

Energieumsatz: Einflussfaktoren, Modellierung und energetische Futterbewertung

1. Mitteilung: Einflussfaktoren auf den Energieumsatz

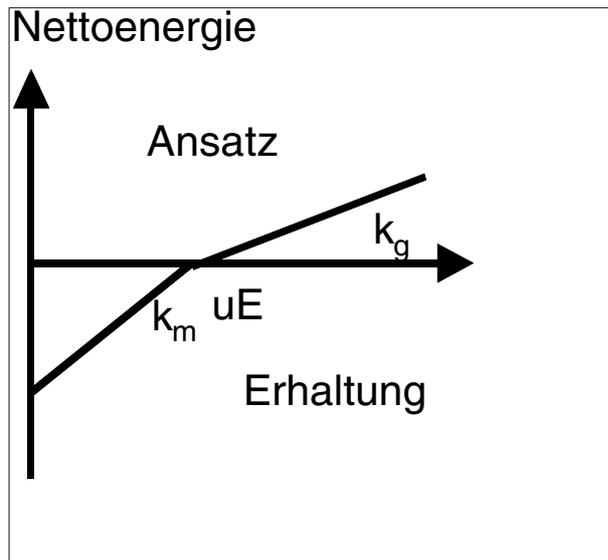
Dr. Arthur Chudy (Rostock)

1. Einführung

Die **Energieforschung** wird bis in die Gegenwart durch die von RUBNER, KELLNER; BREIREM, ARMSBY, KLEIBER, MØLGAARD u. a. begründeten, später von NEHRING, BLAXTER, SCHIEMANN u. a. fortentwickelten "klassischen Denkweisen und Begriffe" geprägt. Als Beispiele seien hier die allgemein geläufigen Begriffe wie Erhaltungs- und Leistungsstoffwechsel bzw. -umsatz oder -bedarf genannt, die im Denkansatz von der Annahme von zwei getrennten, real aber nicht existenten Stoffwechselbereichen, Erhaltung und Produktion (Synthese), ausgehen.

Diese Sicht des Energieumsatzes führte zu Begriffen wie "umsetzbare Energie (uE)", "Nettoenergie-Fett (NEF)", "Nettoenergie-Erhaltung" bzw. zur Definition von Parametern wie "Verwertung der umsetzbaren Energie für Ansatz (k_g)", differenziert in "Verwertung für Protein- (k_p) und Fettansatz (k_f)", oberhalb bzw. "Verwertung für Erhaltung (k_m)" unterhalb des Energiegleichgewichtes (Abb. 1).

Abbildung 1: Schema der Energieverwertung



Seit Ende der 60er Jahre wurden zunehmend biochemische Aspekte in die Forschungskonzeptionen und die Interpretation von Versuchsergebnissen integriert. Das diesem theoretischen Ansatz entsprechende und bisher vielfach verwendete Grundmodell für die Energieverteilung

$$uE \text{ (kJ)} = k_p \text{ (kJ/kJ)} \times \text{Proteinansatz (kJ)} + k_f \text{ (kJ/kJ)} \times \text{Fettansatz (kJ)} + a_m \text{ (kJ)} \times \text{LM (kg}^x\text{)} \text{ (Erhaltung)}$$

ist mit dem Erkenntnisfortschritt zunehmend fragwürdiger geworden, da immer deutlicher wurde, dass die Grundvoraussetzungen, wie Additivität aller Variablen (d. h. keine Wechselwirkungen zwischen den Nährstoffen und Stoffwechselbereichen bzw. interkorrelative Bezie-

hungen zwischen den Variablen), Thermoneutralität bei allen Ernährungsniveaus als auch eine ausreichend große Varianz der einzelnen Variablen usw. allgemein nicht gegeben sind bzw. aus physiologischen und anderen Gründen experimentell nicht erfüllt werden können.

Darüber hinaus müssen wir erkennen, dass entgegen ursprünglichen Annahmen und Absichten, absolute Verwertungsgrößen objektiv messen zu können, in Wirklichkeit - je nach Versuchsbedingungen - vielfach nur mehr oder weniger zufällige Werte aus dem weiten Spektrum von Resultanten aus Wechselwirkungen zwischen katabolen Prozessen zur Energiegewinnung aus Futter- und/bzw. Körpernährstoffen und anabolen Prozessen mit dem direkten oder indirekten Stoff- und Energietransfer von Futternährstoffen in Körpernährstoffe, zwischen Wärmebedarf und Wärmeabgabe (Wärmekompensationseffekte) und zwischen Prioritäten im Intermediärstoffwechsel, d. h. zwischen Substraten und spezifischen Stoffwechselwegen, gemessen werden. Besonders sind davon die Ergebnisse von Differenzversuchen betroffen, unabhängig davon, ob diese auf klassischem oder regressivem Wege erhalten wurden. Diesen Einflussfaktoren wurde bei den Energiegewichtsmessungen durch Standardisierung der Methoden und Umwelteinflüsse (Umgebungstemperatur) begegnet. Diese Vorgehensweise birgt aber zugleich die Gefahr in sich, scheinbar objektive Größen zu kreieren. Schlussfolgernd daraus ist es notwendig, neue theoretische Konzepte für die Interpretation des Energiewechsels der Tiere zu entwickeln, die uns in die Lage versetzen, vorhandene Ergebnisse besser zu verstehen und zu interpretieren sowie moderne und erfolgversprechende Konzeptionen für die experimentelle Forschung abzuleiten als auch weitreichende Schlussfolgerungen für die Tierproduktion im Hinblick auf Fütterung und Haltung zu ziehen. Aufgabe des folgenden Beitrages ist es, die wichtigsten Einflussgrößen auf den Energiewechsel darzustellen. In zwei weiteren Beiträgen werden neue Modellvorstellungen zur biochemisch fundierten Interpretation der nährstoffabhängigen energetischen Umsetzungen auf Basis der "Bilanz ATP-gebundener Energie", bezeichnet als "ATP-Konzept", vorgestellt. Abschließend wird auf die Zusammenhänge zwischen Energieumsatz, energetischer Verwertung der Nährstoffe und der energetischen Futterbewertung als auch auf die sich daraus ableitenden Möglichkeiten für die Schaffung eines für alle Tierarten und Produktionsrichtungen einheitlichen Systems der energetischen Futterbewertung eingegangen.

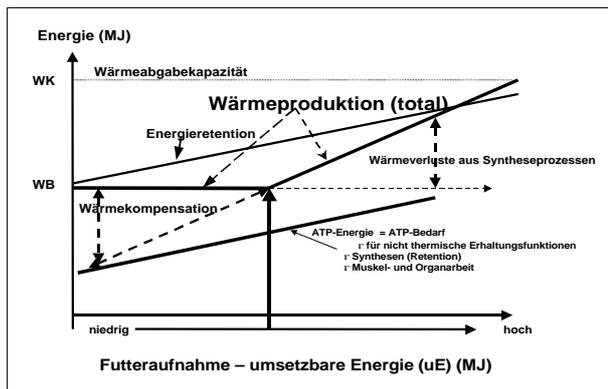
2. Einflussfaktoren auf den Energieumsatz

Der messbare Energieumsatz ist die energetische Bilanz aller Stoffwechselprozesse. Die Nutzung der Energie des Futters ist bestimmt durch die nährstoffspezifischen intermediären Wege des Stoffumsatzes und ist damit nährstoffabhängig. Der Energieumsatz ist beeinflusst durch Wechselwirkungen, die zwischen den Abbau- und Syntheseprozessen im Intermediärstoffwechsel als auch zwischen den intermediären Umsetzungen der verschiedenen Substrate auftreten, sowie durch die übergeordnete Regulation des Gesamtstoffwechsels und des Wärmehaushaltes in Abhängigkeit von exogenen Faktoren.

