

## **Effekt von Palmitin-, Öl- und Linolsäure auf die Thermogenese im Modellversuch an Sauen**

M. Kirchgeßner und H.L. Müller

Institut für Ernährungsphysiologie, TU München-Weihenstephan, Freising

### **Effect of palmitic, oleic, and linoleic acid on thermogenesis in sows**

**Zusammenfassung:** An 9 Sauen wurde mit Hilfe der kalorimetrischen Bilanztechnik die Wirkung von drei Fettsäurepräparaten mit dem Hauptbestandteil Palmitin-, Öl- bzw. Linolsäure auf die Thermogenese geprüft. Die Verabreichung der Fettsäuren erfolgte nach dem Schema eines lateinischen Quadrates, wobei jeweils 30 % der Energie einer den energetischen Erhaltungsbedarf deckenden Grundration durch das jeweilige Fettsäurenpräparat ersetzt wurden. Vor und nach den Behandlungsperioden wurde der Energieumsatz der Tiere bei alleiniger Verfütterung der Grundration gemessen. In einem Ergänzungsversuch an 3 fistulierten Sauen wurde bei Infusion von Öl- und Linolsäure in das Caecum geprüft, ob nichtabsorbierte Fettsäuren die Dickdarmgärung und Ausnutzung der Grundration beeinflussen.

Die Verdaulichkeit der Palmitinsäure betrug 36 %, während die Öl- und Linolsäure zu rund 90 % absorbiert wurden. Der nichtabsorbierte Anteil hatte auf den Energieumsatz der Grundration keinen Interaktionseffekt. In der Thermogenese konnte zwischen den Fettsäuren kein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden. Die Wärmeproduktion der Sauen war im Mittel aller Behandlungen im Vergleich zu den beiden Grundrationsperioden um 1,2 % niedriger. Der Wert stimmte mit dem theoretisch kalkulierten Effekt aufgrund des ATP-Bildungsvermögens der Nährstoffe in Höhe von 1,0 % gut überein. Aus den Ergebnissen ergibt sich die Folgerung, daß langkettige Fettsäuren im Rahmen der obligatorischen Wärmebildung umgesetzt werden und keine regulatorische Thermogenese stimulieren.

**Summary:** An animal model experiment was conducted with nine adult sows to study the effects of long-chain fatty acids on thermogenesis when different fatty acids were replaced for 30 % of the energy of a basal diet based on cereals and soybean meal. The acids were fed as commercial products containing as main constituent either palmitic acid, oleic acid, or linoleic acid, according to a latin square design in experimental periods 2 to 4. In periods 1 and 5 the sows were submitted to basal diet alone.

Digestibility of palmitic acid was only 36 %, whereas the unsaturated fatty acids were highly absorbed (90 %). Interaction effects of the undigested proportion of the long-chain fatty acids with the basal diet in hindgut fermentation could be ruled out since a supplementary experiment on three sows showed no influence of infusion of oleic or linoleic acid into the caecum on the energy utilization of the basal diet. There was no significant differences in thermogenesis among the fatty acids. Heat production in the treatment periods averaged -1.2 % as compared to the basal diet periods. This result was in accordance with the value -1.0 % calculated theoretically for the reduction in heat production in the treatment periods. Thus, the data did not indicate any stimulating effect of long-chain fatty acids on heat production, and utilization of energy of fatty acids occurred within the obligatory thermogenesis.

