1 timer for henholdsvis halm og luserne. Dette kan sammenlignes med et opphold av 12-14 timer i tarmen hos geit, og for gummi-markører innført i løpen hos ku som tok minimum 11 timer (FREER & CAMPLING 1972).

Nevnes bør også forsøk av BALCH (1950)^{som} viste at 90% av fargete høypartikler ble gjenvunnet i gjødsla lenge før ved "fóring" i løpen i forhold til per os fóring. Retensjonstid i formagene var ca. 70 timer mot 30 timer i løpe og tarm for høy målt på denne måten.

Ser man så på hele fordøyelseskanalen, får man et bilde av den tid det tar å fordøye ulike rasjoner. BALCH og medarbeidere i England har gjort pionerarbeid her, selv om LENKEIT & COLOMBUS (1934) gjennomførte forsøk langt tidligere.

Typisk for ekskresjonen i gjødsla er at det i begynnelsen går sakte, når et maksimum 2. dagen for deretter å avta: Dette synes å være generelt for alle rasjoner. BLAXTER et al. (1955) fant imidlertid at etter maling gikk fóret mye raskere gjennom fordøyelseskanalen, og store rasjoner gikk raskere enn små. Som vi senere skal se hadde dette virkning på fordøyeligheten av fóret.

Hos enmagede dyr er magetømmingen studert. Dette er vanskelig. Det er forhold som indikerer at magetømmingen er raskere hos karnivore enn hos herbivore, enmagede dyr. Hos hest og gris kan det finnes fórrester av et måltid etter 24 timer (HILL 1975) mens hos f.eks. hund vil magen tømmes fullstendig mellom måltidene. Surheten (pH 3 eller lågere) i duodenum synes her å fremskynde magetømmingen, mens fett i fóret senker tømmingshastigheten. Ellers vises til tabell 15.

Tabell 15. Retensjonstid i fordøyelseskanalen (LENKEIT)

	Hund	Svin	Hest	Storfe	Sau	Fjørfe
Første gjødsel	2. g. fóring 28-20 timer	11-15 timer	21-24 timer	ca. 1 døgn	14-19 timer	3-6 timer
Maks. utskillelse	1. dag	½.-1.d.	1. dag	2.-3 d.	2. d.	
Siste gjødsel etter et måltid	1-2 d.	4-5 d.	4-5 d.	12-13 d.	16-21 d.	2-6 d.

D. ABSORPSJON

1. Mekanismer som påvirker absorpsjonen

Overføring av ulike nedbrytningsprodukt, mineraler og vann fra fordøyelseskanalen til blod og lymfe blir betegnet som absorpsjon. Etter absorpsjon vil så blod og lymfe føre metabolittene rundt til ulike organer og vev hvor de blir avleiret eller omsatt.

Absorpsjonen av næringsstoffene foregår fra ulike deler av fordøyelseskanalen. Hos drøvtyggere spiller absorpsjonen i formagene en betydelig rolle. Hos alle dyr er tarmen, særlig tynntarmen sete for absorpsjonen av mange viktige metabolitter. Tynntarmen har svært stor overflate ved at tarmslimhinnen er utstyrt med en rekke små bukninger og foldinger. Slimhinnen er utstyrt med en rekke små tarmtotter eller villi som er 0,5-1,5 mm lange og som finnes i et antall som avtar fra duodenum og bakover til ileum (ca. 20-40 villies pr. mm²). Disse tarmtottene er sammensatte organer som ved siden av et nett av kapilære blodører også inneholder lymfekarilærer som starter i tarmtottene og som "drenerer" tarmen. De absorberte stoffene kan derfor passere epitelet i tarmen og enten gå over i blod- eller lymfebaner.

Absorpsjonen av næringsstoffer går hovedsaklig fra tarm til blod-lymfe. Men permeabiliteten for celleveggene i fordøyelseskanalen er ikke diskriminerende i den forstand at stofftransporten kan gå bare en retning. Dette er tydelig demonstrert for stoffer som vann og mange ioner som kan gå fra blod til tarm om de kjemisk/fysiske forhold for tarm/blod tilsier det.

Cellemembranene i fordøyelseskanalen er semipermeable og har en viss selektiv (diskriminerende) virkning på hvilke stoffer de slipper gjennom, og med hvilken kapasitet og hastighet. Det er her flere faktorer som delvis virker sammen:

- 1, Kjemisk natur til membranen
- 2, Kjemisk natur til de stoffer eller stoffgrupper som absorberes.
- 3, Konsentrasjonsforskjeller mellom de to sider av membranen.

