

Energiebilanz bei wiederholter Unter- und Überernährung im Modellversuch an Sauen

H.L. Müller und M. Kirchgeßner

Institut für Ernährungsphysiologie, Technische Universität München,
Freising-Weihenstephan

Effect of altered energy intake on thermogenesis in sows

Zusammenfassung: In einem Modellversuch mit 8 nichtgraviden, nichtlaktierenden Sauen wurde eine alternierende Mangel- und Überfütterung an Energie über 8 Wochen im Vergleich zur Fütterung auf Erhaltungsniveau durchgeführt. Das Experiment war in Form eines change-over-Plans angelegt. Energiemangel wurde mit einer Basisration realisiert, die 45 % des energetischen Erhaltungsbedarfs lieferte, alle anderen Nähr- und Wirkstoffe aber bedarfsdeckend enthielt. Normalzufuhr an Energie und Energieüberschuß wurden durch Zulage von Stärke hergestellt. Die Zufuhr an Bruttoenergie war in der Summe von Energiemangel und Energieüberschuß exakt gleich der Fütterung auf Normalniveau. Von jedem Tier wurde in jeder Rationsperiode eine vollständige Messung der C-, N- und Energiebilanz durchgeführt. Zusätzlich wurde der Bilanzstatus aller Sauen unter Normalfütterung vor und nach den change-over-Perioden ermittelt.

Die alternierende Energiezufuhr hatte keine oder nur minimale Effekte auf die C- und Energieausscheidung in Kot, Harn und CH₄. Dagegen war die Wärmeproduktion bei Energiemangel signifikant um 4,1 % erniedrigt und bei Energieüberschuß um 15,1 % erhöht. In der Summe lag die Wärmebildung bei alternierender Versorgung um 5,4 % höher als bei Normalfütterung. Dies hatte eine Mobilisation von täglich 1,1 MJ Körperenergie zur Folge und erklärte auch die Abnahme der Lebendmasse der Tiere um 2,0 kg. Die Wirkungsgrade der ME beliefen sich auf 88 % bei Energiemangel und auf 75 % bei Energieüberversorgung. Die Bilanzdaten nach der Versuchsbehandlung waren gegenüber den vor Versuch ermittelten Werten nicht verändert.

Unter den vorliegenden Bedingungen des Energieüberschusses konnte kein Hinweis auf eine diätinduzierte regulatorische Komponente der Thermogenese gefunden werden. Die beobachteten Effekte ließen sich vollständig durch die Theorie der obligatorischen Wärmebildung bei Nährstofftransformation erklären. Im Energiemangel war dagegen eine Adaptation der Stoffwechselrate festzustellen.

Summary: In a model experiment eight adult sows were used to examine the effect of successive periods of under- and oversupply of energy (MÜMÜ) on thermogenesis and efficiency of energy utilization in comparison to a constant maintenance supply (NNNN). Each treatment sequence was assigned to each animal according to a change-over design over 8 weeks. Before and after the treatment periods all the animals were fed at maintenance level (N). Energy deficiency (M) was performed by use of a basal diet with 45 % of maintenance energy requirements and values for all the other nutrients sufficient for requirements. Normal (N) and excessive (Ü) intakes of energy was provided with supplements of starch. The total intake of gross energy during the periods MÜMÜ was exactly the same as during NNNN. Complete energy balances were performed for each animal and period as well as during the pre- and post-experimental phase.

There was no or little response of altered energy intake on carbon and energy excretion in faeces, urine and methane. However, heat production was significantly decreased by 4.1 % on

energy deficiency, and increased by 15.1 % during energy oversupply. Summed up over the total sequence the animals produced 5.4 % more heat on MÜMÜ than during NNNN. This response was associated with a mobilization of 1.1 MJ/d tissue energy and a decrease in body weight by 2.0 kg. The efficiency of utilization of ME was 88 % with energy undersupply and 75 % during overnutrition. Criteria of energy balance did not differ between the pre- and post-treatment periods.

It could be demonstrated that the increase in energy expenditure at oversupply was entirely explainable by the so-called obligatory thermogenesis. At the energy deficiency periods the efficiency of energy utilization reflected both energy costs of ingestion and processing of nutrients as well as a slight reduction in metabolic rate. Finally, there were no residual effects of the treatment on the energy expenditure of the animals at the end of the experiment.

Schlüsselwörter: Thermogenese, Adaptation, Energiebilanz, Unterernährung, Überernährung

Key words: thermogenesis, adaptation, energy balance, underfeeding, overfeeding

Einleitung

Energiebilanz ist das Ergebnis von Energieaufnahme und Energieabgabe durch den Organismus. Beide Faktoren bestimmen in einem integrierten Prozeß den Verlauf des Energiegehaltes des Körpers als der letztlich regulierten Komponente der Bilanz (17). Jedoch besteht noch wenig Klarheit darüber, inwieweit die Energieabgabe in Form der Thermogenese regulatorisch in die Energiebilanz eingreift. Zur Diskussion stehen neben der „exercise“- und kälteinduzierten Thermogenese vor allem die nahrungsinduzierte Thermogenese (7). Bislang sind die Ergebnisse hinsichtlich einer regulatorischen Thermogenese bei überschüssiger Nahrungsaufnahme widersprüchlich, in der Mehrheit aber eher dagegensprechend (8, 16). Auch mit Faktoren wie kurzperiodige unterschiedliche Mahlzeitenfrequenz (9, 10, 21) oder extreme Diätzusammensetzung (11, 20) konnte sowohl in Modellversuchen mit Sauen als auch im Humanversuch keine Erhöhung der Thermogenese erzielt werden, die über die obligatorische Wärmebildung aufgrund der sich abspielenden Nährstofftransformationen hinausging. Im vorliegenden Versuch sollte deshalb überprüft werden, ob bei längerfristiger alternierender Energiezufuhr eine adaptive Komponente in der Thermogenese wirksam wird.