**Schlüsselwörter:** langkettige Fettsäuren – Sauen – Energiebilanz – Thermogenese – Dickdarmgärung – Gaswechsel

**Key words:** Long-chain fatty acids – sows – hindgut fermentation – energy balance – thermogenesis – gaseous exchange

### Einleitung:

Die Nahrungsaufnahme durch Mensch und Tier ist zwangsläufig mit der Bildung von Wärme als Folge des Energieverbrauchs für Ingestion, Absorption, Transport und intermediärer Umsetzung der Nährstoffe verbunden. Darüber hinaus steht jedoch auch zur Diskussion, ob durch Nahrung spezifische Effekte auf die Thermogenese ausgelöst werden können, die sich in bloßer Umsetzung von Nahrungsenergie in Wärme ohne jegliche biologische Leistung manifestieren. Einige Beobachtungen in der Humanernährung lassen eine solche diätinduzierte fakultative Thermogenese mit fettreichen, kohlenhydratarmen Diäten vermuten (7, 6). Kalorimetrische Messungen bei vollständiger Erfassung aller Komponenten der Energiebilanz ergaben jedoch keine Hinweise auf eine nicht-obligatorische Wärmebildung durch hohe Fettzufuhr (10, 26). Andererseits wurde in Studien an der perfundierten Rattenleber eine Stimulierung des Sauerstoffverbrauchs durch Oktanoat und Oleat beobachtet, die sich als ATP-entkoppelter Effekt deuten ließ (24). Demnach wären möglicherweise thermogene Wirkungen eher im Zusammenhang mit bestimmten Fettsäuren als mit der Fettzufuhr als solcher zu sehen. Im vorliegenden Versuch sollte deshalb überprüft werden, ob durch die Zufuhr bestimmter, insbesondere ungesättigter Fettsäuren ein spezifischer thermogener Effekt auszulösen ist.

### Material und Methoden

Zwei Versuche wurden mit insgesamt 12 nichtgraviden Sauen durchgeführt. In Versuch I dienten 9 Tiere ( $164 \pm 19$  kg Lebendmasse) zur Messung des energetischen Effektes von drei verschiedenen, oral verabreichten Fettsäurepräparaten mit dem Hauptbestandteil Palmitinsäure (P), Ölsäure (Ö) bzw. Linolsäure (L) (Fa. Unichema, Emmerich). In Versuch II wurde überprüft, ob bei Zufuhr dieser langkettigen Fettsäuren eine Beeinflussung der Dickdarmgärung mit Konsequenzen für den Energiestoffwechsel durch den nicht absorbierten Anteil stattfindet. Hierzu wurden die Fettsäuren bei 3 Sauen ( $219 \pm 7$  kg) über caecale Dauerkanülen in den Dickdarm infundiert. Alle Tiere waren vor Versuchsbeginn über mehrere Wochen auf Erhaltungsniveau ernährt worden.

#### Versuch I

Die verwendete Grundration bestand aus 67 % Wintergerste, 8 % Sojaextraktionschrot, 12 % Haferschälkleie, 10 % Weizenquellstärke und 3 % Mineralstoff-Vitaminmischung. Die Nährstoffzusammensetzung der Grundration ist in Tabelle 1 aufgezeigt. Tabelle 2 zeigt die Analysenwerte der Fettsäurepräparate. Zum Schutz vor oxidativem Abbau wurde als Antioxidans 1 g Butyl-hydroxy-Toluol/kg Fettsäuren zugemischt. Für jedes Tier waren 5 Stoffwechselperioden mit vollständiger Bilanzmessung (Sammeltechnik und Respirationskalorimetrie) vorgesehen. In der ersten und der letzten Periode erhielten alle Sauen nur die Grundration (G1 und G2). In Periode 2 bis 4 wurden die drei Fettsäurefraktionen (P, Ö, L) nach dem Schema eines lateinischen Quadrates ver-

Tab. 1. Rohnährstoffzusammensetzung der Grundration

Trockenmasse, %	89,0
in der Trockenmasse:	
Stickstoff, %	2,3
Bruttoenergie, kJ/g	18,0
Rohfett, %	1,5
Rohfaser, %	6,6
Asche, %	5,3

abreicht, wobei auf der Basis Bruttoenergie eine Relation von 70 % Grundration zu 30 % Fettsäuren eingehalten wurde. Beide Komponenten wurden zusammen in einer Mischung gefüttert. Die Periodenlänge betrug jeweils 16 Tage, aufgegliedert in 7 Tage Vorperiode, 7 Tage Sammlung von Kot und Harn und 48 h Gaswechsellmessung in der Respirationsskammer. Die Höhe der Energiezufuhr war auf den energetischen Erhaltungsbedarf ausgerichtet, der mit 420 kJ ME/kg  $W^{0,75}$  ( $W$  = Körpermasse) zugrundegelegt wurde. Die erforderliche Menge an Grundration von 36,5 g Frischmasse/kg  $W^{0,75}$  wurde nach Resultaten vergleichbarer früherer Versuche errechnet. In den Behandlungsperioden betrug die Aufnahme an Grundration 25,6 g/kg  $W^{0,75}$  und von Fettsäuren je nach Fraktion 4,60–4,65 g/kg  $W^{0,75}$ , entsprechend 181 kJ/kg  $W^{0,75}$ . Die auf 70 % reduzierte Menge an Grundration war hinsichtlich Protein (3,3 g Rohprotein/kg  $W^{0,75}$ ) sowie Mineral- und Wirkstoffen bedarfsdeckend.