2.1 Wärmebedarf und Wärmekompensation

Der Wärmebedarf, der Wärmehaushalt und die Wärmekompensation haben einen großen Einfluss auf den Energieumsatz und damit auf die Messung von Ansatz- und Verwertungsgrößen. Die grundlegenden Zusammenhänge bezüglich der Thermoregulation sind in Abhängigkeit vom Ernährungsniveau bei konstanter Umgebungstemperatur in Abbildung 2 schematisch dargestellt.

Abbildung 2: Energieumsatz in Abhängigkeit vom Ernährungsniveau bei konstanter Umgebungstemperatur (unterhalb der kritischen Temperatur)



Der theoretische Ansatz ist folgender:

Der Energieumsatz der Tiere wird in Abhängigkeit von Lebmass (LM_i), Ernährungsniveau und Umweltbedingungen (t_i) wie Umgebungstemperatur, Luftfeuchtigkeit, Luftgeschwindigkeit usw. nach oben und unten begrenzt und zwar:

nach unten durch den **Wärmebedarf** (WB) zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur und des Gleichgewichtes im Wärmeaustausch mit der Umgebung (Homöothermie)

→ (WB = f(LM_i, t_i)) (= Mindestenergieumsatz) und

nach oben durch die **Wärmeabgabekapazität** (WK) bzw. durch die Begrenzung der Futteraufnahme (Verdauungskapazität)

→ (WK = f(LM_i, t_i)) (Maximaler Energieumsatz)

Innerhalb dieser tierart- und tierspezifisch vorgegebenen und von exogenen Faktoren (Umgebungstemperatur, Luftgeschwindigkeit) abhängigen Grenzen liegt der mögliche Spielraum für den Energieumsatz und damit für die Stoffproduktion mit homöothermen Tieren. Dieser Stoffwechselbereich ist im unteren und oberen Grenzbereich durch physikalische und hormonale Reaktionen des Organismus zur Reduzierung des Wärmeverbrauchs bzw. zur Erhöhung der Wärmeabgabe beeinflusst und demzufolge in den Grenzbereichen graduell durch fließende Übergänge charakterisiert.

Der **Wärmebedarf** (WB) entspricht der Wärmeproduktion, die sich in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur bei einem Ernährungsniveau unterhalb Erhaltung (= < 1,0) unter Oxydation von Körpernährstoffen (Fett) (negative Energiebilanz) einstellt bzw. die sich bei positivem Energieansatz unter Einbeziehung des Wärmeanfalls aus den Syntheseprozessen bis zu dem Ernährungsniveau ein-

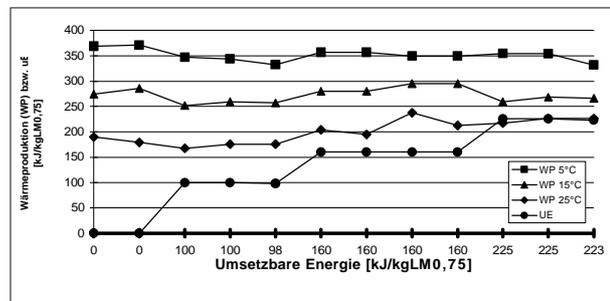
stellt, wo eine weitere Erhöhung der Futteraufnahme zur zwangsweisen Abführung der überschüssigen Wärme aus den Syntheseprozessen und damit zur Erhöhung der Wärmeproduktion führt (siehe Abb. 2). Die Deckung des Wärmebedarfs hat als wichtige Überlebensfunktion höchste Priorität. So werden bei unzureichender Wärmeproduktion aus dem Futterumsatz Körpernährstoffe (Fett) oxidiert und nötigenfalls zusätzlich sogar durch Muskelarbeit (Muskelzittern beim Frieren) Wärme erzeugt. Wenn diese Möglichkeiten ausgeschöpft sind, tritt eine Unterkühlung des Organismus und danach der Kältetod ein. Die über den Wärmebedarf hinaus anfallende Wärme muss an die Umgebung abgegeben werden.

Im Unterernährungsbereich gilt bei Umgebungstemperaturen unterhalb der thermoneutralen Zone das Gesetz RUBNER's von der isodynamischen Vertretung der Nährstoffe, und zwar gleichermaßen für Futter- und Körpernährstoffe. Bei Umgebungstemperaturen oberhalb der thermoneutralen Zone (kritische Temperatur) ist der Energieumsatz bis zum Energiegleichgewicht dem nicht-thermischen Erhaltungsbedarf, d.h. dem Bedarf an ATP-gebundener Energie äquivalent. Die Wärmeproduktion entspricht der in diesen Prozessen als unproduktive Wärme nährstoffabhängig anfallenden thermischen Energie. Sie ist daher von der Art und Menge der einzelnen dafür umgesetzten Nährstoffe (Substrate), d. h. von deren Effizienz bei der ATP-Synthese, abhängig.

Für den Überernährungsbereich ist die Wärmeabgabekapazität des Organismus begrenzend. Übersteigt die Wärmeproduktion die Wärmeabgabekapazität, reagiert der Organismus mit einer Reduzierung der Futteraufnahme. Ist diese Regulation zeitlich nicht vollführbar bzw. nicht ausreichend wirksam, kommt es zu einem Wärmestau und in dessen Folge zum Hitzetod.

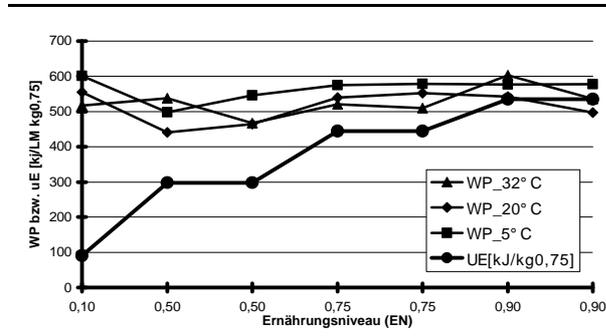
Diese Hypothesen konnten in Versuchen an zwei sehr unterschiedlichen Tierarten, Chinchilla (CHUDY, 1994) (Abb. 3) und weiblichen Jungrindern (CHUDY, 1997) (Abb. 4), mit analogen Ergebnissen verifiziert werden.

Abbildung 3: Wärmeproduktion (HP) und Einnahme an umsetzbarer Energie (ME) in Abhängigkeit von Umgebungstemperatur (5 °C, 15 °C und 25 °C) im Unterernährungsbereich bei Chinchilla



In beiden Versuchsreihen wurden sowohl die Abhängigkeit des Wärmebedarfs (= Wärmeproduktion) von der Umgebungstemperatur, sein dominierender Einfluss auf die Höhe des Energieumsatzes als auch - damit im Zusammenhang stehend - die Unabhängigkeit der Wärmeproduktion vom Ernährungsniveau, d.h. von der Höhe der Aufnahme an umsetzbarer Energie, nachgewiesen. So

Abbildung 4: Wärmeproduktion in Abhängigkeit von Ernährungsniveau (0,15 - 0,90 EN) (EN = 550 kJ/LM kg^{0,75}) und der Umgebungstemperatur bei weiblichen Jungrindern (225 kg LM)



beträgt der Wärmebedarf bei Chinchilla 3.617,3 (=100 %), 2.729,0 (76 %) und 1.847,6 kJ/LM kg^{0,75} (51 %) bei 5, 15 bzw. 25 °C; bei weiblichen Jungrindern 5.658 (=100 %), 5.138 (91 %) und 5.278 kJ/LM kg^{0,75} (93 %) bei 4, 20 bzw. 32 °C. Um die Bedeutung der Auswirkungen der Umgebungstemperatur auf den Energieumsatz zu verdeutlichen, ist darauf zu verweisen, dass z. B. bei weiblichen Jungrindern die ausgewiesene Differenz im Wärmebedarf zwischen 5 und 20 °C bei Unterernährung einem Verlust an Körpermasse von 110 g/Tag entspricht.