Material und Methoden

Der Versuch wurde mit 8 nichtgraviden, nichtlaktierenden Sauen durchgeführt. Die Tiere hatten 2 bis 4mal geferkelt und wogen zu Versuchsbeginn 179 ± 6 kg. Zur Adaptation des Stoffwechsels an die Versuchsbedingungen wurden alle Sauen mindestens 3 Wochen lang vor Versuchsbeginn auf Erhaltungsbedarf gefüttert.

Das Versuchsfutter bestand aus einer Basisration sowie einer Stärkemischung (je 50 % Weizen- und Kartoffelstärke) zur Einstellung der vorgesehenen Energielevels. Die verwendete Basisration setzte sich aus 37,7 % Gerste, 47,2 % Sojaextraktionsschrot, 8,3 % Kartoffelstärke und 6,8 % Mineralstoff-Vitaminpräparat (S15) zusammen. Der Energiegehalt dieser Ration war auf 45 % des energetischen Erhaltungsbedarfs von Sauen ausgerichtet und sollte damit eine „1000-kcal-Diät“ in der Humanernährung simulieren (M). Alle sonstigen Inhaltsstoffe der Ration waren bedarfsdeckend enthalten. In einer zweiten Ration wurde zur Deckung des energetischen

Erhaltungsbedarfs (Normalfütterung) Stärkemischung zugelegt (N). Energieüberschuß wurde mit einer dritten Ration durch doppelte Zulage von Stärkemischung hergestellt (Ü). Die Höhe der notwendigen Energiezufuhr zur Deckung des Erhaltungsbedarfs wurde aus früheren Energiebilanzversuchen mit Sauen vergleichbaren Alters und vergleichbarer Lebendmasse errechnet.

Die genaue zeitliche Verabfolgung der verschiedenen Rationen ist in Tab. 1 aufgezeigt. Der gesamte Versuch umfaßte zehn 2-wöchige Perioden, wobei zu Versuchsbeginn und zu Versuchsende Normalfütterung aller Tiere erfolgte. In Periode 2 bis 9 erhielten die Sauen entsprechend einem "change-over"-Schema Normalfütterung (NNNN) bzw. alternierende energetische Unter-/Übersorgung (MüMü) jeweils über einen Zeitraum von 8 Wochen. Die Futtermenge wurde zu Versuchsbeginn nach der metabolischen Körpermasse der Tiere ($\text{kg W}^{0,75}$) eingestellt und während der gesamten Versuchszeit in absoluter Menge gleichgehalten.

Tab. 1. Versuchsplan

	(Futtermengen in g Trockenmasse pro $\text{kg W}^{0,75}$)									
Periode	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gruppe A	N	N	N	N	N	M	Ü	M	Ü	N
Gruppe B	N	M	Ü	M	Ü	N	N	N	N	N

N = Normalfütterung (13 g Basisration + 13,5 g Stärke)
 M = Energiemangel (13 g Basisration)
 Ü = Energieüberschuß (13 g Basisration + 27 g Stärke)

Für jedes Tier wurde in den einzelnen Versuchsperioden eine vollständige Bilanzmessung (Sammeltechnik und Respirationskalorimetrie) durchgeführt. Die Periodenlänge von 2 Wochen war hierzu aufgegliedert in 7 Tage Vorperiode, 5 Tage Sammlung von Kot und Harn und 48 h Gaswechsellmessung in der Respirationskammer. Eine Ausnahme hiervon bildete lediglich die wiederholte Normalfütterung, bei der in den Perioden 2–4 bzw. 7–9 auf die Kot- und Harnsammlung verzichtet wurde. Die nicht gemessenen Werte wurden für diese Perioden durch lineare Interpolation von Periode 1 und 5 bzw. 6 und 10 innerhalb des einzelnen Tieres gewonnen.

Außerhalb der Respirationsmessung wurden die Tiere in den Sauenboxen eines Stoffwechselstalls gehalten. Die Lufttemperatur war auf 20 °C reguliert. Während der Sammelperiode waren die Tiere mit einem Harnkatheter versehen. Die Nahrung wurde täglich in zwei Mahlzeiten vorgelegt und stets vollständig aufgenommen. Jedes Tier erhielt pro Mahlzeit zusammen mit der Futterration 5 l Trinkwasser.

Die zur Berechnung der Energiebilanz erforderlichen Meßdaten an N, C und Energie in Futter, Fäzes und Harn wurden mit Hilfe des Kjel-Foss-Automatic-Geräts, der konduktometrisch arbeitenden Wösthoff-Apparatur sowie eines adiabatischen Bombenkalorimeters bestimmt. Fäzes und Harn wurden zur Probenvorbereitung lyophilisiert. Die Wärmeproduktion und Energie retention der Tiere wurde nach der Kohlenstoff-Stickstoff-Bilanzmethode ermittelt. In Ergänzung hierzu wurde die Wärmeproduktion auch nach der RQ-Methode (indirekte Kalorimetrie) gemessen (2).