Tab. 2. Zusammensetzung der verabreichten Fettsäurenpräparate

Fettsäure	„Palmitinsäure“	„Ölsäure“	„Linolsäure“
C8		0,1	
C10		0,1	
C12		0,3	0,1
C14	1,5	2,1	0,3
C14:1		0,5	
C15		0,3	
C16	93,9	4,7	3,4
C16:1		4,5	0,2
C17		0,6	
C18	4,2	1,4	1,2
C18:1		68,9	26,3
C18:2		13,2	66,1
C18:3		1,5	0,8
C20		0,3	0,4
C20:1			0,3
C22			0,1
C22:1			0,5
Sonstige	0,4	1,5	0,3

## Versuch II

Im Versuch mit den fistulierten Sauen wurden 4 Stoffwechselperioden erfaßt. In der ersten und vierten Periode erhielten die Tiere 36,5 g Grundration/kg  $W^{0,75}$ . In Periode 2 und 3 wurde im Change-over-Schema zusätzlich zur unveränderten Menge an Grundration 1 g Fettsäuren/kg  $W^{0,75}$  in Form des Öl- bzw. Linolsäurepräparates intracaecal infundiert. Das Palmitinsäurepräparat konnte aufgrund des hohen Schmelzpunktes aus technischen Gründen nicht infundiert werden. Die Infusion fand täglich in 4 Intervallen zu je 45 Minuten zwischen der Morgen- und Abendfütterung statt. Die Höhe der Infusion war an einer geschätzten Verdaulichkeit der Fettsäuren des ersten Versuchs von etwa 80 % orientiert. Die Periodenlänge und deren Aufgliederung entsprachen der von Versuch I.

Außerhalb der Respirationsskammer wurden die Tiere in den Sauenboxen eines Stoffwechselstalls gehalten. Die Lufttemperatur war auf 20 °C reguliert. Während der Sammlerperiode 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. Die Analyse des Rohfettes erfolgte durch Petroletherextraktion nach Hydrolyse mit 3 M HCl.

Zur Berechnung der partiellen Verdaulichkeit und Umsetzbarkeit der Fettsäuren wurden die bei Verfütterung der Grundration gemessenen Relativwerte auf die nach Substitution verbleibende Grundration in den Behandlungsperioden übertragen. Hierbei wurden beide Grundperioden jeweils zu einem Mittelwert zusammengefaßt.

Die Wärmeproduktion (H) der Tiere wurde sowohl nach der Kohlenstoff-Stickstoff-Bilanzmethode als auch nach der RQ-Methode ermittelt (2). Die Differenzbildung in der Wärmeproduktion zwischen Grundration und Behandlungsration erfolgte außer mit den gemessenen Werten auch mit der auf das energetische Bilanzgleichgewicht (Energieretention = 0) gemäß  $H_0 = H + RE(k-1)/k = ME - RE/k$  korrigierten Wärmebildung. Als Energieretention (RE) wurde dabei der Mittelwert aus der CN- und RQ-Bilanzbestimmung eingesetzt. Für die Differenzwirkung der Fettsäuren zur Grundration ergibt sich somit die Formel  $\triangle H_0 = \triangle ME - (\bar{RE}_B/k_1 - \bar{RE}_G/k_2)$  mit B = Behandlungsration und G = Grundration. Die verwendeten k-Faktoren sind in der entsprechenden Ergebnistabelle aufgeführt.

Die statistische Auswertung der Versuchsdaten von Versuch I erfolgte mit Hilfe der Varianzanalyse unter Berücksichtigung der Variationsfaktoren Tier und Behandlung. Der Variationsfaktor Periode erwies sich bei einer gesonderten Analyse der Daten der zweiten bis vierten Periode (lateinisches Quadrat) als nichtsignifikant ( $p > 0,25$ ). Unterschiede zwischen einzelnen Mittelwerten wurden mit Hilfe des Newman-Keuls-Tests auf Signifikanz geprüft (5 %-Niveau). In Versuch II wurde aufgrund des geringen Versuchsumfanges auf Mittelwertvergleiche verzichtet und in der Ergebnistabelle nur das Signifikanzniveau des F-Tests auf den Haupteffekt der Behandlung dokumentiert.