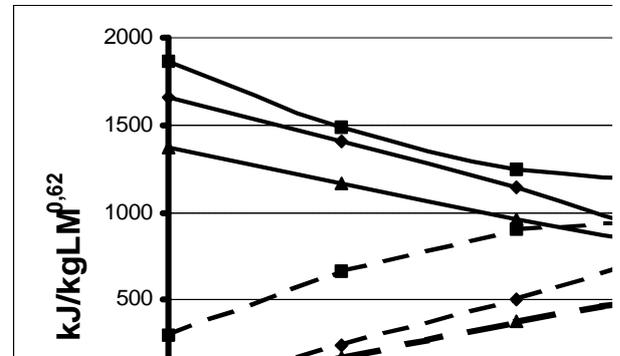
Der **Wärmebedarf und die Thermoregulation** sind rassen- und geschlechtsspezifisch sowie genetisch determiniert. Daher ist diese Problematik auch aus züchterischen und gentechnischen Gesichtspunkten von Interesse.

In Versuchen mit Schweinen der Rassen Deutsches Landschwein (DL) und Vietnamesisches Hängebauchschwein (Eber - Vm, Sauen - Vw) (Abb. 5) (DERNO et al., 1993) konnten deutliche Unterschiede in Höhe der Wärmeproduktion [kJ/kg LM^{0,62}] und in den Grenzwerten für den thermoneutralen Bereich festgestellt werden. Während beim Deutschen Landschwein bei einer insgesamt höheren Wärmeproduktion der thermoneutrale Bereich zwischen 25 und 30 °C angesiedelt ist, liegt er bei den hitzeresistenteren Vietnamesischen Hängebauchschweinen deutlich höher zwischen 30 und 35 °C. Darüber hinaus ist bei den Vietnamesischen Hängebauchschweinen die Wärmeproduktion der Eber signifikant höher als die der Sauen.

Der Wärmebedarf ist insofern von besonderer Bedeutung, weil oberhalb des Energiegleichgewichtes bis zur Erreichung der Thermoneutralität Kompensationseffekte (vergl. Abb. 2) zwischen der aus den Syntheseprozessen anfallenden Wärme und der chemischen Wärmeregulation auftreten.

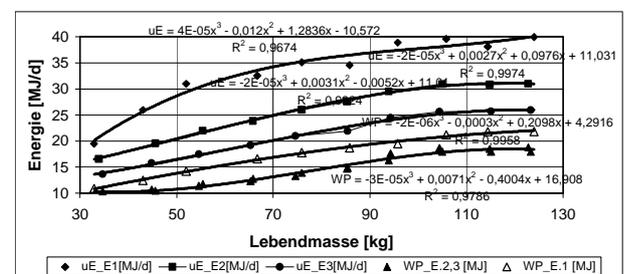
Diese Kompensationseffekte beeinflussen gravierend die oberhalb des Erhaltungsbedarfs gemessene partielle Verwertung der Energie für produktive Leistungen (Ansatz und Sekretion). Im Extremfall werden Verwertungsgrößen um 100 % gemessen. Diese Kompensationseffekte sind eine wesentliche Ursache für differierende Versuchsergebnisse. Insbesondere bei wachsenden Tieren ist die partielle Verwertung der umsetzbaren Energie für den Ansatz eine variable Größe in Abhängigkeit von Wachstumsstadium, Ernährungsniveau (Wachstumsintensität) und Umweltbedingungen (Umgebungstemperatur).

Abbildung 5: Wärmeproduktion (WP) und Energiere-tention (ER) bei Schweinen in Abhängig-keit von Umgebungstemperatur und Ras-se (Deutsches Landschwein (DL) und Vi-etnamesisches Hängebauchschwein (Vm, Vw), Derno et al., 1993)



Diese Zusammenhänge verdeutlichen die in Abbildung 6 dargestellten Ergebnisse eines Versuches mit wachsenden Schweinen im Lebendmassebereich von 30 bis 120 kg LM (JENTSCH, 1983). In 3 Intensitätsstufen - ad-libitum-Fütterung (=100 % (E 1)), 75 % (E 2) und 62 % (E 3) der ad-libitum-Fütterung (E 1) - wurde im Wachstumsverlauf der Energieumsatz in Respirationsversuchen periodisch gemessen.

Abbildung 6: Futteraufnahme (umsetzbare Energie (ME) und Wärmeproduktion (HP) (MJ/d) wach-senden Schweinen



Trotz der großen Unterschiede in der Einnahme an umsetzbarer Energie sind in den Intensitätsstufen E 2 und E 3 keine signifikanten Unterschiede in der Höhe der Wärmeproduktion zu verzeichnen. Zufällig wurde in diesen Versuchen mit der gewählten Energiezufuhr in der Variante E 2 der Wärmebedarf der Tiere eingestellt. Die Verwertung der umsetzbaren Energie für den Ansatz beträgt für das gleiche Futter demzufolge in Differenz zwischen den Intensitätsstufen E 2 und E 3 infolge der Wärmekompensation im Mittel 100 %, zwischen den Intensitätsstufen E 1 und E 2 ohne Kompensationseffekte als reale Verwertungsgröße im Mittel 63 %.

Dazu ergänzend sind die Ergebnisse der regressiven Differenzwertung dieses Versuches in Tabelle 1 zusammengestellt. Sie zeigen, dass sich in Differenz zwischen den beiden niedrigen Fütterungsstufen (E2 - E3) infolge der Wärmekompensation ein wesentlich niedrigerer Aufwand an Nettoenergie-Fett je kg LMZ (rel. 100 %) ergibt als zwischen den hohen Fütterungsstufen (E1 - E2) (120 bis zu 162 %).

Tabelle 1: Partieller Energieaufwand [MJ Nettoenergie-Fett je kg Lebendmassezunahme] bei unterschiedlichem Ernährungsniveau (EN) (Differenzauswertung)

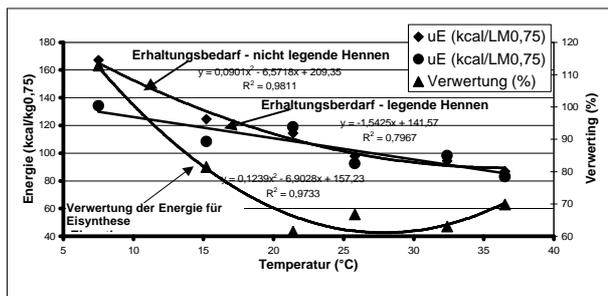
LM kg	hohes EN Differenz E 1 zu E 2 Nettoenergie Fett MJ/kg Ansatz	niedriges EN Differenz E 2 zu E 3 Nettoenergie Fett MJ/kg Ansatz	relativ %
35	11,3	30,5*	37
40	17,1	24,9*	69
50	25,3	20,7**	122
60	29,3	19,0**	154
70	30,0	18,5**	162
80	28,9	18,6**	155
90	27,1	19,5**	139
100	25,5	21,7**	118
110	24,8	26,2**	95
120	25,2	(37,4)	(67)

*) Wärmebedarf **) mit dem Effekt der Wärmekompensation

Analog beeindruckende Ergebnisse wurden von ZHANG und COON (1997) vorgestellt (Abb. 7). In Versuchen mit legenden und nicht legenden Hennen (Unterdrückung der Legetätigkeit durch Tamoxifen-Behandlung) wurde der "Erhaltungsbedarf" und die Energieverwertung bei der Eisyntese in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur bestimmt.