Absorpsjonen vil følge de generelle lover om gjennomgang gjennom semipermeable hinner og bare noen hovedpunkter skal her nevnes:

Diffusjon: Cellemembranen er bygd opp av polare (protein) og upolare (lipid) lag orienterte på bestemte måter. Dette forhold gjør at stoffer kan diffundere gjennom cellemembraner fra høyere til lågere konsentrasjon. Dette gjelder f.eks. fettsyrer og fettløselige vitaminer. Vann kan også transporteres ved diffusjon fra et sted med lågere til et sted med høyere osmotisk trykk. Denne form for absorpsjon betegnes for osmose. Det osmotiske trykk bestemmes av antall partikler i væskeoppløsningen og er en av drivkreftene til væskebevegelse. Vann passerer fra steder med det høyeste kjemiske potensial.

Egenskaper ved cellemembranene er knyttet til deres oppbygging. Forklart ut fra deres oppbygging av protein/lipid vil stoffer som er lett løselig i fett gå raskere gjennom enn stoffer som er lite løselige og ikke-polare stoffer går raskere gjennom cellemembraner med høg permeabilitetskoeffisient. Videre blir cellemembraner å betrakte som utstyrt med porer der små molekyler trenger lettere gjennom enn større molekyler.

Selv om det er visse lovmessigheter for gjennomgang gjennom membraner er det mange eksempler på at enkelte stoffer penetrerer langt raskere enn ventet ut fra fysisk/kjemiske lover. Man har f.eks. hos erythrocyter det forhold at noen sukker f.eks. glukose penetrerer raskt selv om de ikke er lipid-løselige i noen særlig utstrekning. Dette gjelder bare bestemte sukker med bestemt struktur. F.eks. vil L-glukose penetrere mye saktere enn D-glukose. Man snakker her om facilitated transfer.

Når det gjelder absorpsjon fra tarmen er det mange eksempler som kan forklares ut fra teorien om et "carrier" system som virker selektivt. Spesielle molekyler har vanskelig for å penetrere uten hjelp fra carriersystem. Molekyler blir bundet til spesielle carrier som er lokalisert i cellemembranen. Ved slik "binding" vil molekylene mye lettere passere hinnen og bli frigjort på innsiden. En "carrier" vil så kunne "føre" en ny molekyl gjennom membranen. Et slikt forhold synes å gjelde for både sukker og aminosyrer der flere systemer synes å operere sammen.

Mange molekyler blir absorbert mot en konsentrasjons- eller elektrokjemisk potensiale. Ved absorpsjon utføres det et arbeid som koster energi. Man snakker her om "aktiv transport" av stoff gjennom cellemembranen. Absorpsjonen må da for å foregå være knyttet til energiproduserende prosesser. Uten at man her skal komme nærmere inn på det fysiologiske eller biokjemiske forhold ved aktiv transport rekner en med at det er energiomsetningen i mucosa som skaffer energi i form av ATP som er nødvendig for at slik aktiv transport skal foregå. Det er vel kjent at mye av reabsorpsjonen som foregår i nyrene er ved hjelp av aktiv transport, og ved bruk av energi på samme måte som aktiv absorpsjon fra fordøyelseskanalen.

2. Absorpsjon av metabolitter fra formagene hos drøvtyggere

a) Absorpsjon av fettsyrer fra vomma

Vomma omsetter store mengder stoff. Det produseres en rekke intermediære stoffer i form av bl.a. enkle sukkerarter. Det er vist at disse kan absorberes fra vomma, men kvantitativt er dette helt uten betydning. Mikrobene konsumerer disse metabolittene så raskt at de ikke blir absorbert.

Vann kan absorberes fra vomma, likesom det kan måles vannbevegelse fra blod til vom, men vanligvis synes ikke vomabsorpsjonen å være særlig stor.

Flyktige fettsyrer blir absorbert fra vomma. Dette ble vist allerede av BARCROFT (1944), og er senere blitt bekreftet utallige ganger. F.eks. PHILLIPSON (1942) viste at konsentrasjonen av VFA i vomvaska var 7-10 ganger hva som ble funnet i løpen. Videre er det vist at tilførsel av salter av VFA i vomma ikke påvirker konsentrasjonen i løpen.

Hvor raskt de flyktige syrer blir absorbert avhenger av flere forhold. Generelt sett synes absorpsjonshastigheten å avta med kjedelengden av syrene eddik, propion og smørsyre. Derimot er det mye diskutert om absorpsjonshastigheten står i forhold til konsentrasjonen av de ulike syrene. For grovfôr-rasjoner synes forsøk å indikere et slikt forhold, mens derimot ikke når mer kraftfôrrike rasjoner blir brukt. Ett er imidlertid sikkert, at absorpsjonshastigheten ikke er proporsjonal med konsentrasjonen som finnes i blodet. Dette kommer av at smørsyre og i mindre grad propionsyre blir omsatt i vomveggen før de går over i blodet.