## V Versuchsergebnisse

### Versuch I

Die Lebendmasse der Tiere, die zu Versuchsbeginn sowie am Ende jeder Versuchsperiode erfaßt wurde, zeigte keine Veränderung im Zeitverlauf. Die Mittelwerte der einzelnen Perioden lagen in einem sehr engen Bereich von 163,8 bis 164,8 kg. Die Reststreuung nach Auftrennung in die Variationsfaktoren Tier und Periode betrug nur 1,8 kg (1,1 %). Insofern war auch eine Beeinflussung der energetischen Bilanzwerte über Veränderungen im Erhaltungsbedarf durch die Lebendmasse der Tiere im Versuchsablauf nicht gegeben.

In Tabelle 3 sind die Daten des Gaswechsels, der Kohlenstoffbilanz und des Energieumsatzes bei Verabreichung der jeweiligen Gesamtration aufgeführt. Die alleinige Verfütterung der Grundration führte bei allen aufgelisteten Kriterien zu praktisch identischen Werten in den Perioden 1 und 5. In den Fettsäurerationen waren mit Palmitinsäure stark erhöhte fäkale Verluste an Kohlenstoff und Energie, mit Öl- und Linolsäure dagegen etwas verringerte Verluste im Vergleich zur Grundperiode zu verzeichnen. Die Ausscheidung von Kohlenstoff und Energie im Harn sowie die Bildung von Methan wurden nur durch Palmitinsäure beeinflusst. Die C- und Energieretention war bei Verabreichung der Grundration praktisch gleich Null, bei Palmitinsäure signifikant negativ und bei den ungesättigten Fettsäuren leicht positiv. Diese Differenzen in der Retention

Tab. 3. Gaswechsel, Kohlenstoffbilanz und Energieumsatz bei oraler Verabreichung der Grunddiäten (G1, G2) und der Diäten mit Fettsäuren

	G1	P	Ö	L	G2	s $\bar{y}$
<i>Gaswechsel, l/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</i>						
Kohlendioxid	20,8 <sup>b</sup>	19,2 <sup>a</sup>	18,6 <sup>a</sup>	19,0 <sup>a</sup>	20,5 <sup>b</sup>	0,2
Sauerstoff	21,0	21,3	20,9	21,1	20,7	0,3
<i>Kohlenstoffbilanz, g/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</i>						
Futter	14,54	13,72	13,63	13,66	14,54	–
Kot	2,98 <sup>b</sup>	4,37 <sup>c</sup>	2,38 <sup>a</sup>	2,59 <sup>a</sup>	3,01 <sup>b</sup>	0,08
Harn	0,44 <sup>b</sup>	0,37 <sup>a</sup>	0,41 <sup>b</sup>	0,44 <sup>b</sup>	0,49 <sup>c</sup>	0,01
CH <sub>4</sub>	0,074 <sup>b</sup>	0,050 <sup>a</sup>	0,067 <sup>b</sup>	0,065 <sup>b</sup>	0,076 <sup>b</sup>	0,003
CO <sub>2</sub>	11,15 <sup>b</sup>	10,31 <sup>a</sup>	9,95 <sup>a</sup>	10,19 <sup>a</sup>	11,01 <sup>b</sup>	0,11
Retention	-0,12 <sup>b</sup>	-1,39 <sup>a</sup>	0,83 <sup>d</sup>	0,38 <sup>c</sup>	-0,04 <sup>b</sup>	0,15
<i>Energieumsatz, kJ/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</i>						
Aufnahme (GE)	584,0	591,0	592,7	589,4	584,0	–
Kotenergie	123,7 <sup>b</sup>	203,9 <sup>c</sup>	103,1 <sup>a</sup>	111,8 <sup>a</sup>	127,1 <sup>b</sup>	3,6
DE <sup>1)</sup>	460,3 <sup>b</sup>	387,1 <sup>a</sup>	489,6 <sup>d</sup>	477,6 <sup>c</sup>	456,9 <sup>b</sup>	3,6
Harnenergie	17,8 <sup>ab</sup>	16,6 <sup>a</sup>	17,2 <sup>a</sup>	18,7 <sup>bc</sup>	19,7 <sup>c</sup>	0,4
CH <sub>4</sub>	5,5 <sup>b</sup>	3,7 <sup>a</sup>	4,9 <sup>b</sup>	4,8 <sup>b</sup>	5,6 <sup>b</sup>	0,3
ME <sup>1)</sup>	436,9 <sup>b</sup>	366,7 <sup>a</sup>	467,5 <sup>d</sup>	454,1 <sup>c</sup>	431,5 <sup>b</sup>	3,6
RE <sup>1)</sup>	-8,8 <sup>b</sup>	-72,6 <sup>a</sup>	41,0 <sup>d</sup>	18,0 <sup>c</sup>	-4,7 <sup>b</sup>	7,5
H(CN) <sup>2)</sup>	445,8	439,4	426,5	436,1	436,2	5,6
H(RQ) <sup>2)</sup>	440,6	438,2	429,3	435,1	434,2	5,9