Wie aus Abbildung 7 ersichtlich, errechnet sich infolge der Wärmekompensation zwischen Wärmebedarf und Wärmeanfall aus der Eisyntese (Verwertung 63 % = 37 % Wärme) im Vergleich zu nicht legenden Hennen ein scheinbar niedrigerer "Erhaltungsbedarf". Objektiv betrachtet handelt es sich dabei jedoch um zwei völlig verschiedene Größen: Um den nicht thermischen Erhaltungsbedarf bei den legenden und um den "Wärmebedarf" bei den nicht legenden Hennen. Daraus resultiert schließlich eine "Verwertung der umsetzbaren Energie" für die Eisyntese von 112,8 % bei 7,5 °C als scheinbare und von 61 - 70 % bei Umgebungstemperaturen > 20 °C als reale Größe.

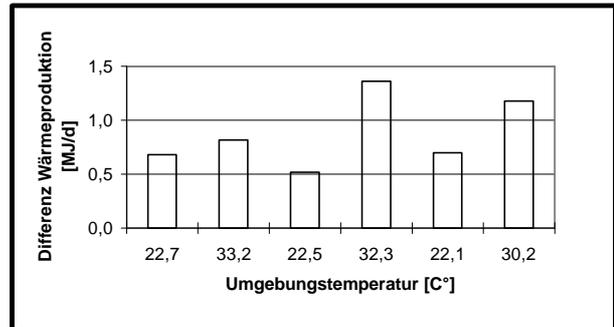
Abbildung 7: Erhaltungsbedarf nicht legenden und legenden Hennen (Annahme: Verwertung Energie bei der Eisyntese = 63 %) sowie Verwertung der umsetzbaren Energie für Eisyntese in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (ZHANG und COON, 1997)



In Versuchen mit Ferkeln (24 kg LM) (Chudy, 2000a) wurden, wie in Abbildung 8 dargestellt, bei jeweils gleicher Futteraufnahme bei einer Umgebungstemperatur von 22 °C signifikant kleinere Differenzen in der Wärmeproduktion

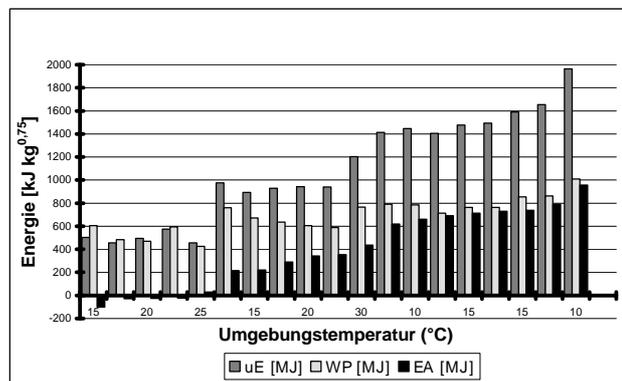
zwischen Fütterung und Hunger gemessen als bei 32 °C. Auch diese Ergebnisse bestätigen den gravierenden Einfluss von Wärmebedarf und Wärmekompensation auf die Messergebnisse zur energetischen Verwertung.

Abbildung 8: Differenz in der Wärmeproduktion zwischen Fütterungs- und Hungerperioden bei 22 °C und 32 °C Umgebungstemperatur in Versuchen mit Ferkeln (24 kg LM)



Den komplexen Einfluss der Wärmeregulation und -kompensation auf Energieumsatz und -retention verdeutlichen die systematischen Messungen von CLOSE et al. (1978) an wachsenden Schweinen bei unterschiedlichen Umgebungstemperaturen und Ernährungsniveaus (Abb. 9 und 10).

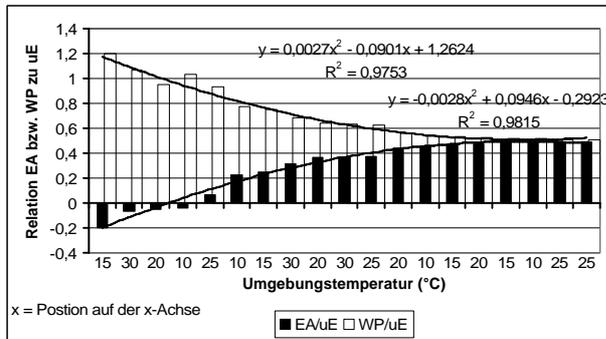
Abbildung 9: Energieeinnahme (kJ uE/LM kg^{0,75}), Wärmeproduktion (kJ /LM kg^{0,75}) und Energieansatz (kJ/LM kg^{0,75}) bei unterschiedlicher Umgebungstemperatur (°C) und Ernährungsniveau, sortiert nach der Höhe des Energieansatzes, bei Schweinen (30 - 40 kg LM)



Die nach Höhe der Energieretention (ER) bzw. der Totalverwertung (ER/ME) sortierten Daten zeigen, dass infolge der Wärmeregulation und -kompensation die absolut höchste Energieretention trotz des größten Wärmeverlustes (Wärmeproduktion) bei der niedrigsten Umgebungstemperatur und dem höchsten Ernährungsniveau (ME) mit einer im Vergleich zu den höheren Umgebungstemperaturen gleich hohen Effizienz (Totalverwertung) erreicht wird. Demzufolge hat der Spareffekt durch die Nutzung der Wärmekompensation ein beträchtliches Ausmaß.

Aus den dargestellten Versuchsergebnissen ist abschließend ersichtlich, dass diese thermoregulatorischen Effekte und insgesamt der Wärmehaushalt und -austausch der Tiere für die optimale Gestaltung von Produktions-

Abbildung 10: Relationen zwischen Energieansatz (EA/uE) bzw. Wärmeproduktion (WP/uE) und der Einnahme an umsetzbarer Energie in Abhängigkeit von Umgebungstemperatur und Fütterungsniveau, sortiert nach der Relation Energieansatz/umsetzbare Energie, bei Schweinen (30 - 40 kg LM)



verfahren von größerer Bedeutung sein kann als Differenzen im energetischen Futterwert. Diese Einflüsse müssen in Futterbewertungssystemen über nach Produktionsverfahren und Haltungformen spezifizierte Bedarfsnormen Berücksichtigung finden.

Im Hinblick auf die bis dato publizierten Messergebnisse für die Verwertung der umsetzbaren Energie wird zu prüfen sein, inwieweit sie durch Wärmekompensationseffekte beeinflusst sind. Insbesondere bei den Tierarten Schwein, Ratte und Geflügel - wahrscheinlich weniger beim Rind - sind bisherige Angaben zur Verwertung der umsetzbaren Energie möglicherweise als zu hoch einzuschätzen. Und zwar ganz besonders immer dann, wenn sie aus Differenzmessungen bei relativ niedrigen Umgebungstemperaturen (z.B. 18 °C) in den Perioden mit niedrigem Ernährungsniveau (Grundfutterperioden) abgeleitet wurden.

NOBLET (1994) hat versucht, diese Einflüsse in seinen Versuchen mit Schweinen durch unterschiedliche Umgebungstemperaturen in den Basis- und Zulageperioden auszuschalten. Die Energieverwertung wurde bei einer gegenüber den Zulageperioden um 2 °C höheren Umgebungstemperatur in den Basisperioden (24 °C gegenüber 22 °C) gemessen.

Grundsätzlich sind alle absoluten Angaben zur Verwertung der umsetzbaren Energie, die nicht unter strikt thermoneutralen Bedingungen in allen Messperioden ermittelt wurden, als absolute Größen in Frage zu stellen. Davon weniger berührt sind die aus diesen, unter standardisierten Bedingungen gemessenen Werten abgeleiteten Verwertungsrelationen zwischen den Nähr- und Futterstoffen.