Absorpsjonshastigheten øker når pH går ned i vomma. Dette forklares ut fra at udissosierte syrer penetrerer vomepitelet raskere enn dissosierte syrer. Det er beregnet at absorpsjonshastigheten av udissosiert syre er som følger: smørsyre - propionsyre og eddiksyre. Tap av ioniserte syrer fra en nøytral løsning blir fulgt av akkumulering av karbondioksyd

i løsningen i vomvaska i konsentrasjon som overstiger plasma-konsentrasjonen. Karbonatet må foreligge hovedsaklig i form av bikarbonat. Mengden av karbondioksyd som akkumuleres i vomma er ekvivalent med ca. halvparten av mengden fettsyrer som blir absorbert (MASSON & PHILLIPSON 1951). Dette forklares slik med utgangspunkt i absorpsjon av eddiksyre: Eddiksyre diffunderer gjennom epitelet med konsentrasjonsgradient (størst konsentrasjon i vomma). Den blir ionisert mer og mer ettersom pH er høyere (ca. 7,4) i blod enn i vomma (ca. 6,5-7,0) med frigjøring av hydrogenioner. På vomsiden skjer det motsatte. Mer og mer ionisert syre blir absorbert og hydrogenionkonsentrasjonen blir holdt vedlike ved at mer CO_2 blir overført til bikarbonat (ASH & DOBSON 1963). Ved vanlig pH vil konsentrasjonen av udisosiert syre bli låg, (mindre enn 1 mM), og gradienten mellom vom og plasma vil bli liten for udisosiert syre, men desto større for disosiert syre. Det synes derfor for det første at vomepitelet er mer permeabelt for u-disosiert syre enn for disosiert syre. Videre vil økt absorpsjonshastighet ved låg pH kunne forklares ved at syrene da i større grad foreligger i ikke ionisert form (syrer) og derved øke gradienten vom/plasma under slike forhold. Nyere data for virkningen av pH på syre-absorpsjonen viser følgende forhold presentert i tabell 16.

Tabell 16. Forholdet mellom pH og absorpsjonshastighet av VFA fra vomma (THORLACIUS & LODGE 1973)

pH	Absorpsjon ml/min		
	Eddiksyre	Propionsyre	Smørsyre
5,36	52,6	116,0	202,7
5,46	68,5	100,8	160,5
\bar{x}_1	60,6	108,4	181,5
6,51	44,7	68,2	96,4
6,57	52,2	55,5	60,4
\bar{x}_2	48,5	61,9	78,4
x_1 i % av x_2	125	175	232

Forsøkene bekrefter at raskest absorpsjon foregår ved låg pH, men at effekten er av større betydning for syrene med lengst kjeder. De samme forskere har også funnet sterk innflytelse av dietttype på absorpsjonshastigheten slik tabell 17 viser.

Tabell 17. Virkningen av dietttype på VFA absorpsjon (THORLACIUS & LODGE 1973)

Diett	pH	Absorpsjon ml/min		
		Eddiksyre	Propionsyre	Smørsyre
Høy (x_1)	5,32	54,0	87,7	135,3
Høy + kraftfór (x_2)	5,34	77,7	106,5	157,0
x_1 i % av x_2		69	82	86

Data her indikerer at rasjonstypen kan ha betydning for absorpsjonshastigheten og at konsentrasjonen i vomma ikke uten videre kan tas som forholdet mellom produksjonen av de ulike syrer. Visse studier indikerer at absorpsjonen av propionsyre og smørsyre kan virke inhiberende på eddiksyreabsorpsjon slik at forholdene er nokså kompliserte. FOSS (1967) fant at absorpsjonen av VFA fra magen ble senket ved intravenøs infusjon og økt konsentrasjon i blodet. Om konsentrasjonen i blodet var

høgere enn i magen ville syrene diffundere fra blod til fordøyelseskanal. Konklusjonen var at VFA ble tatt opp fra fordøyelseskanalen ved fri diffusjon uten forbruk av energi.

Bladmagen mottar både stoff og metabolitter som VFA fra vomma. En rekner med at bladmagen, som anatomisk på mange måter er lik vom-nettmage, absorberer VFA, men kvantitative og kvalitative målinger er vanskelige. Oppgaver tyder på at konsentrasjonen er mindre enn i vomma.

Konsentrasjonen av VFA i løpen er mindre enn i vom-nettmage-bladmage, men likevel større enn for det chym som går over i tarmen. Differansen er så stor at det bare kan forklares ved absorpsjon fra dette organ. Ved låg pH skulle forholdene ligge godt til rette for absorpsjon.

Hovedsetet for absorpsjon av vom-VFA er altså vomma. HOGAN & WESTON (1968) har beregnet at 76% av VFA ble absorbert i vom-nettmage, 19% i bladmage-løpe og bare 5% ble ført til tarmen. Andre har beregnet en noe større absorpsjon fra bladmage.