Um den zeitlichen Verlauf der Anpassung der Tiere an die alternierende Energieversorgung darzustellen, wurde zusätzlich der Gaswechsel von zwei Sauen über die Behandlungssequenz NMÜMN jeweils 3 Tage lang vor und 5 Tage lang nach der Rationsumstellung in der Respirationskammer gemessen. Für jedes der beiden Tiere ergaben sich dabei 32 24h-Messungen.

Die statistische Auswertung der Versuchsdaten (Periode 2 bis 9) erfolgte mit Hilfe der Varianzanalyse unter Berücksichtigung der Variationsfaktoren Tier, Periode und Behandlung nach dem Modell eines 'change-over'-Plans. Die Differenzen zwischen Periode 1 (Vormessung) und Periode 10 (Nachmessung) wurden mit dem gepaarten t-Test auf Signifikanz geprüft. Signifikante Unterschiede zwischen Mittelwerten sind mit verschiedenen Hochbuchstaben gekennzeichnet (5 %-Niveau).

Tab. 2. Lebendmasse (kg) der Tiere in den verschiedenen Behandlungssequenzen (Versuchsperiode in Klammern)

Behandlung	\bar{y}	Behandlung	\bar{y}	d	\pm sd
N(1)	179,1 \pm 9,4	N(10)	173,5 \pm 13,5	-5,6	2,6
NN(2,4,6,8)	177,8 ^a \pm 11,8	MM(2,4,6,8)	171,0 ^b \pm 10,6	-6,8	1,1
NN(3,5,7,9)	176,8 ^a \pm 11,3	ÜÜ(3,5,7,9)	179,6 ^b \pm 10,7	+2,8	0,9
NNNN(2-9)	177,3 \pm 11,4	MÜMÜ(2-9)	175,3 \pm 10,7	-2,0	1,0

\pm = Streuung der Einzelwerte ohne Berücksichtigung der Variationsfaktoren des change-over-Modells

Versuchsergebnisse

Die Mittelwerte der Lebendmasse, untergliedert nach verschiedenen Behandlungssequenzen, zeigt Tab. 2. Die starke Abnahme der Lebendmasse um 6,8 kg bei Unterversorgung wurde bei Überversorgung mit 2,8 kg Zunahme, jeweils auf Normalversorgung bezogen, nicht wieder kompensiert, so daß die 8-wöchige Über- und Unterversorgung an Energie im Mittel zu einer tendenziellen Abnahme der Lebendmasse in Höhe von 2,0 kg im Vergleich zur Normalfütterung führte ($p < 0,10$). Die Veränderung der Lebendmasse von Periode 1 bis Periode 10 betrug im Mittel -5,6 kg, was auf einen begleitenden Zeittrend schließen läßt. Wie aus dem Verlauf der Lebendmasse innerhalb der einzelnen Behandlungssequenzen hervorgeht (Abb. 1), reagierten die Tiere mit einer die alternierende Energiezufuhr widerspiegelnden rhythmischen Gewichtsveränderung, während in den Perioden mit Normalernährung das Körpergewicht linear verlief. Die Darstellung läßt auch deutlich erkennen, daß allen Versuchsperioden ein Zeittrend überlagert war.

Tabelle 3 gibt die Ergebnisse der Bilanzmessungen im Vergleich zwischen alternierender und normaler Energieversorgung sowie den Bilanzstatus der Tiere zu Versuchsbeginn und zu Versuchsende wieder. Die Sequenz MÜMÜ bewirkte nur minimale Effekte hinsichtlich Kohlenstoff- und Energieausscheidung im Kot und dazu gegenläufig in Harn und CH_4 , so daß auf der Ebene der Umsetzbarkeit (Aufnahme minus Kot, Harn, CH_4) kein Behandlungseinfluß zu verzeichnen war. Beim intermediären Umsatz des Kohlenstoffs und der Energie war dagegen eine signifikant verminderte Retention von 19 g bzw. 1,1 MJ bei der alternierenden Energieversorgung festzustellen. Umgekehrt war die Abgabe von Kohlen-

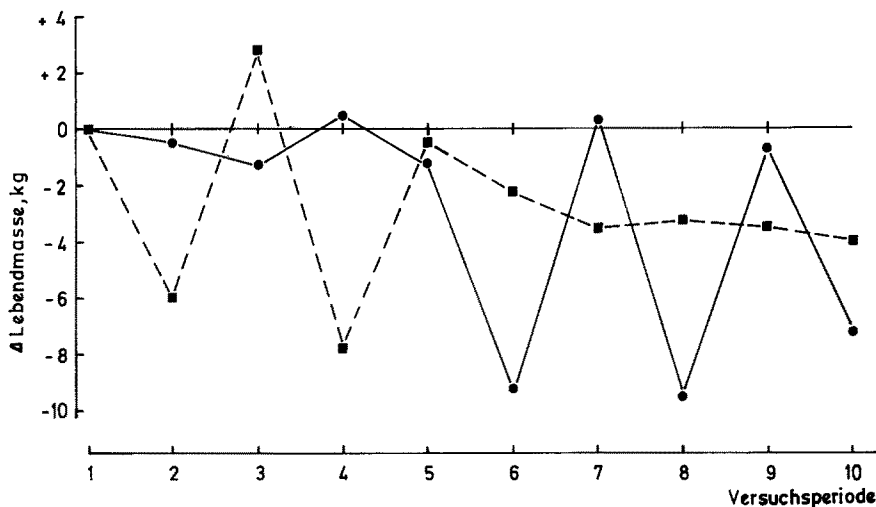


Abb. 1. Veränderung der Lebendmasse der Versuchstiere im Verlauf aller Perioden (Mittelwerte von jeweils 4 Tieren; Standardfehler $s_{\bar{y}} = 1,3$ kg;