Die Bedeutung des Wärmebedarfs und der Wärmeabgabekapazität der Tiere ist insbesondere für den Hochleistungsbereich sowohl von der ernährungsphysiologischen als auch von der züchterischen (genetischen) Seite unterschätzt worden. Es wären bei allen Tierarten systematische Forschungen zu dieser Problematik unter Nutzung von Respirationsanlagen dringend erforderlich und zwar im einzelnen Untersuchungen

- generell zur Schaffung eines Basisdatenfonds sowie

- speziell zur weiteren Untersuchung der Abhängigkeit dieser Parameter von Rasse, Geschlecht, potentieller Leistungsveranlagung usw. als auch
- zur Aufklärung der neuralen und physiologischen Vorgänge bei der Wärmeregulation

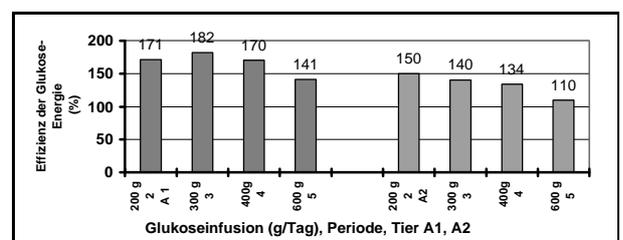
2.2 Glukoneogenese

Wie allgemein bekannt, haben Organismen einen permanent spezifischen Bedarf an Glukose für die Tätigkeit des Gehirns und anderer lebenswichtiger Organe. Kann diese Glukosemenge aus der Nahrung und den Glykogenreserven nicht oder nicht ausreichend bereit gestellt werden, ist der Organismus gezwungen, Glukose aus glukoplastischen Substraten (Aminosäuren) über die Glukoneogenese zu synthetisieren. Die Glukoneogenese ist somit ein ernährungsphysiologisch bedeutsamer, jedoch an ATP-Energie aufwendiger Prozess.

In Versuchen an duodenal fistulierten Bullen (CHUDY, 1997a) mit einer LM von ca. 350 kg wurde der essentielle Bedarf an Glukose mit 300 bis 400g/d oder 3,75 - 5,0 g/kg LM_{0,75} x d (analog CHOWDHURY und ØRSKOV, 1994) ermittelt.

Der unter thermoneutralen Bedingungen gemessene Energieaufwand betrug 1,8 - 1,4 kJ/kJ synthetisierter Glukose (Abb. 11). Daraus ergibt sich, bedingt durch die Synthese (Glukoneogenese) von 350 g Glukose/d, eine Erhöhung der Wärmeproduktion um 4,0 - 2,7 MJ/d entsprechend 14,4 - 7,7 % der Wärmeproduktion (35 MJ/d). Diese Wärmeproduktion ist in den Hungerumsatz involviert und wirkt unterhalb der thermoneutralen Temperatur wärmekompensierend bzw. sie muss oberhalb derselben als zusätzliche Wärme abgeführt werden. Daraus ergibt sich, dass eine gegen Hunger gemessene Verwertung ("Verwertung für Erhaltung") durch die Glukoneogenese, einem aus physiologischen Gründen determinierten Prozess, maßgeblich beeinflusst wird. Sie wirkt hungerbedingten Depressionen des Energieumsatzes entgegen und ist u. a. eine wesentliche Ursachen für die gemessene relativ hohe Verwertung der umsetzbaren Energie im Unterernährungsbereich (km) und dementsprechende Fehlinterpretationen.

Abbildung 11: Energieaufwand bei der Glukoneogenese in Prozent der Glukoseenergie, gemessen an duodenum-fistulierten Bullen (350 kg LM)



Der Einfluss der Glukoneogenese auf den Energieumsatz ist somit bei der Planung und Auswertung von Experimenten im Bereich der Unterernährung als zusätzlicher Faktor durch eine entsprechende Gestaltung der Versuchsbedingungen (Kohlenhydratversorgung) auszuschalten bzw. zu berücksichtigen.

2.3 Prioritäten und Wechselwirkungen

Im intermediären Stoff- und Energieumsatz gibt es in den intermediären Umsetzungen vielfältige Prioritäten und Wechselwirkungen:

2.3.1 Wechselwirkung Kohlenhydrate und Fett

Im Intermediärstoffwechsel werden bei Überernährung (Ernährungsniveau > 1) Kohlenhydrate (Glukose) vorrangig zur ATP-Synthese, d. h. zur Energiegewinnung für Erhaltungs- und Syntheseprozesse, katabolisiert und Futterfett überwiegend direkt in Körperfett inkorporiert.

Diese Hypothese konnte in Versuchen an Ratten (CHUDY und SCHIEMANN, 1969) verifiziert werden. In klassischen Differenzversuchen wurde die Verwertung der umsetzbaren Energie einer kohlenhydratreichen Zulage (Mais) einerseits in Differenz zu einer kohlenhydratreichen Basalration und andererseits in Differenz zu einer fettreichen Basalration sowie in einem weiteren Versuch die Verwertung der umsetzbaren Energie einer dem Fettanteil der fettreichen Basalration energieäquivalenten Fettzulage in Differenz zu einer Kohlenhydrat-Basalration gemessen.

Die Ergebnisse sind aus Tabelle 2 ersichtlich. Für die gleiche "Kohlenhydratzulage" wurden einerseits in Differenz zur kohlenhydratreichen Basalration mit 73,4 ± 1,0 % die Verwertung der umsetzbaren Energie von Mais gemessen. Demgegenüber ergab die Differenzbildung zur fettreichen Basalration nicht die zu erwartende Verwertung der umsetzbaren Energie von Mais, sondern mit 90,4 ± 1,1 % die Verwertung der umsetzbaren Energie des Fettes, wie sie auch für die Fettzulage in Differenz zur kohlenhydratreichen Basalration für Fett mit 90,0 ± 0,9 % ermittelt wurde. Dementsprechend wurden im physiologisch untrennbaren Gesamtstoffwechsel die Kohlenhydrate zur Energiegewinnung und - abgeleitet aus diesen Ergebnissen - das Futterfett (Fettsäuren) zu ca. 73 % auf direktem Wege in Körperfett überführt.

Tabelle 2: Einfluss der Wechselwirkung zwischen Fett und Kohlenhydraten auf die Verwertung der umsetzbaren Energie (uE) in Differenzversuchen mit Ratten (CHUDY und SCHIEMANN, 1969)

Verwertung von	Grundration	Zulage	Verwertung %	Relation
Kohlenhydraten	Kohlenhydrate Mais - 76 % der uE	Kohlenhydrate 52 % der uE der Grundration	73,4±1.0	100
Kohlenhydraten	Fett 52 % der uE	Kohlenhydrate 52 % der uE der Grundration	90,4±1.1	123
Fett	Kohlenhydrate Mais - 76 % der uE	Fett 50 % der uE der Grundration	90,0 ±0.9	123

2.3.2 Wechselwirkungen durch Differenzen in der Energieverwertung zwischen anabolen (Wachstum, Sekretion) und katabolen Prozessen (Erhaltung)

In den Diskussionen zum Maßstab für die energetische Futterbewertung wurde der Maßstab "Nettoenergie Fett" immer wieder im Hinblick auf seine Übertragbarkeit auf

andere tierische Leistungen (Erhaltung, Wachstum, Milchbildung) in Frage gestellt. Daraus resultierten Fragestellungen nach der Höhe der energetischen Verwertung und den Verwertungsrelationen der Nährstoffe in den verschiedenen Leistungsbereichen.