<sup>1)</sup> DE = verdauliche Energie, ME = umsetzbare Energie,

RE = Energieretention (CN-Methode)

<sup>2)</sup> H = Wärmeproduktion nach der CN- bzw. RQ-Methode

spiegelten weitgehend die Unterschiede in der ME-Aufnahme wider. Die Produktion von CO<sub>2</sub> lag bei Zugabe der Fettsäuren um 8 % niedriger als bei den Grundrationen. Beim Sauerstoffverbrauch und der Wärmeproduktion der Tiere traten zwischen den verschiedenen Rationen keine signifikanten Unterschiede auf. Beide kalorimetrische Verfahren (CN- und RQ-Methode) führten dabei zu gleichen Resultaten der Wärmebildung; der methodisch bedingte Unterschied betrug im Mittel nur 0,3 % (436,8 vs. 435,5 kJ).

Tabelle 4 gibt die N-Ausscheidung wieder. Die geringere alimentäre Zufuhr an Stickstoff bei Austausch der Grundration gegen Fettsäuren wurde durch verminderte fäkale und vor allem renale N-Verluste kompensiert. Die N-Konzentration im Harn fiel dadurch bei den Rationen mit Fettsäureinzulage um 29 % ab. Damit verbunden sanken auch die Konzentrationen an Kohlenstoff (-18 %) und an Energie (-13 %) im Harn.

Tab. 4. N-Bilanz, g/kg W<sup>0,75</sup>

	G1	P	Ö	L	G2	s $\bar{y}$
N-Aufnahme	0,74	0,53	0,53	0,53	0,74	–
Kot-N	0,15 <sup>c</sup>	0,11 <sup>b</sup>	0,09 <sup>a</sup>	0,09 <sup>a</sup>	0,12 <sup>b</sup>	0,01
Harn-N	0,45 <sup>b</sup>	0,37 <sup>a</sup>	0,35 <sup>a</sup>	0,36 <sup>a</sup>	0,50 <sup>b</sup>	0,02
N-Retention	0,14 <sup>b</sup>	0,04 <sup>a</sup>	0,09 <sup>ab</sup>	0,07 <sup>ab</sup>	0,12 <sup>b</sup>	0,02

In Tabelle 5 ist die partielle Verdaulichkeit und Umsetzbarkeit der Fettsäuren sowie die Differenz der Wärmeproduktion zwischen Grundperiode und Behandlungsperioden aufgezeigt. Während das Öl- und Linolsäurepräparat nahezu vollständig verdaut wurden, betrug die Verdaulichkeit der Palmitinsäure nur 36 %. Die drei untersuchten Kriterien der Verdaulichkeit ergaben dabei übereinstimmende Verdauungsquotienten. Die fäkalen Verluste bestimmten auch weitgehend die Umsetzbarkeit der Energie (ME/GE)

Tab. 5. Verdaulichkeit, Umsetzbarkeit und Energiebilanz der Fettsäuren, berechnet aus der Differenzwirkung zur Grundration