— Gruppe A - - - - - Gruppe B)

Tab. 3. Mittelwerte der Kohlenstoff-, Stickstoff- und Energiebilanz während der "change-over"-Phase (Periode 2–9) sowie während der Vor- und Nachmessung in Periode 1 bzw. 10

	Normal NNNN	Mangel/ Überschuß MÜMÜ	d	$\pm s_d$	Vor- messung N(1)	Nach- messung N(10)	d	$\pm s_d$
C-Bilanz, g/Tag								
C-Aufnahme	569,3	569,3	0	—	569,3	569,3	0	—
Kot-C	46,1	50,4	4,3	2,3	47,9	48,1	0,2	2,2
Harn-C	23,5 ^a	22,1 ^b	-1,4	0,5	24,6	23,7	-0,9	0,6
CH ₄ -C	7,1 ^a	4,9 ^b	-2,2	0,3	6,6	7,1	0,5	0,4
CO ₂ -C	497,7 ^a	516,2 ^b	18,5	3,6	507,2	509,6	2,4	7,1
C-Retention	-5,1 ^a	-24,3 ^b	-19,2	4,2	-16,9	-19,2	-2,3	7,3
N-Bilanz, g/Tag								
N-Aufnahme	30,5	30,5	0	—	30,5	30,5	0	—
Kot-N	4,8	4,8	0	0,3	5,2	5,2	0	0,3
Harn-N	24,6	21,9	-2,7	1,4	25,5	23,8	-1,7	0,8
N-Retention	1,1	3,8	2,7	1,5	-0,2	1,5	1,7	0,7
Energiebilanz, MJ/Tag ¹⁾								
GE	22,74	22,74	0	—	22,74	22,74	0	—
Kot	1,96	2,14	0,18	0,10	2,04	2,05	0,01	0,09
DE	20,78	20,59	-0,19	0,10	20,70	20,69	-0,01	0,09
Harn	0,85	0,82	-0,03	0,05	0,89	0,87	0,02	0,04
CH ₄	0,53 ^a	0,36 ^b	-0,17	0,02	0,48	0,52	0,04	0,03
ME	19,41	19,42	0,01	0,12	19,33	19,29	-0,04	0,10
Wärme	19,69 ^a	20,76 ^b	1,07	0,20	20,20	20,32	0,12	0,33
RE	-0,29 ^a	-1,34 ^b	-1,05	0,21	-0,87	-1,02	-0,15	0,37

¹⁾ GE = Bruttoenergie; DE = verdauliche Energie;
ME = umsetzbare Energie; RE = Energieretention

stoff in Form von CO₂ um 3,7 % und die Wärmeproduktion um 5,4 % gegenüber Normalfütterung erhöht. Bei der N-Bilanz konnten keine signifikanten Behandlungseinflüsse beobachtet werden. Ebenso zeigten die Bilanzmessungen vor und nach der eigentlichen Versuchsbehandlung, dargestellt im rechten Teil von Tabelle 3, in allen Kriterien keinerlei Veränderungen.

Tab. 4. Komponenten der Kohlenstoff-, Stickstoff- und Energiebilanz im Vergleich der Mangel- bzw. Überfütterung mit der Normalfütterung

	Periode 2,4,6,8		d	±s _d	Periode 3,5,7,9		d	±s _d
	NN	MM			NN	ÜÜ		
C-Bilanz, g/Tag								
C-Aufnahme	569,3 ^a	277,0 ^b	-292,3	—	569,3 ^a	861,6 ^b	292,3	—
Kot-C	46,1	40,6	-5,5	4,2	46,2 ^a	60,1 ^b	13,9	0,9
Harn-C	23,6	23,7	0,1	0,6	23,4 ^a	20,5 ^b	-2,9	0,6
CH ₄ -C	7,1 ^a	3,9 ^b	-3,2	0,2	7,2	5,9	-1,3	0,6
CO ₂ -C	501,6 ^a	415,7 ^b	-85,9	4,3	493,8 ^a	616,6 ^b	122,8	4,1
C-Retention	-9,0 ^a	-206,9 ^b	-197,9	6,5	-1,3 ^a	158,5 ^b	159,8	2,3
N-Bilanz, g/Tag								
N-Aufnahme	30,5	30,2	-0,3	—	30,5	30,7	0,2	—
Kot-N	4,8	3,6	-1,2	0,5	4,8 ^a	6,0 ^b	1,2	0,2
Harn-N	25,2 ^a	28,5 ^b	3,3	1,1	24,0 ^a	15,2 ^b	-8,8	1,7
N-Retention	0,5	-2,0	-2,5	1,2	1,7 ^a	9,5 ^b	7,8	1,9
Energiebilanz, MJ/Tag								
GE	22,74	11,28	-11,46	—	22,74	34,20	11,46	—
Kot	1,95	1,73	-0,22	0,18	1,96 ^a	2,56 ^b	0,60	0,05
DE	20,79 ^a	9,55 ^b	-11,24	0,19	20,78 ^a	31,64 ^b	10,86	0,10
Harn	0,86	0,88	0,02	0,06	0,85	0,75	-0,10	0,05
CH ₄	0,52 ^a	0,28 ^b	-0,24	0,01	0,53	0,43	-0,10	0,05
ME	19,40 ^a	8,38 ^b	-11,02	0,20	19,40 ^a	30,46 ^b	11,06	0,15
Wärme	19,89 ^a	19,07 ^b	-0,82	0,24	19,50 ^a	22,45 ^b	2,95	0,21
RE	-0,48 ^a	-10,69 ^b	-10,21	0,33	-0,10 ^a	8,01 ^b	8,11	0,11