2.3.2.1 Erhaltung und Fettbildung

Theoretische Ableitungen und die Entwicklung eines biochemisch unterlegten Verwertungsmodells (CHUDY, 1967; CHUDY und SCHIEMANN, 1969) führten zu der Hypothese, dass - mit Ausnahme des Fettes infolge der vorgenannten direkten Inkorporation - zwischen Erhaltung und Fettbildung für Kohlenhydrate und Protein annähernd gleiche Verwertungsrelationen vorliegen und dass Kohlenhydrate infolge des ATP-Gewinns aus dem Vorabbau zu Acetyl-CoA im Vergleich zu allen andern Nährstoffen die höchste Effizienz bei der Energiegewinnung haben. Diese Thesen konnten in Untersuchungen an ausgewachsenen Ratten im Unter- und Überernährungsbereich unter thermoneutralen Bedingungen (Umgebungstemperatur 30 °C) verifiziert werden (CHUDY, 1967; CHUDY und SCHIEMANN, 1969; vergl. Tab. 3).

Die **Verwertung der umsetzbaren Energie im Unterernährungsbereich**, gemessen unter thermoneutralen Bedingungen (30 °C) als "**Verwertung für Erhaltung (k_m)**" in Differenz zur Basalration, einer Protein-Vitamin-Mineralstoffmischung, wurde für Glukose mit **87,6 ± 1,9 %**, für Fett mit **81,0 ± 1,3** und für Protein mit **70,5 ± 1,45** ermittelt. Daraus abgeleitet ergeben sich zwischen den Nährstoffen folgende Relationen in der Energieverwertung für Erhaltung (Vertretungsäquivalenz):

Glukose (= 100) : Fett : Protein = 100 : 92,5 : 80,5.

Dementsprechend werden Kohlenhydrate im Erhaltungstoffwechsel im Vergleich zu Fett um 8 % bzw. im Vergleich zu Protein um 20 % energetisch besser verwertet. Diese experimentell gemessenen Relationen stehen in Übereinstimmung mit biochemischen Kalkulationen zur Verwertung der Energie der Nährstoffe bei der ATP-Synthese.

Im Überernährungsbereich wurden demgegenüber für die Fettbildung die Verwertung der umsetzbaren Energie der Glukose mit 73,7 ± 4,1 %, des Fettes mit 83,1 ± 1,5 % und des Proteins mit 63,6 ± 1,7 % gemessen. Die Verwertungsrelationen sind dementsprechend in Übereinstimmung mit biochemischen Ableitungen:

Glukose : Fett : Protein = 100 : 113 : 86.

Im Überernährungsbereich erwies sich damit das Fett - bedingt durch die direkte Inkorporation der Futterfettsäuren in Körperfett - als der in der Energieverwertung für die Fettsynthese effizienteste Nährstoff.

Die Verwertungsrelationen für Erhaltung und Fettbildung sind zwischen Kohlenhydraten und Protein annähernd gleich. Daraus folgt, dass bei Kohlenhydraten und Protein die Verwertungsrelationen zwischen Erhaltung (ATP-Synthese) und Ansatz (Fettsynthese) konstant (relativ = 1) sind. Bei Fett betragen die Verwertungsrelationen zwischen Erhaltung und Fettsynthese mehr als 20 % (113/92,5 = 1,22) zugunsten der Fettsynthese. Diese Ergebnisse verifizierten die Modellvorstellungen und konnten zugleich durch das oben genannte mathematische Modell der Energieverwertung der Nährstoffe theoretisch begründet werden (CHUDY, 1967; SCHIEMANN, 1969).

Tabelle 3: Verwertung der umsetzbaren Energie (uE) reiner Nährstoffe für Erhaltung und Ansatz (Fettsynthese), gemessen in Differenzversuchen an Ratten (CHUDY, 1967; CHUDY und SCHIEMANN, 1969)

Nährstoff	Erhaltung		theoretisch (berechnet)	Fett Synthese		theoretisch (berechnet)
	Differenz zur Grundration ¹⁾	Relation %		Differenz zur Grundration ²⁾	Relation %	
	%			%		
Glukose	87,6 ± 1,9	100,0	100	73,7 ± 4,1	100	100
Fett	81,0 ± 1,3	92,5	95	83,1 ± 1,5	113	112
Protein	70,5 ± 1,45	80,5	78	63,6 ± 1,7	86	81

¹⁾ Grundration = Protein-Vitamin-Mineral-Mischung

²⁾ Grundration = Ration auf Erhaltungsniveau

Ausgehend von den oben ermittelten Verwertungsrelationen ergab sich darüber hinaus die Hypothese, dass unter thermoneutralen Bedingungen für Kohlenhydratzulagen (Glukose) auf Grund der im Vergleich zu Kohlenhydraten niedrigeren Effizienz von Körperfett und Körperprotein bei der ATP-Synthese im Unterernährungsbereich (Hunger) eine energetische Verwertung von > 100 % bzw. bei Hunger eine höhere Wärmeproduktion als bei Kohlenhydratfütterung gemessen werden müsste. Diese Arbeitshypothese konnte in einem Respirationsversuch, in dem der Energiewechsel an bis zu 9 aufeinanderfolgenden Tagen, abwechselnd bei Hunger bzw. Applikation von Glukose (verteilt auf 6 Mahlzeiten) gemessen wurde, mit Einschränkungen bestätigt werden. Bei Eliminierung der durch die Unterernährung bedingten Stoffwechselreduzierung auf regressivem Wege, ergab sich bei Tiergruppe 1 für Glukose eine Verwertung der umsetzbaren Energie von 102,5 ± 1,6 % und für Tiergruppe 2 eine Verwertung von 96,5 ± 4,7 % (Tab. 4).

Tabelle 4: Verwertung der umsetzbaren Energie von Glukose für Erhaltung unter thermoneutralen Bedingungen, berechnet durch regressive Eliminierung der zeitabhängigen Depression des Stoffwechsels, in Differenzversuchen mit Ratten (CHUDY, 1967;

Glukose	Verwertung in Differenz zu Hunger %
Tiergruppe I	102,5 ± 1.6
Tiergruppe II	96,5 ± 4.7

CHUDY und SCHIEMANN, 1969)

2.3.2.2 Erhaltung und Wachstum

An Schweinen wurden von NOBLET (1994) unter anderen Versuchsbedingungen und bei Umgebungstemperaturen von 22 °C bei hohem bzw. 24 °C bei niedrigem Ernährungsniveau (Basalration) die Ansatzwerte und die Verwertung der umsetzbaren Energie der verdaulichen Nährstoffe für Wachstum und Erhaltung mehrfachregressiv ermittelt. In Tabelle 5 sind die relative Verwertung der Nährstofffraktionen für Erhaltung und Wachstum (Verwertungsrelationen : Stärke = 100) aufgeführt.

Tabelle 5: Relative Verwertung der umsetzbaren Energie für Netto-Energie Wachstum und Erhaltung bei Schweinen (NOBLET et al., 1994)

Nährstoff	Wachstum Relationen (Stärke = 100) %	Erhaltung Relationen (Stärke = 100) %	Erhaltung/ Wachstum %
Verdauliche Nährstoffe ¹⁾			
	Verwertung der Stärke = 82 %	Verwertung der Stärke = 82 %	
Protein	71	84	118
Fett	110	124	113
<u>Kohlenhydrate</u>			
Stärke	100	100	100
Zucker	89	100	112
Zellwand	71	68	97
- ileal verdaulich	93	100	108
- caecal verdaulich	71	72	102

³⁾ 61 Rationen für Wachstum und 14 Rationen für Erhaltung

Beim Wachstum wurden mit den Relationen

Kohlenhydrate (Stärke) : Fett : Protein = 100 : 110 : 71

die in den Versuchen mit Ratten bei der Fettsynthese gemessenen Verwertungsrelationen für die Fettsynthese eingestellt. Danach bestünden zwischen Wachstum und Fettmast beim Schwein keine wesentlichen Unterschiede. Ebenso wurden im Erhaltungsumsatz für Kohlenhydrate und Protein die gleichen Relationen wie in den Rattenversuchen gefunden. Demgegenüber lässt sich die im Vergleich zu den Rattenversuchen relativ höhere Verwertung der Fettfraktion für Erhaltung biochemisch nicht in das Gesamtbild einordnen und ist möglicherweise auf Auswirkungen von Kompensationseffekten zurück zu führen. Für eine - vergleichbar mit dem Fett - höhere Verwertung des Proteins, bedingt durch einen hohen Anteil direkt inkorporierter Aminosäuren, gibt es in diesen Versuchen keine Anhaltspunkte. Die Verwertungsrelationen der Kohlenhydrate sind auch in diesen Versuchen im Wachstums- und Erhaltungsstoffwechsel mit Ausnahme von Zucker und der ileal verdaulichen Zellwandfraktion gleich. Die gemessene Verwertung für Erhaltung ist jedoch mit Ausnahme der Zellwandfraktion absolut höher als die für Wachstum ermittelte und lässt diesbezüglich den Einfluss von Wärmekompensation vermuten.