	P	Ö	L	s $\bar{y}$
<i>Verdaulichkeit, %</i>				
Petroletherextrakt	36,0 <sup>a</sup>	91,6 <sup>b</sup>	88,5 <sup>b</sup>	1,8
Energie	36,0 <sup>a</sup>	91,9 <sup>b</sup>	86,7 <sup>b</sup>	2,3
Kohlenstoff	35,0 <sup>a</sup>	91,6 <sup>b</sup>	85,8 <sup>b</sup>	2,5
<i>Umsetzbarkeit der Energie</i>				
GE, kJ/kg W <sup>0,75</sup>	181	181	181	—
DE, kJ/kg W <sup>0,75</sup>	65 <sup>a</sup>	166 <sup>b</sup>	157 <sup>b</sup>	4,1
ME, kJ/kg W <sup>0,75</sup>	62 <sup>a</sup>	161 <sup>b</sup>	150 <sup>b</sup>	4,0
ME/GE, %	34,2 <sup>a</sup>	89,2 <sup>b</sup>	83,1 <sup>b</sup>	2,2
ME/DE, %	94,7 <sup>a</sup>	97,0 <sup>b</sup>	95,9 <sup>ab</sup>	0,6
<i>Wärmeproduktion<sup>1)</sup>, kJ/kg W<sup>0,75</sup></i>				
H	-0,4	-11,3	-3,6	5,0
H <sub>O</sub> (1)	-0,4	-13,4	-4,9	5,0
H <sub>O</sub> (2)	-0,5	-13,6	-5,1	5,0

<sup>1)</sup> Wärmeproduktion  $\Delta H = \Delta ME - \Delta RE$

RE = Mittelwert aus CN- und RQ-Bilanzmethode

H<sub>O</sub> = Wärmeproduktion korrigiert auf RE = 0

(1) Wirkungsgrad der Fettsäuren  $k_1 = 1$  wenn RE  $\leq 0$ ,  $k_1 = 0,95$  wenn RE  $> 0$

(2) wie (1) und zusätzlich Wirkungsgrad der Grundration  $k_2 = 0,85$  wenn RE  $\leq 0$ ,  $k_2 = 0,75$  wenn RE  $> 0$

der Fettsäuren, da die Differenz zwischen verdaulicher und umsetzbarer Energie im Mittel nur 5 kJ/kg W<sup>0,75</sup> bzw. 4 % betrug. Die gemessene Wärmeproduktion war bei Palmitin- und Linolsäure im Vergleich zur Grundration unverändert (-0,1 bzw. -0,8 %) und bei Ölsäure mit -2,6 % höchstens tendenziell ( $p < 0,15$ ) verringert. Um beim Vergleich der Behandlungen die Unterschiede in der Retention (vgl. Tab. 3) auszuschalten, wurde die Wärmebildung der Tiere mit Hilfe bekannter energetischer Wirkungsgrade zusätzlich auf eine Energieretention von Null standardisiert. Diese Berechnung erbrachte für die Wärmeproduktion jedoch nur eine minimale Verschiebung gegenüber den Originaldaten.

## Versuch II

Die Ergebnisse bei intracaecaler Infusion von Öl- und Linolsäure sind in Tabelle 6 zusammengestellt. Die infundierte Menge an Fettsäuren entsprach 39 kJ/kg W<sup>0,75</sup>. Nach den Kriterien Trockenmasse-, Kohlenstoff- und Energieausscheidung im Kot beurteilt,

wurde das Infusat weitgehend mit dem Kot ausgeschieden. Die entsprechenden Ausscheidungsraten betrugen 90, 79 bzw. 97 %. Die Konzentrationen an Kohlenstoff und Energie im Kot waren signifikant erhöht. Auf den Gaswechsel und den Energieumsatz der Tiere konnte keinerlei Effekt der Fettsäureninfusion beobachtet werden. Ein tendenzieller Einfluß der Fettsäuren war lediglich in Richtung einer verminderten Produktion von Methan festzustellen.