Die Aufgliederung der Bilanzwerte in Energiemangel und in Energieüberschuß im Vergleich zur Normalfütterung ist in Tab. 4 wiedergegeben. Da die Abstufung der Energieversorgung mit Stärke als einem sehr hochverdaulichen Energieträger eingestellt wurde, sind die Veränderungen von Kohlenstoff und Energie in Kot, Harn und CH₄ sowohl in den Mangel- als auch in den Überschußperioden verhältnismäßig gering. Insbesondere ist die ME fast in gleichem Ausmaß verringert bzw. erhöht wie die vorgegebene GE. Die unterschiedliche Versuchsbehandlung konnte damit vorteilhaft im intermediären Bereich zur Auswirkung kommen. Die verringerte Kohlenstoffzufuhr von 292 g in den Mangelperioden ging weitgehend mit einer entsprechend reduzierten Ausscheidung an CO₂-C von 86 g sowie einer negativen C-Retention von 198 g einher. Gleiches gilt für den Energieumsatz, wobei die verminderte ME von 11,0 MJ eine Mobilisierung von 10,2 MJ an Körperenergie verursachte. In der Überschußphase wurden von 292 g zugeführtem C 160 g und von 11,1 MJ zugeführter ME 8,1 MJ retiniert. Mobilisa-

tion und Retention von Energie erfolgten dabei im wesentlichen in Form von Körperfett (−9,8 bzw. 7,0 MJ) und nur zu einem geringen Anteil als Körperprotein (−0,4 bzw. 1,1 MJ). Die Wärmeproduktion der Tiere ging bei Energiemangel um 0,8 MJ (4,1 %) zurück, bei Energieüberschuß stieg sie um 2,95 MJ (15,1 %) an. Obwohl die N-Zufuhr in allen Versuchsperioden gleich war, war die N-Retention bei Energiemangel in der Tendenz erniedrigt ($p < 0,10$) und bei Energieüberschuß signifikant erhöht. Die N-Ausscheidung im Harn verhielt sich komplementär dazu.

Tab. 5. Gaswechsel, respiratorischer Quotient (RQ) und Wärmeproduktion bei Normal (N)-, Unter (M)- und Überfütterung (Ü)

	NNNN	MÜMÜ	d	±s _d	N(1)	N(10)	d	±s _d
O ₂ l/d	962 ^a	1013 ^b	51	8	965	984	19	19,4
CO ₂ l/d	929 ^a	963 ^b	34	7	946	951	5	13,3
RQ	0,966 ^a	0,947 ^b	−0,019	0,004	0,982	0,967	−0,015	0,009
H(RQ) ¹⁾ MJ/d	20,05 ^a	21,08 ^b	1,03	0,16	20,18	20,52	0,34	0,37
	NN	MM	d	±s _d	NN	ÜÜ	d	±s _d
O ₂ l/d	967	983	16	12	956 ^a	1043 ^b	87	9
CO ₂ l/d	936 ^a	776 ^b	−160	8	921 ^a	1150 ^b	229	8
RQ	0,968 ^a	0,790 ^b	−0,178	0,006	0,964 ^a	1,104 ^b	0,140	0,006
H(RQ) ¹⁾ MJ/d	20,17 ^a	19,61 ^b	−0,56	0,24	19,92 ^a	22,55 ^b	2,63	0,18

¹⁾ H(RQ; MJ) = (16,18 O₂(1) + 5,02 CO₂(1) − 5,99 Harn-N (g))/1000

Tabelle 5 enthält die Meßdaten des Gaswechsels sowie die aus diesen Daten einschließlich der Harn-N-Ausscheidung berechnete Wärmeproduktion der Tiere (RQ-Methode). Der Sauerstoffverbrauch stieg bei Energieüberschuß naturgemäß an, blieb jedoch im Energiemangel unverändert, so daß summiert über die alternierende Energieversorgung ein O₂-Mehrverbrauch von 5,3 % auftrat. Der respiratorische Quotient schwankte je nach Ernährungssituation im Mittel zwischen 0,79 und 1,10. Die nach der RQ-Methode berechnete Wärmeproduktion stimmt mit der über die CN-Bilanz ermittelten Wärme gut überein und liefert praktisch die gleichen Differenzen zwischen den Behandlungseffekten (1,03 MJ verglichen mit 1,07 MJ, Tab. 3).

Die Reaktion der Tiere auf die unterschiedliche Energieversorgung vor und nach der Rationsumstellung ist in Abb. 2 dargestellt. Sauerstoffverbrauch, CO₂-Produktion und daraus resultierend die Wärmeproduktion pendeln sich spätestens nach drei Tagen auf das geänderte Energieniveau des Futters ein. Die Richtung des Übergangs spielt dabei keine Rolle.