Det blir produsert noe melkesyre, men normalt vil denne bli ombygd i vomma og bare på bestemte rasjoner (f.eks. stivelsesrike og sukkerrike) finner en melkesyre annet enn umiddelbart etter fóring. PHILLIPSON (1970) peker på at laktat i blodet som drenerer vomma ikke nødvendigvis betyr absorpsjon av denne syren, men den kan stamme fra omsetning av propionsyre til laktat i vomepitelet. Likevel er det bevist at melkesyre absorberes, men svært seint, særlig ved høg pH.

b) Absorpsjon av N-holdige stoffer fra vomma

Ammoniakk forekommer i ulike konsentrasjoner i vomma, avhengig av proteinmengde og kvalitet, tid etter føring etc. Vanligvis er konsentrasjonen betydelig høyere enn i veneblod. Men innholdet av ammoniakk i systemet som drenerer formagen er betydelig, noe som indikerer absorpsjon. F.eks. LEWIS (1957) fant da også at endringer i vomkonsentrasjonen av ammoniakk gikk parallelt med endringer i portåreblod. Det er således godt dokumentert at ammoniakk i betydelig grad blir absorbert fra formagene hos drøvtyggere.

Hvordan absorpsjonen foregår er ikke godt klarlagt, men HOGAN (1961) har presentert data som indikerer at absorpsjonen var avhengig av konsentrasjonen og av pH i vomma. Det er antatt at ammoniakk blir absorbert hurtigere enn ammonium-ion.

Han fant raskere absorpsjon ved pH 6,5 enn ved pH 4,5.

Videre var konsentrasjonen av NH_3 betydelig høyere i vom enn i blod ved pH 6,5, men ved pH 4,5 var det ikke påviselige mengder NH_3 i vomma. Absorpsjonen synes å være enkel diffusjon med konsentrasjonsgradienten som drivkraft. Derfor er det lett å forstå at f.eks. faren for ureaforgiftning er størst når pH er svært høy, på den alkaliske side (COOMBE et al. 1960).

Det har allerede tidligere vært nevnt at urea synes å kunne diffundere gjennom vomepitelet. Slik diffusjon synes å være meget sakte og egentlig vil nok absorpsjonen være med negativt fortegn, d.v.s. at vomma får tilført urea fra blodet. Konsentrasjonen i vomma er vanligvis meget låg da ureaseaktiviteten gjerne raskt vil spalte urea til ammoniakk. Som tidligere nevnt vil urea muligens omsettes i vomepitelet.

Teoretisk vil aminosyrer kunne absorberes fra formagene. At slik absorpsjon virkelig finner sted indikeres av nyere forsøk av LEIBHOLZ (1971) som i spesielle forsøk fant absorpsjon av aminosyrer i mengder svarende til 6% av total N-absorpsjon fra vomma. SJAASTAD (1967) har påvist absorpsjon av histamin fra vomma.

c) Absorpsjon av karbohydrater

Det er vist at iallefall glukose, kan absorberes fra vomma, og det mot en konsentrasjonsgradient, men kvantitativt er dette uten betydning.

d) Absorpsjon av inorganiske ioner

I vomma finnes en rekke ion som stammer fra fôr, og fra spytt som hovedkilde. Konsentrasjonen av klorid i vomma er normalt lågere enn for plasma, men likevel synes dette ion å bli absorbert mot en konsentrasjonsgradient (PHILLIPSON 1970). Dette er i motsetning til fosfor som det er relativt høg konsentrasjon av i vomma, og høgere enn i blod. Likevel er det bare ubetydelige mengder P som absorberes fra vomma.

Nå viser absorpsjonen av klorionet å foregå som simpel diffusjon. Det elektrokjemiske potensialet mellom vom og blod er ca. 30-40 mV med positivt fortegn for blod. Derfor kan Cl absorberes mot en konsentrasjonsgradient, men med elektrokjemisk gradient. Nyere undersøkelser tyder imidlertid på at også klor kan absorberes mot elektrokjemisk potensial, d.v.s. aktiv transport (SCOTT 1970).

Natrium-konsentrasjonen i vom/blod skulle tilsi negativ absorpsjon. Likevel er det ingen tvil om at det foregår aktiv absorpsjon av Na mot en konsentrasjonsgradient, og mye tyder på en aktiv transport fra blod til vom for K.

Konsentrasjonen av Ca og Mg i vomma i ultrafiltrerbar form er liten (STORRY 1961). Selv om dette er for lite til å få absorpsjon ved enkel diffusjon, er det vist at kalsium absorberes svært lite, mens magnesium blir absorbert i hovedsak før duodenum hos drøvtyggere.

e) Omsetning i epitelet av vom-nettmage

Om man inkuberer epitel fra vom-nettmage og fra bladmage med VFA og oksygen vil små kvanta eddik- og propionsyre forsvinne, men betydelig mer av smørsyra. Smørsyra blir omsatt i stor grad til β -hydroksysmørsyre. Også eddiksyre synes å gi ketonlegemer. For propionsyra som er antiketogen vil omsetningen gå via ravsyre til melkesyre.