Die Verwertungsrelationen zwischen den Kohlenhydratfraktionen betragen für Wachstum für

Stärke : Zucker : ileal verdauliche Fraktion = 100 : 89 : 93.

Besonders deutlich hervorgetreten sind die Unterschiede in der Energieverwertung von ileal und caecal verdauten Kohlenhydraten sowohl bei Wachstum als auch bei Erhaltung von absolut 76 % und 82 % bzw. 58 und 59 %. Die Verwertungsdifferenzen betragen relativ zur Stärke 22 % bei Wachstum und 28 % bei Erhaltung. Die Ergebnisse sind teilweise schwer erklärbar und stehen nicht in jedem Falle in Übereinstimmung mit theoretischen Erwartungswerten.

3. Wachstum und Sekretion

Für wachsende und gravide bzw. sezernierende (Milch, Eier) Tiere ergeben sich aus den grundsätzlichen Betrachtungen folgende hypothetische Schlussfolgerungen:

Im **Überernährungsbereich** werden essentielle Aminosäuren direkt in das Körperprotein (Sekrete) und vor allem die reaktionsträgen Fettsäuren vorwiegend unter Umgehung der Resynthese über Acetyl-CoA direkt in das Körperfett (und Sekretfett) unter ATP-Verbrauch inkorporiert. Demzufolge sind Messungen der Energieverwertung an diesen (wachsenden) Tieren einerseits durch Futterfett und andererseits durch die Substratbereitstellung für die Proteinsynthese in Abhängigkeit von Proteinmenge und Proteinqualität usw. gravierend beeinflusst. Hinzu kommt der schwer bestimm- und kalkulierbare Energieaufwand für den "turn-over", der sich nach den herkömmlichen Messverfahren in einer erniedrigten energetischen Verwertung der Proteinfraktion niederschlägt.

Selbst bei fettfreier und hinsichtlich Protein standardisierter Nahrung kann nur die energetische Verwertung der Kohlenhydrate für einen Teilprozess des Wachstums, die Fettsynthese, gemessen werden. In dieser Hinsicht gibt es keinen Unterschied zwischen wachsenden und ausgewachsenen Tieren. Alle anderen Effekte sind indirekte Auswirkungen der durch Kohlenhydratzulagen erhöhten Energielieferung über die ATP-Synthese.

Im **Unterernährungsbereich** werden die Messung der Verwertung der Energie beim wachsenden Organismus dadurch beeinträchtigt bzw. unmöglich gemacht, dass bei Energiemangel zunächst Körperfett zur Energiegewinnung für die Aufrechterhaltung der Proteinsynthese abgebaut wird. Aminosäuren werden auch unter den Bedingungen des Energiedefizits in physiologischen Grenzen vorwiegend zur Proteinsynthese herangezogen. Diese These konnte in Versuchen mit Broilern (HOFFMANN et al., 1991; HOFFMANN und KLEIN, 1993) und jüngst auch in speziellen Versuchen mit wachsenden Bullen (CHUDY, 2000) bestätigt werden.

Demzufolge kann die partielle energetische Verwertung der Nährstoffe für Wachstum

(k_f , k_p , k_g) und Erhaltung (k_m)

an wachsenden Tieren unbeeinflusst von Wechselwirkungen nicht gemessen werden. Sie kann objektiv nur unter thermoneutralen Bedingungen bei der Fettsynthese im Überernährungsbereich und als Vertretungsäquivalenz bei der ATP-Synthese im Unterernährungsbereich an ausgewachsenen Tieren ermittelt werden.

4. Schlussfolgerungen

Im Hinblick auf die Stoffproduktion mit Tieren ergeben sich aus diesen Betrachtungen folgende Schlussfolgerungen:

- 4.1. Eine der für den Energieumsatz relevantesten Größen, die bislang in Forschung und Praxis viel zu wenig beachtet wurde, ist der Wärmebedarf der Tiere in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Der Wärmebedarf ist eine tierart-, rasse- und tierspezifische Größe, die mit dem Leistungspotential und dem Reaktionsvermögen der Tiere auf Umwelteinflüsse in engem Zusammenhang steht. Zum Wärmebedarf der Tiere und seiner Abhängigkeit von exogenen Faktoren sind weitergehende systematische Untersuchungen dringend erforderlich.
- 4.2. Die Effizienz der Energieverwertung hängt wesentlich ab von dem Umfang der direkten Inkorporation von Fettsäuren und Glycerin aus dem Futterfett und/bzw. von essentiellen wie auch nicht essentiellen Aminosäuren aus dem Futterprotein in Körperfett (Ansatz und Sekrete) bzw. in Körperprotein (Gewebe oder Sekrete) als auch vom Umfang des "turn-overs" im Protein und Fettstoffwechsel. Der "turn-over" ist "von außen" mit den herkömmlichen Methoden nicht messbar und gilt daher im Rahmen von Energiewechsellmessungen als die "interne große Unbekannte". Somit sind Messungen der Energieverwertung in bedeutendem Maße beeinflusst durch den Anteil des Fettes in der Nahrung und insbesondere bei wachsenden und eiweißreiche Tierprodukte sezernierenden Tieren (Milch, Eier) durch Art, Menge und Zeitpunkt der Bereitstellung der Substrate für die Proteinsynthese, d. h. abhängig von der Menge und der Qualität des Futterproteins (Aminosäuren). Demgemäß kann nur eine dem spezifischen Bedarf der Tiere angepasste Fütterung und Haltung effizient sein und die Produktqualität sichern.
- 4.3. Zur Bestimmung realer Verwertungsgrößen müssen in allen Phasen und bei allen Intensitätsstufen thermoneutrale Bedingungen sichergestellt werden, um Wärmekompensationseffekte, sofern sie nicht Untersuchungsgegenstand sind, auszuschließen. Die Verwertung der umsetzbaren Energie der Nähr- und Futterstoffe kann als absolute Größe für partielle Leistungen, wie z. B. Fettansatz, Wachstum (Protein- und Fettansatz), Milchbildung, Konzeptionsprodukte usw. nur im Überernährungsbereich oberhalb des oben definierten Wärmebedarfs (d. h. unter strikt thermoneutralen Bedingungen) ermittelt werden. Dabei sind durch eine gezielte Nährstoffzufuhr Wechselwirkungen möglichst weitestgehend auszuschalten.
- 4.4. Im Unterernährungsbereich wird als "Nettoenergie-Erhaltung" lediglich die durch physikalische und hormonale Regulation beeinflusste Kompensation der Bruttoenergie der Körpernährstoffe durch die umsetzbare Energie der Futternährstoffe bestimmt. Dabei sind die Energie des Körperproteins und des Körperfetts der Futterenergie auf der Stufe der verdaulichen bzw. der umsetzbaren Energie gleichzustellen. Hinzu kommen bei wachsenden und graviden Tieren bei Nahrungsentzug bzw. -mangel ein Umschlag bzw. eine Umlagerung von Körpernährstoffen - wie z. B. die Fortführung der Proteinsynthese durch Abbau von Körperfett zur Energielieferung -, so dass der tatsächliche katabole Umsatz (Hungerumsatz) nicht gemessen werden kann. Der Unterernährungsbereich (einschließlich Hungerumsatz) ist für die Bestimmung absoluter Verwertungsgrößen auszu-

schließen. Dies gilt insbesondere für alle Formen der "Nettoenergie-Erhaltung".