Diskussion

Als Ergebnis der 8-wöchigen alternierenden Unter- und Überversorgung mit Energie wurde eine signifikant erhöhte Wärmebildung sowie eine tendenzielle Abnahme der Körpermasse der Tiere im Vergleich zur gleichmäßigen Energiezufuhr festgestellt. Eine Beurteilung dieser globalen Effekte im Hinblick auf eine adaptive Komponente der Thermogenese erfordert die getrennte Berechnung der partiellen Effizienz der Energieverwertung in den Unter- und Überernäh-

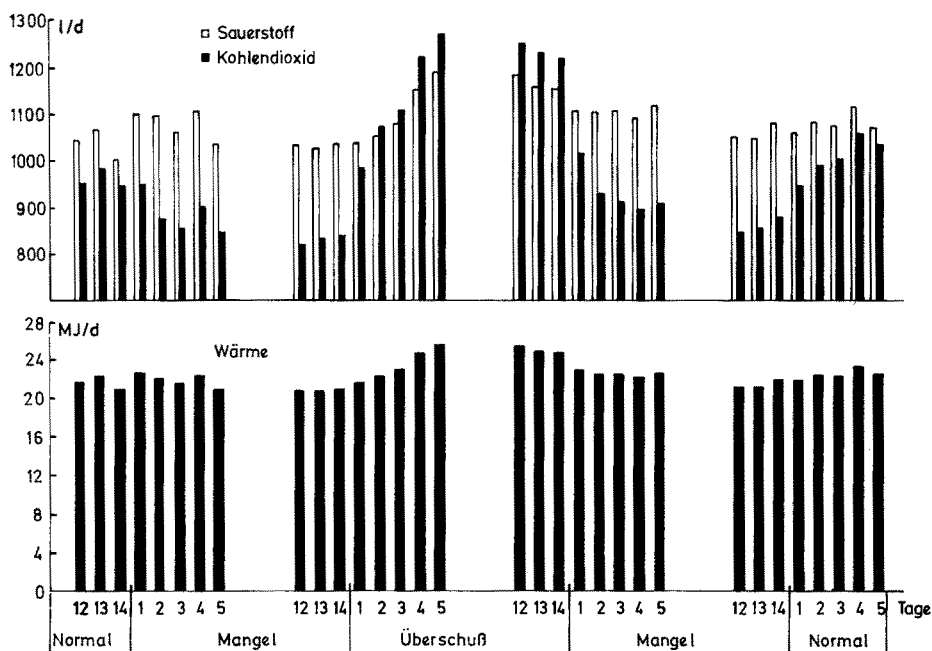


Abb. 2. Verlauf des O_2 -Verbrauchs, der CO_2 -Produktion und der Wärmeabgabe jeweils 3 Tage vor bis 5 Tage nach Umstellung der Energieaufnahme (Mittelwerte von 2 Tieren)

ungsperioden. Die erhaltenen Werte sind sodann mit der zu erwartenden obligatorischen Thermogenese aus der Versuchsbehandlung zu vergleichen.

Bis zur Stufe der umsetzbaren Energie ist die Ausnutzung der Futterenergie völlig linear verlaufen. Nach den Daten der Tabelle 4 weist nämlich der Quotient $\Delta ME/\Delta GE$ beim Übergang von Normalernährung zu Energiemangel mit 0,962 und im Bereich des Energieüberschusses mit 0,965 den gleichen Wert auf. Die partielle Effizienz der ME für die Energieretention unterscheidet sich dagegen in den beiden Ernährungsphasen. Für den Mangelbereich errechnet sich eine Effizienz von 0,93 und für die Überschußperiode von 0,73 (Tab. 4). Da die Körpermasse der Tiere in beiden Phasen gegenüber der bei Normalernährung abwich, ist eine „Feinkorrektur“ der Effizienzen auf gleichen Erhaltungsumsatz erforderlich. Setzt man den aus den Perioden NNNN ermittelten energetischen Erhaltungsbedarf pro kg Lebendmasse^{0,75} für alle Perioden ein, so ergeben sich als Bedarfsänderung im Mittel $-0,6 \text{ MJ ME/Tag}$ in der Mangelperiode und $+0,2 \text{ MJ ME/Tag}$ in der Überschußperiode. Die energetischen Effizienzen verändern sich dadurch auf 0,88 bzw. auf 0,75.

Nach der bioenergetischen Berechnung von Nährstoffeffizienzen aufgrund von ATP-Bilanzierungen beträgt die Verwertung von ME aus Stärke zu Körperansatz 80 % bzw. einige Prozentpunkte darunter, wenn „Nebenkosten“ für Absorption, Transport, Ausscheidung u.ä. noch in Rechnung gestellt werden (6, 13). Die im vorliegenden Experiment gefundene Verwertung der Überschußenergie in Höhe

von 75 % stimmt also mit der Theorie sehr gut überein. Dies bedeutet, daß die damit verbundene Steigerung der Thermogenese um +15 %, bezogen auf den Gesamtumsatz, vollständig aus der erklärbaren Effizienz der intermediären Energieumsetzung im Ansatzstoffwechsel verstanden werden kann. Eine zusätzliche „adaptive“ Veränderung des Energieumsatzes, die mit einer Transformation von überschüssiger Nahrungsenergie in Wärme ohne Leistung von biologischer Arbeit verbunden wäre, war demnach nicht zu beobachten.