Tab. 6. Verdauung, Gaswechsel und Energieumsatz bei oraler Verabreichung der Grunddiät plus intra-caecaler Infusion der Fettsäuren in Versuch II (Mengenangaben auf kg W<sup>0,75</sup> und Tag bezogen)

	G	Ö	L	s $\bar{y}$	Signif. von F
<i>Verdauung</i>					
TM-Aufnahme, g	32,50	33,50	33,50	—	—
Kot-TM, g	6,62	7,37	7,67	0,49	0,37
GE-Aufnahme, kJ	585	624	624	—	—
Kotenergie, kJ/gTM	18,0	20,8	20,9	0,1	0,01
fäkale Energieausscheidung, kJ	119	153	161	12	0,05
C-Aufnahme, g	14,6	15,3	15,3	—	—
Kot-C, % in d.TM	43,4	46,2	46,2	0,3	0,01
fäkale C-Ausscheidung, g	2,9	3,4	3,5	0,2	0,18
<i>Gaswechsel, l</i>					
O <sub>2</sub>	19,7	19,7	19,8	0,3	0,67
CO <sub>2</sub>	20,2	20,0	20,3	0,3	0,42
<i>Energieumsatz, kJ</i>					
DE	466	471	463	12	0,92
Harnenergie	22,8	20,6	22,3	0,9	0,23
CH <sub>4</sub>	6,5	4,9	4,7	0,4	0,12
ME	437	446	436	11	0,83
Wärme (CN)	424	416	418	9	0,49
Wärme (RQ)	416	416	419	7	0,65

## Diskussion

Bei Versuchen mit Nährstoffsubstitution besteht grundsätzlich die Problematik, ob die Wirkung der Kontrollration in allen Versuchsperioden als konstant angesehen werden kann oder ob mit dem Substitut Interaktionen stattfinden. Trifft letzteres zu, werden Berechnung und Interpretation partieller Wirkungen schwierig, da die Resultate letztendlich zwei Faktoren zuzuschreiben sind. Im vorliegenden Fall war durch den Austausch von Kontrollfutter gegen Fettsäuren am ehesten eine Beeinflussung der Dickdarmfermentation zu erwarten. Die in Versuch II durchgeführte intracaecale Infusion von Fettsäuren rief jedoch keine Veränderung in der Wirkung der Kontrollration auf den Energieumsatz der Tiere hervor. Man darf deshalb davon ausgehen, daß die Kontrollration in allen Versuchsperioden energetisch gleich verwertet wurde und die gemessenen Effekte den eingesetzten Fettsäuren allein zugeschrieben werden können.

Die Verdaulichkeit der beiden ungesättigten Fettsäuren Öl- und Linolsäure war mit etwa 90 % sehr hoch, während Palmitinsäure nur zu einem Drittel absorbiert wurde. Dieses Verhalten entspricht der seit langem bekannten Regel, daß die Absorption von Fettsäuren bei hoher Zufuhr von der Kettenlänge und dem Grad der Sättigung abhängt. Bei niedriger Zufuhr dagegen wird Palmitinsäure ebenso gut wie Ölsäure absorbiert (1, 12). Im Harn fielen durch Austausch von Kontrollration gegen die Fettsäuren zusammen mit dem Stickstoff (Harnstoff) auch die Konzentrationen an Kohlenstoff und Energie ab, woraus geschlossen werden kann, daß in den Behandlungsperioden keine verstärkte Ausscheidung von Ketonkörpern stattgefunden hatte. Auf eine direkte Messung dieser Substanzen war verzichtet worden, da bereits in früheren Versuchen durch Fettzusatz die Ausscheidung an Ketonkörpern nicht beeinflußt werden konnte (9, 10).