Det er ofte vist at absorpsjonshastigheten avtar med tiden når testopløsninger blir ført til vasket vom hos anastiserte sauer. Det er her understreket at det er nødvendig å ha med eddiksyre, propionsyre og smørsyre ved siden av glukose for å opprettholde høg aktivitet. Særlig synes propionsyre og smørsyre å være viktige i denne forbindelse idet disse nyttes som energisubstrat.

3. Absorpsjon fra løpe hos drøvtyggere og mage hos enmagede dyr

Svært begrenset informasjon er tilgjengelig for absorpsjonen fra kjertelmagen, og det blir antatt at sekresjon og fordøyelse er hovedfunksjonen (HILL 1970). Når det gjelder løpen er det vist (ASH 1961) at VFA kan absorberes omlag som i formagene. Som tidligere nevnt er kvanta begrenset. Det blir antatt at absorpsjonshastigheten er i rekkefølge eddiksyre, propionsyre og smørsyre.

Hos enmagede dyr og mennesker synes det også å være liten absorpsjon fra magen (HARPER 1969). Som en kuriositet kan nevnes at betydelige mengder alkohol kan bli absorbert fra magen.

4. Absorpsjon fra tynntarm

a) Karbohydrater

Tynntarmen er hovedsete for absorpsjonen hos enmagede dyr, og HARPER (1969) nevner at ca. 90% av opptatt fôr blir absorbert i den ca. 8 m lange tynntarm hos mennesker. Tilsvarende forhold vil også foreligge hos andre enmagede dyr. Hos drøvtyggere

vil nok tynntarmen også bety mye for den totale absorpsjon. Om man likevel regner at 50-70% av fordøyelig energi blir absorbert i magen, vil da tarmen bety langt mindre som absorpsjonssted enn for enmagede dyr. Særlig gjelder dette karbohydrater og dets spaltningsprodukter.

Karbohydratene blir enzymatisk spaltet til enkle sukker. Da stivelse utgjør hovedtyngden av karbohydrater til enmagede dyr vil glukose være viktigste absorpsjonsprodukt. Men også galaktose og fruktose vil i større eller mindre grad bli absorbert, ut fra hva slags fôr dyrene får. Også pentoser vil bli absorbert.

Absorpsjonen synes delvis å være aktiv transport og delvis å bero på enkel diffusjon. Dette kan illustreres etter tabell fra DAWSON & SEGAL (1975).

Tabell 18. Relativ absorpsjon av sukker fra tarmen

	<u>Cori og Cori</u>	<u>Wilbrandt og Laszt</u>	
	<u>Normal</u>	<u>Normal</u>	<u>Forgiftet</u>
Galaktose	110	115	53
Glukose	100	100	33
Fruktose	43	44	37
Mannose	19	33	25
Xylose	15	30	31
Arabinose	9	29	29

Disse undersøkelser indikerer følgende: For de første blir ulike sukkerarter absorbert med forskjellig hastighet. Heksosen blir absorbert raskere enn pentoser. For det andre går det fram at galaktose og glukose blir absorbert langt seinere når det nyttes cellegifter som nedsetter energiomsetningen. Det blir regnet med et carriersystem som er knyttet til aktiv absorpsjon. Nå regnes det med at iallfall glukose og galaktose blir delvis absorbert ved aktiv transport og delvis ved diffusjon. Fruktose blir absorbert saktere, men nytter muligens samme carriersystem som glukose og galaktose.

Ifølge DAWSON (1960) er det antydnet at 65% av sukkeret fra tarmen opptas ved aktiv transport og resten ved enkel diffusjon. Nå er ikke de biokjemiske reaksjoner kjent, men en hypotese sier at sukkeret blir fosforlyert før absorpsjonen.

Sukkeret går over i blodet og føres til levra. Absorpsjonen skjer raskt i duodenum og ileum og nesten alt sukkeret blir absorbert før et måltid når jejunum.

Hos drøvtyggere vil det ved vanlige rasjoner være lite glukose å absorbere. HEALD (1951) fant f.eks. en konsentrasjon av reduserende substanser på 1,2-6,5 mg/100 ml glukose produsert ved hydrolyse av bakterier. LINDSAY (1969) har beregnet at hos sau og ku vil henholdsvis 20-30 g og 50 g glukose blir absorbert. På spesielle rasjoner med rumen bypass av stivelse vil mengdene kunne mangedobles. DIRKSEN et al. (1972) har vist at infusjon av store mengder glukose (opp til 1,6 kg/d i duodenum) vil kunne nyttes, men at man vil få nedsatt fôr-opptak.

b) Absorpsjon av N-holdige stoffer

Proteinomsetningen er forskjellig hos enmagede dyr og drøvtyggere. Felles er imidlertid at hovedsete for absorpsjon av aminosyrer er tynntarmen. Hos enmagede dyr vil opptak av fôr etterfølges av en skarp økning i blod-aminosyreinnholdet (portåren). Dette skyldes absorpsjonen fra tarmen. Nå viser det seg at L-aminosyrer blir absorbert langt raskere enn D-aminosyrer. De siste blir øyensynlig absorbert ved passiv diffusjon, mens L-syrene tas opp både passivt og aktivt. Man regner nå med tre transportsystem: Ett for nøytrale aminosyrer, ett for basiske aminosyrer og ett for prolin, hydroxyprolin og noen flere stoffer (GANONG 1973).