Im Bereich der Unterernährung wird der Aufwand für Aufnahme, Verdauung und Absorption der Nährstoffe auf 3–5 % der Energieaufnahme eingeschätzt (19). Dies bedeutet, daß im energetischen Erhaltungsumsatz die Effizienz von Nahrungskohlenhydraten im Vergleich zur Energiebereitstellung aus Mobilisation von Körpersubstanz auf 95–97 % angesetzt werden kann. Die gemessene Effizienz $\Delta RE/\Delta ME = 88\%$ deutet damit bei gegebener ME auf eine geringere (negative) RE, d.h. auf eine Absenkung des Stoffwechsellniveaus (Einsparung von Mobilisation) an sich hin, was als adaptive Reaktion auf die verminderte Energiezufuhr im Sinne einer besseren metabolischen Ökonomie verstanden werden kann. Die oben erfolgte Festlegung eines konstanten Erhaltungsbedarfs für alle Perioden muß also nicht real, sondern als Ausgangswert für die Vorgehensweise dieser indirekten Argumentation verstanden werden. Die Absenkung der Stoffwechselrate steht in Einklang mit Ergebnissen bei stark energierestringierten Diäten und Hungerexperimenten, wo ein Rückgang des Energieumsatzes um 20 % und darüber zu verzeichnen ist (1, 15). Insgesamt würde aus dem vorliegenden Experiment die Hypothese folgen, daß die diätinduzierte Thermogenese bei Überernährung keine adaptive Komponente enthält und Energieüberschuß entsprechend des energetischen Wirkungsgrades im Körper gespeichert wird, während bei $RE < 0$ eine Anpassung des Stoffwechsels an den Mangel erfolgt. Beides erscheint als evolutionäre Strategie in der natürlichen Umwelt eines Tieres vorteilhaft. In der zivilisatorischen Umwelt des Menschen unter Nahrungsüberschuß ist das Fehlen einer adaptiven Komponente bei Energieüberversorgung dagegen als Nachteil zu empfinden.

Als bioenergetische Mechanismen einer adaptiven Thermogenese werden vor allem eine Entkoppelung der oxidativen Phosphorylierung sowie Einflüsse auf die Natriumpumpe und Substratzyklen, unter Beteiligung des sympathischen Nervensystems und von Hormonen (Schilddrüse), diskutiert. So wurden beispielsweise bei Schafen starke Unterschiede in der Aktivität der Na-K-ATPase zwischen Fasten vs. Futteraufnahme festgestellt (14). Bei wachsenden Schweinen stiegen die Plasmagehalte an T_3 sofort nach der Nahrungsaufnahme in Abhängigkeit der Energiezufuhr an (3). Nach Injektion physiologischer Dosen von T_3 war aber keine Veränderung der Stoffwechselrate festzustellen, so daß es fragwürdig ist, ob die bei Nahrungsaufnahme veränderten T_3 -Gehalte eine Wirkung auf die Thermogenese besitzen (4). Eine deutliche thermogene Reaktion auf Überfütterung konnte bislang nur bei Labornagern beobachtet werden, was in Zusammenhang mit einer Entkoppelung im braunen Fettgewebe (BAT) gesehen wird (17). Möglicherweise ist das Auftreten adaptiver thermogener Effekte bei Nahrungsüberschuß an das Vorkommen von BAT gebunden und andere in der Diskussion stehende Prozesse spielen kaum eine Rolle. Diese Interpretation wird unterstützt durch das vorliegende Versuchsergebnis, da beim Schwein kein oder nur Spuren des die Entkoppelung der Phosphorylierung bewirkenden Proteins vorhanden sind, wie Trayhurn et al. (18) nachweisen konnten.

Die in vorliegendem Versuch beobachteten Veränderungen des Körpergewichts der Tiere erklären sich weitgehend aus den entsprechenden Änderungen der Energiebilanz, die überwiegend als Mobilisation und Retention von Körperfett erfolgten. So entspricht die Differenz in der Energieretention zwischen Normalfütterung und alternierender Energiezufuhr von $-1,07 \text{ MJ/d}$, über alle Perioden hochgerechnet, unter Zugrundelegung von $30\text{--}35 \text{ MJ}$ Energiegehalt pro kg Lebendmasseänderung einer zu erwartenden Abnahme des Körpergewichtes von etwa $1,8 \text{ kg}$, was mit dem gemessenen Wert von $2,0 \text{ kg}$ gut übereinstimmt. Besonders darauf hinzuweisen ist, daß der Gewichtsunterschied von $-5,4 \text{ kg}$ zwischen Versuchsbeginn und Versuchsende nur zum Teil als Behandlungseffekt verstanden werden darf, während die restliche Differenz ($-3,4 \text{ kg}$) eine Folge der „kal-kulierten“ Normalernährung war, die aktuell den Erhaltungsbedarf an Energie nicht exakt deckte, so daß die tatsächlichen Bilanzwerte mit $-0,95 \text{ MJ/d}$ leicht negativ waren (vgl. Tab. 3) und im Verlauf der gesamten Versuchszeit zu einer erwarteten Abnahme der Körpermasse von $3,9 \text{ kg}$ führten.