- 4.5. Im Unterernährungsbereich sind nur Messungen an ausgewachsenen männlichen (Kastraten) und nicht graviden weiblichen Tieren im thermoneutralen Bereich zur Bestimmung von Verwertungsrelationen für die ATP-Synthese sinnvoll.
- 4.6. Bei allen Messungen im Unterernährungsbereich ist der Einfluss der Glukoneogenese durch eine ausreichende Versorgung mit leichtlöslichen Kohlenhydraten auszuschalten. Dadurch wird im Zusammenhang mit der notwendigen Proteinversorgung der verbleibende Spielraum für die Messung (Substratmenge) in bedeutendem Maße eingeengt.
- 4.7. Die in der Literatur vorliegenden Messergebnisse sind insbesondere bei monogastrischen Tierarten (Schwein) im Hinblick auf den Einfluss von Wärme-kompensationseffekten kritisch zu überprüfen und möglicherweise grundlegend zu korrigieren. Das ATP-Konzept bietet eine neue Grundlage für experimentelle Untersuchungen und theoretische Überlegungen zur Gewinnung neuer Erkenntnisse auf dem Gebiet des Energiewechsels landwirtschaftlicher Nutztiere.
- 4.8. Die ATP-Verwertungsrelationen der Nährstoffe sind der einzige wissenschaftlich begründbare, objektive und universelle Maßstab für die energetische Fut-terbewertung.

5. Literatur

- CHOWDHURY, S. A. und ØRSKOV, E. R. (1994): Implications of fasting on the energy metabolism and feed evaluation in ruminants. *Journal of Animal and Feed Sciences*. 3:3, 161-169
- CHOWDHURY, S.A., ØRSKOV, E.R., HOVELL, F.D.DeB., SCAIFE, J.R. und MOLLISON, G. (1997): *Brit. J. Nutr.* 77, 565-576
- CHUDY, A. (1994): Heat Production of adult Blue Chinchilla in Dependence on Ambient Temperature, Feed Level and Sex. 13th Symp. on Energy Metabolism of Farm Animals, 18.09.-24.09.94, Mojacar, Spanien
- CHUDY, A. (1997): Dependence of Heat Production on Feed Level and Ambient Temperature in Heifers in the Range of Malnutrition. In: McCracken, K.J.; Unsworth, E.F. and Wylie, A.R.G.: Energy Metabolism of Farm Animals. Proceedings of the 14. Symp. on Energy Metabolism, Newcastle, Co. Down, Northern Ireland, 14-20 September, 307-310
- CHUDY, A. (1997a): Energy Requirement for Gluconeogenesis - Measurements in Bulls with Duodenal Fistulas. In: McCracken, K.J.; Unsworth, E.F. and Wylie, A.R.G.: Energy Metabolism of Farm Animals. Proceedings of the 14. Symp. on Energy Metabolism, Newcastle, Co. Down, Northern Ireland, 14-20 September, 311-314
- CHUDY, A. (2000a): Energieumsatz von Ferkeln (24 kg LM) in Futter- und Hungerperioden in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Nicht veröffentlicht.
- CHUDY, A. (2000): Energy and protein metabolism under thermo-neutral, energy deficient and protein surplus conditions in genetically different growing bulls (Charolais and German Holstein (Friesian)). Proceedings of the 15. Symp. on Energy Metabolism, Snekkersten, Danmark, 10-15 September, 4
- CHUDY, A. und SCHIEMANN, R. (1969): Utilization of Dietary Fat for Maintenance and Fat Deposition in Model Studies with Rats. (Die Verwertung des Nahrungsfettes für Erhaltung und Fettbildung nach Modellversuchen an Ratten.) 4. Symp. über Energie- wechsel. In: Symp. Energy Metabolism of Farm Animals. Hrsg.: Blaxter, Thorbek, Kielanowski. EAAP-Publ. Nr. 12, Oriel Press Ltd. Newcastle, 161-168
- CHUDY, A. und SCHIEMANN, R. (1969): Zur energetischen Verwertung der Nähr- und Futterstoffe für Erhaltung und Fettbildung. 1. Mitteilung: Die energetische Verwertung der Nährstoffe für Erhaltung oberhalb der kritischen Temperatur nach Versuchen an Ratten. *Arch. Tierernährung Berlin* 19, 4, 231-247
- CHUDY, A. (1967): Zur energetischen Verwertung der Nähr- und Futterstoffe für Erhaltung und Fettbildung. Modellversuche an Ratten. Dissertation Dt. Akad. Landwirtschaft.-Wiss. Berlin, Sektion Tierzucht, Tierernährung und Fischerei, 166 S.
- CHUDY, A. (1997): Energy Requirement for Gluconeogenesis - Measurements in Bulls with Duodenum Fistulas. In: McCracken, K.J.; Unsworth, E.F. and Wylie, A.R.G.: Energy Metabolism of Farm Animals. Proceedings of the 14. Symp. on Energy Metabolism, Newcastle, Co. Down, Northern Ireland, 14-20 September, 311-314
- CLOSE, W. H., MOUNT, L. E. und BROWN, D. (1978): The effects of plane of nutrition and environmental temperature on the energy metabolism of the growing pig. 1-3. *Br. J. Nutr.* 40, 413-438
- DERNO, M., JENTSCH, W., WÜNSCHE, J. (1993): Die Wärmeproduktion beim veredelten Landschwein und beim vietnamesischen Hängebauchschwein in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Vol. 2, 416-417
- JENTSCH, W., SCHIEMANN, R. und HOFFMANN, L. (1983): Gemeinschaftsuntersuchungen zur Präzisierung des Energie- und Proteinbedarfs bei Mast-schweinen. 2. Mitteilung: Energie- und Nährstoffum-satz bei Masthybriden im Mastabschnitt von 30 - 110 kg. *Arch. Tierernährung, Berlin* 33, 7/8, 552-570
- NOBLET, J., SHI, X. S., FORTUNE, H., DUBOIS, S. (1994): Effect of Diet Composition on the Efficiency of utilization of Metabolizable Energy for Maintenance or Growth in Pigs. EAAP-Publ. Nr. 76, Mojacar
- SCHIEMANN, R. (1969): The Scientific Demands Made of a System for Evaluating Feeds as Energy Sources and Progress Made towards their Realization. 4. Symposium über Energiewechsel. In: Symposium Energy Metabolism of Farm Animals. Hrsg.: Blaxter, Thorbek, Kielanowski. EAAP-Publ. Nr. 12, Oriel Press Ltd. Newcastle, 31-40

Anschrift des Autors: Prof. Dr. Arthur Chudy
Forschungsinstitut für die Biologie landwirtschaftlicher Nutztiere, Dummerstorf
Forschungsbereich Ernährungsphysiologie "OSKAR KELLNER", Justus-von-Liebig-Weg 2 D-1859 Rostock, Bundesrepublik Deutschland, Tel/Fax: +49-381.4020202/299
E-mail: arthur.chudy@gast.uni-rostock.de