Aminosyrettransporten som sukkertransporten i tarmepitelet blir lettet ved høg Na^+ konsentrasjon på mukosasiden av tarmepitelet. Fra epitelcellene diffunderer aminosyrene over i blodet.

Det er sagt at absorpsjonen av aminosyrer er rask og effektiv i duodenum og jejunum, men sakte i ileum. Undersøkelser av BEN-GHEDALIA et al. (1976) tyder imidlertid på at hos sau har selv jejunum stor evne til absorpsjon. Hos mennesker er sagt at ca. 50% av N som absorberes kommer fra mat, 25% fra fordøyelsesvæsker og 25% fra celleavstøt.

Helt nyfødte dyr har evnen til å absorbere intakt proteinmolekyl. Dette er viktig for opptak av immunstoffer som finnes i store mengder i råmelk. Med alderen mister dyrene raskt denne evnen. Av interesse er at enkelte mennesker vil selv i voksen alder utvikle allergiske symptomer overfor enkelte typer føde. Slike mennesker kan muligens ha evne til absorpsjon av hele proteinmolekyl.

Nukleinsyrer blir i fordøyelsen spaltet til sukker, fosfat, puriner og pyrimidiner. Puriner og pyrimidiner blir så absorbert ved aktiv transport.

c) Absorpsjon av fett og resyntese i tarmepitelet

For lipider vil absorpsjonen være forskjellig hos enmagede dyr og drøvtyggere. Hos enmagede dyr er det flere indikasjoner på at fett kan absorberes som findisperse partikler på under $0,5 \mu$ i diameter. Ifølge HARRISON & LEAT (1975) betyr slik absorpsjon iallefall lite. Etter hydrolyse og galleinnvirkning blir det dannet miceller i vannfasen. Disse består av frie fettsyrer, monoglyserol og gallesalter. Fettsyrene og monoglyseridene vil så ved passivt diffundere over i epitelet hvor det foregår en reesterifisering. Monoglyseridene vil direkte reesterifiseres, og dette utgjør viktigste rute. Overskuddet av fettsyrer blir så brukt enten til delvis reesterifisering av lysolesitin (fra kapilærfiltrat) og delvis esterifisering etter α -glyserol-P-ruten der glukose er utgangspunktet for glyseroldannelsen. Det reesterifiserte fett vil så gå over i lymfen som hovedsaklig triglyserider, men en liten del (under 10%) i form av fosfolipider. Fettet forekommer som

chylomikron som er triglyserider "coatet" med en hinne av fosfolipider, kolesterol og lipoprotein (GANONG 1974). Korte fettsyrer med under 8-10 C-atomer passerer direkte over i blodbanene og transporteres som frie fettsyrer.

Hos drøvtyggere består micellene av frie fettsyrer, lesitin, lysolesitin og gallesalter. Lysolesitin og frie fettsyrer vil så diffundere til tarmepitelet og vi får her en reesterifisering, hovedsaklig etter α -glyserol-P-ruten. En større del av lipidene går over i lymfen som fosfolipider (20-25%) enn hos enmagede dyr, men hovedtyngden er også her triglyserider (75-80%). Absorpsjonen foregår i første del av tynntarmen.

Plante-steroler blir dårlig absorbert. Kolesterol derimot blir svært effektivt absorbert dersom galle, fettsyrer og lipase er tilstede for emulgering og for å gjøre kolesterolet løselig. Absorpsjonen synes å foregå i den distale del av tynntarmen og går her over i lymfen.

d) Absorpsjon av VFA

Mengden av VFA i tarmen er beskjeden, og absorpsjonen fra tarmen har liten kvantitativ betydning.

e) Absorpsjon av vitaminer

Absorpsjon av vannløselige vitaminer foregår generelt raskt fra tarmen. Derimot vil opptaket av A, D, E og K være avhengig av at det er fett, lipase og gallesalter til stede. Absorpsjonen foregår i øvre del av tynntarmen, sammen med fett.