Insgesamt gesehen wurde im vorliegenden Versuch demonstriert, daß die Tiere auf die überschüssige Energieversorgung ohne regulatorische Wärmeproduktion reagierten und der Energiestoffwechsel sich nach den bekannten Verwertungs-gesetzen abspielte. Im Energiemangel fand eine Adaptation statt, jedoch wurde das Stoffwechselniveau durch die Versuchsbehandlung nicht nachwirkend verändert. Obwohl die Übertragung von Versuchsergebnissen auf andere Spezies nicht ohne Problematik ist, scheint nach bisherigen Befunden die Energieverwertung zwischen Mensch und Schwein starke Gemeinsamkeiten aufzuweisen (12). Es ist deshalb zu erwarten, daß auch der Mensch auf periodisch unterschiedliche Energiezufuhr weitgehend mit entsprechenden Veränderungen des Körpergewichts reagiert und insbesondere ein Energieüberschuß ohne regulatorische Komponenten im Körper retiniert wird. Schlußfolgerungen aus kürzlichen Untersuchungen am Menschen stimmen damit überein (5). Das Fehlen einer regulatorischen Thermogenese impliziert schließlich, daß die Energiezufuhr nach Beendigung einer Reduktionsdiät kontrolliert erfolgen muß und in der Höhe am erniedrigten Energiebedarf aufgrund des verringerten Körpergewichts ausgerichtet ist. Jedoch ist nach dem vorliegenden Versuch nicht zu erwarten, daß die verbesserte energie-tische Ökonomie in der Mangelphase sich in späteren Perioden fortsetzt und da-durch zusätzlich den Energiebedarf absenken würde.

Literatur

1. Apfelbaum M (1978) Adaptation to changes in caloric intake. *Prog Food Nutr Sci* 2:543–559
2. Brouwer E (1965) Report of Sub-Committee on constants and factors. *Proc 3rd Symp Energy Metabolism*, EAAP-Publ No 11, pp 441–433, Academic Press, London
3. Dauncey MJ, Ramsden DB, Kapadi AL, Macari M, Ingram DL (1983) Increase in plasma concentrations of 3,5,3'-triiodothyronine and thyroxine after a meal, and its dependence on energy intake. *Horm Metab Res* 15:499–502
4. Dauncey MJ, Kamada T (1990) Short-term influence of 3,5,3'-triiodothyronine infusion on resting metabolic rate of the young pig. *Horm Metab Res* 22:374–377
5. Diaz E, Prentice AM, Goldberg GR, Murgatroyd PR, Coward WA (1991) Metabolic and behavioural responses to altered energy intake in man. *Proc Nutr Soc* 50:110 A–111 A
6. Flatt JP (1978) The biochemistry of energy expenditure. *Rec Adv Obesity Res* 2:211–228
7. Himms-Hagen J (1989) Role of thermogenesis in the regulation of energy balance in relation to obesity. *Can J Physiol Pharmacol* 67:394–401

8. James WPT (1985) Is there a thermogenic abnormality in obesity? In: Garrow JS, Halliday D: Substrate and Energy Metabolism, p 108–118, John Libbey, London
9. Kirchgeßner M, Müller HL (1980) Zum Einfluß der Häufigkeit von Mahlzeiten auf den Energiewechsel ausgewachsener Sauen. *Z Tierphysiol Tierernährg u Futtermittelkde* 43:48–56
10. Kirchgeßner M, Müller HL (1981) Einfluß einer einmalig erhöhten Energiezufuhr innerhalb von 2 Tagen auf Wärmeproduktion und Energieverwertung bei Sauen. *Ann Nutr Metab* 25:362–370
11. Kirchgeßner M, Müller HL (1984) Thermogenese bei Verabreichung einer ketogenen Diät im Modellversuch an Sauen. *Internat J Vit Nutr Res* 54:99–106
12. Kirchgeßner M, Müller HL (1990) Investigation of energy exchange in a model experiment in sows, and verification for humans. *Adv Animal Physiol Anim Nutr* No 20. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
13. Kleiber M, Black AL (1966) Functions of the energy in the animal. *World Congr on Animal Feeding*. Vol I, 91–113, Madrid
14. McBride BW, Milligan LP (1985) Influence of feed intake and starvation on the magnitude of Na⁺K⁺-ATPase- dependent respiration in duodenal mucosa of sheep. *Brit J Nutr* 53:605–614
15. Müller HL, Kirchgeßner M (1984) Energiewechsel bei Nüchterung und anschließender Realimentation. *Z Ernährungswiss* 23:12–19
16. Norgan NG (1990) Thermogenesis above maintenance in humans. *Proc Nutr Soc* 49:217–226
17. Rothwell NJ, Stock MJ (1989) Regulation of energy balance in homeotherms. In: Wieser W, Gnaiger E: *Energy Transformations in Cells and Organisms*. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York
18. Trayhurn P, Temple NJ, Van Aerde J (1990) Is brown adipose tissue present in the pig? *Proc Nutr Soc* 49:132 A
19. Webster AJF (1980) Energy costs of digestion and metabolism in the gut. *Proc 5th Intern Symp Ruminant Physiology*, pp 469–484. MTP Press, Falcon House Lancaster, England
20. Wolfram G, Kirchgeßner M, Müller HL, Hollomey S (1985) Energiebilanzversuche mit fettreicher Diät beim Menschen. *Ann Nutr Metab* 29:23–32
21. Wolfram G, Kirchgeßner M, Müller HL, Hollomey S (1987) Thermogenese des Menschen bei unterschiedlicher Mahlzeitenhäufigkeit. *Ann Nutr Metab* 31:88–97

Eingegangen 20. Juni 1992

akzeptiert 8. August 1992

Für die Verfasser:

Prof. Dr. M. Kirchgeßner, Institut für Ernährungsphysiologie, Technische Universität München, 8050 Freising-Weihenstephan