f) Absorpsjon av mineraler og vann

Vann kan diffundere fritt ut og inn av tarmen alt etter det osmotiske trykk som ellers er avhengig for en stor del av elektrolyttinnholdet. På denne måten vil vannet absorberes ved passiv diffusjon i ulike deler av fordøyelseskanalen. Dette fordi andre metabolitter vil absorberes og nedsette det osmotiske trykk. Tynntarminnholdet er derfor hypotonisk i forhold

til blod, d.v.s. at kroppen konserverer saltene. Det er hos sau beregnet hvor mye av ulike uorganiske elementer som absorberes ut fra konsentrasjonen i duodenum og nedre del av ileum. Iflg. PHILLIPSON (1970) er det funnet at nettoabsorpsjonen i tarmen var for Na ca. 50%, for klor mer enn 50%. Na^+ blir aktivt transportert ut av tarmen og denne prosess er koplet med opptak av andre metabolitter. Kalsium blir absorbert i kvanta 30-80% av opptaket (GANONG 1973), men absorpsjonen reguleres ut fra behovet sett over noe lengre tid. Både vitamin D, laktose og protein vil lette absorpsjonen. Jernabsorpsjonen er liten (3-6% av opptak) og reguleres ut fra behovet. Både Ca og Fe blir absorbert ved aktiv transport.

5. Absorpsjon fra tykktarmen

Tykktarmen er ikke av særlig stor betydning som absorpsjonssete generelt sett. Hos herbivore dyr foregår imidlertid en betydelig mikrobiell omsetning i denne delen av fordøyelseskanalen. Absorpsjon av bl.a. VFA og vann foregår.

E. KORT DRØFTELSE OM HVOR FORDØYELSEN AV DE ULIKE STOFFER FOREGÅR - KVANTITATIVT OG KVALITATIVT

1. Enmagede dyr

I de foregående kapitler har vi forsøkt å se på de ulike prosesser ved fordøyelsen og absorpsjonen. Her vil vi forsøke å se mer kvantitativt på de ulike forhold, særlig ved fordøyelsen hos drøvtyggere. Egentlig kan en rent logisk finne ut mye hvor de ulike stoffer blir fordøyd og deretter absorbert. Men kvantitative estimat forlanger andre typer undersøkelser. Gjerne brukes her dyr med fistler i ulike deler av fordøyelseskanalen og med både kvantitativ og kvalitativ analyse av chym som passerer disse punkter. Slike undersøkelser er ofte kombinert med bruk av isotoper eller markører som er ufordøyelige og følger innholdet i fordøyelseskanalen uten selv å bli omsatt. Likevel må man understreke at slike målinger er vanskelige, og med store problemer med å

skille stoffer som stammer fra andre kilder enn fóret. Dette gjelder fordøyelsessekretet og avstøtte celler i fordøyelseskanalen.

Hos enmagede dyr uten særlig mikrobiell fordøyelse vil en iflg. HARPER (1970) finne at 90% av absorpsjonen foregår i tynntarmen. Dette gjelder ikke enmagede dyr som hest der mye av cellulosefordøyelsen foregår i stortarmen. Dyr med en mageavdeling som mennesker, svin og andre altetere har likesom rovdyr et enkelt kosthold som består av protein fra plante- og dyreriket, hovedsaklig som renprotein (kjøtt, melk, oljevekstprotein etc.), fett i form av triglyserider fra plante- og dyreriket og karbohydrater, hovedsaklig som stivelse og sukker. Etter fordøyelsen blir disse absorbert som lipider, aminosyrer og enkle sukkerarter som blir hovedtyngden av metabolitter som vil stå til disposisjon for det intermediære stoffskiftet. Annerledes da for herbivore dyr som hest, kanin, hare og spesielt for drøvtyggere.

2. Drøvtyggere

Dietten hos drøvtyggere består normalt av betydelige mengder celleveggstoffer som cellulose, hemicellulose og lignin. Omsetningen av disse stoffer skjer utelukkende ved mikrobers hjelp. Hos gris og mennesker er evnen til å nytte slike stoffer svært begrenset selv om de tillegges betydning i kosten, Hos hest og hare-kanin vil omsetningen av celleveggstoffene skje både i mage og i stortarm, men en kjenner lite til disse forhold kvantitativt sett. Hos drøvtyggere, våre viktigste utnyttede av vegetativt plantemateriale, er formagene hovedsete for omsetning og absorpsjon. Dette er illustrert i mange forsøk og her er noen resultater gitt i tabell 19.

Tabell 19. Omsetning av cellulose hos drøvtyggere
(ARMSTRONG & BEEVER 1969)

	Ford. % cellulose	Nedgang i cellulose som fordøyes, %			
		Før tynn- tarm	I tynn- tarm	I stor- tarm	
<u>Bare grovfór:</u>					
Hakket høy	72,6	91,0	0,2	8,8	} 1
Malt og pell. høy	61,4	107,7	-3,1	-4,5	
Luserne, hakket	58,0	85,4	-3,7	18,3	} 2
" , " og press.	59,8	79,8	-2,9	21,2	
" , malt og pell.	59,0	63,3	9,3	27,5	
<u>Grovfór + kr.fór:</u>					
Høy 67%, bygg 33%	75,7	84,1	0,4	15,4	} 1
" 33%, " 67%	61,3	56,2	14,4	29,4	

1) MAC RAE & ARMSTRONG 1969

2) THOMPSON et al. 1969.

Forskerne konkluderer med at når sau og storfe blir fóret med gras eller høy vil celluloseomsetningen etter at fóret har passert pylorus være beskjedent og sjelden overstige 10% av den totale mengde omsatt. Tilsvarende forhold gjelder også for hemicellulose, selv om det er forhold som tyder på at en enda større del blir fordøyd i formagene.

Hos sau har maling og pelletering ført til en generelt lågere fordøyelighet av cellulose, og at det har gått sterkest ut over vomomsetningen. Hos storfe er resultatene knapt så entydige. Men også her viser det seg at både fysisk form og tillegg av andre karbohydrater i form av stivelse nck vil sette ned fordøyeligheten av cellulose og andre celleveggstoffer.

For stivelse og sukker er forholdene noe annerledes. I moderne husdyrbruk brukes betydelige kraftfórmengder til drøvtyggere, ja det er knapt tenkelig å drive en rasjonell melkeproduksjon uten bruk av kraftfór.

Generelt sett er det vist at lettspaltelige karbohydrater som sukker og stivelse omsettes nesten fullstendig i formagene, og bare en liten del passerer over i løpe og tarm. Dette har betydning for forsyningen av glukogene stoff til det intermediære stoffskiftet. Man regner med at kanskje mer enn 90% av stivelsen ble omsatt i vomma. Dette stemmer for mange rasjoner, men både type og behandling av kraftfóret vil ha betydning, likesom forholdet mellom grovfór og kraftfór i rasjonen, slik tabell 20 viser.

Tabell 20. Omsetning av stivelse hos drøvtyggere

Fór	Ford. av stivelse %	Omsatt stivelse i %		
		Fór tynntarm	I tynn-tarm	I stor-tarm
<u>Storfe</u>				
40% malt bygg + høy	99	73	24	3
60%	98	69	25	5
80%	100	65	24	11
88% bygg	100	96	←4→	
<u>Sau</u>				
85% bygg + høy	100	94	5	0,2
80% malt mais	100	78	22	0,1
80% flaked mais	100	96	4	0,2

1) KERR et al. 1966

2) TOPPS et al. 1968

3) BEEVER et al. 1970

Som en ser er fordøyeligheten av stivelse nesten fullstendig, og hovedtyngden av omsetningen foregår i vomma. På rasjoner av bygg og flaked mais var omsetningen 94-96% i vomma og bare ubetydelig stivelse passerte til tarmen. For malt mais derimot passerte en betydelig større del vomma uten å bli omsatt. Det tyder således på at rå stivelse fra mais er mer motstandsdyktig mot fermentering enn f.eks. byggstivelse, men at varmebehandling vil endre dette forhold.

Da ulike karbohydrat samtidig vil gi ulik type av vomgjering vil kraftfórmengde og type kunne påvirke sterkt forholdet mellom mengden av de ulike typer metabolitter som absorberes.

Som en generell oversikt over hvor de ulike stoffer i fóret blir fordóyd og absorbert hos dróvtyggere vises til tabellene 21 og 22.

Tabell 21. Hvor fordóyes ulike fórkomponenter hos dróvtyggere (CHURCH 1976)

	Formagene %	Tynn- tarm	Stor- tarm
N-holdige stoff	40-65	++	+
Lipid	0-40	+++	++
Løselige karbohydrater	95+	+	+
Stivelse	50-65	+	++
Cellulose	30-50		5-15
Tórrstoff	50-65	15-30	5-30

Tabell 22. Hvor absorberes ulike metabolitter? (CHURCH 1976)

Metabolitt	For- mager	Lópe	Tynn- tarm	Stor- tarm
<u>N-holdige:</u>				
NH ₃	++	+	+	+
Amino-syrer	+		+++	
Protein (nyfódde dyr)			+	
<u>Lipider:</u>				
VFA	+++	+++	+	++
Langkjedete syrer			+++	
<u>Karbohydrater:</u>				
Glukose	+		+++	
Fruktose			++	
Laktose	+		++	

For dyret er mengde-forholdet mellom de absorberte metabolitter av betydning. Disse vil variere mye, ikke minst p.g.a. fring Lite er kjent om disse forhold. SUTTON (1975) har prvd å estimere mengde absorberte metabolitter for en ku som fres med 6 kg hy og 9 kg kraftfr (nok til vedlikehold og ca. 20 kg melk, og 163 MJ ford. energi)

Tabell 23. Beregnet mengde av ulike fordyelsesprodukt hos ku (SUTTON 1975)

	Produkt fra fordyelsen	% av absorbert energi
VFA (vom + stortarm)	89	63
Eddiksyre	40	28
Propionsyre	18	13
Smrsyre	25	18
Valeriansyre	5	4
Varme + metan	20	
Glukose	9	6
Lipider	25	17
Protein	20	14
Total	163 MJ	100%