Die unterschiedliche Absorbierbarkeit der eingesetzten Fettsäuren spiegelte sich mit entsprechenden Differenzen in der umsetzbaren Energie und der Energieretention wider. Die Wärmebildung der Tiere wurde durch die verabreichten Fettsäuren nicht erhöht. Im Mittel der Behandlungen trat sogar eher eine geringfügige Senkung ein, die aber statistisch nicht abzusichern war. Dabei spielt es keine Rolle, ob die aktuell gemessene Wärmeproduktion oder die auf Energiegleichgewicht korrigierte Wärmeproduktion betrachtet wird. Inwieweit das vorliegende Ergebnis den Vorstellungen über die obligatorische Thermogenese entspricht, läßt sich durch den Vergleich der Meßwerte mit der theoretisch ermittelten Veränderung der Wärmeproduktion nach Austausch von Kontrolldiät durch Fettsäuren beurteilen. Im Erhaltungsstoffwechsel liefert die ATP-Bilanzierung für Kohlenhydrate und Fette praktisch dieselbe energetische Effizienz, für die ATP-Bildung aus Proteinoxidation dagegen um 10–20 % niedrigere Werte (4, 16). Daraus errechnet sich beim Gehalt von 19 % Proteinenergie und einer 30 %igen Substitution durch Fettsäuren eine Reduktion der Wärmeproduktion um 1,0 % in der Grundration. Der über alle Behandlungen gemittelte Wert von -1,2 % stimmt damit gut überein. Der vorliegende Versuch zeigt also im Bereich des Erhaltungsumsatzes keine stimulierende Wirkung von langkettigen Fettsäuren auf die Thermogenese. In früheren Versuchen an Sauen und Menschen war unter Anwendung derselben Bilanzmethodik bereits gezeigt worden, daß eine fettreiche Diät in Form pflanzlicher oder tierischer Fette im Vergleich zu einer kohlenhydratreichen Diät zu keinen Differenzen in der Wärmeproduktion bzw. im Erhaltungsumsatz führt (10, 26). In einer neueren Arbeit, bei der allerdings nur eine 5stündige Messung des Energieumsatzes nach der Nahrungsaufnahme durchgeführt wurde, konnte an Frauen ebenfalls kein Unterschied in der thermischen Wirkung zwischen fettreicher und kohlenhydratreicher Kost gefunden werden (8). Dies galt sowohl für Diäten mit 2 500 kJ als auch mit 5 000 kJ, wobei jedoch infolge der kurzen Meßzeit der Effekt der Nahrung auf die Wärmebildung bei der hohen Energiezufuhr möglicherweise nicht voll erfaßt wurde. Auch in anderen Versuchen war bei Fettaufnahme im Überernährungsbereich (50 % über Erhaltung) keine überhöhte Wärmebildung festzustellen (19, 27). Im Gegensatz dazu wird in der Literatur auch über positive Effekte der Fettzufuhr auf die Thermogenese berichtet. In Versuchen von James und Trayhurn (6) sowie Dallosso und James (3) stieg die Wärmebildung beim Menschen durch überhöhte Fettzufuhr um 3–10 % über das obligatorische Ausmaß hinaus an. Der größte Anteil vom Nahrungsfett wurde allerdings im Körper gespeichert. Mehrere Autoren erhielten positive Befunde einer induzierten Thermogenese bei Labornagern (13, 15, 22, 23). Der Effekt wird dabei in engem Zusammenhang zum braunen Fettgewebe mit der Fähigkeit einer entkoppelten Thermogenese gesehen.

Der Sättigungsgrad der Fettsäuren sollte theoretisch gesehen nur minimale Auswirkungen auf die Wärmebildung der eingesetzten Fettsäuren haben. Der Enthalpieauf-



wand für die ATP-Bildung bei Oxidation von Palmitinsäure und der ungesättigten C<sub>18</sub>-Säuren unterscheidet sich nämlich um weniger als 1 % (Tab. 7). Die vorliegenden Meßwerte zeigen im Vergleich dazu eine etwas größere Variation zwischen den Fettsäuren. Eine systematische Differenzierung der Wirkung läßt sich daraus aber statistisch nicht nachweisen, lediglich Ölsäure scheint tendenziell zu einer etwas geringeren Wärmebildung bzw. etwas günstigeren Energieausnutzung geführt zu haben. Auf keinen Fall jedoch ergibt sich ein Hinweis darauf, daß insbesondere Linolsäure die Thermogenese wesentlich erhöht. Damit werden frühere Befunde von Kasper et al. (7) und Rabast et al. (20) nicht bestätigt, wonach dem Linolsäuregehalt der Diät eine wichtige Bedeutung hinsichtlich einer fettinduzierten Wärmebildung zukommen soll.

Tab. 7. Relative theoretische Effizienz langkettiger Fettsäuren

Fett-säure	Masse g/mol	Enthalpie kJ/mol	ATP-Bildung mol/mol	rel. Effizienz kJ/mol ATP
16:0	254,4	10 035 <sup>1)</sup>	129	77,8
18:0	284,5	11 346 <sup>1)</sup>	146	77,7
18:1	282,5	11 117 <sup>1)</sup>	144	77,2
18:2	280,5	11 001 <sup>2)</sup>	142	77,5

<sup>1)</sup> Weast et al. (25)

<sup>2)</sup> Livesey und Elia (14)

Die Ergebnisse des vorliegenden Versuches zeigen insgesamt, daß auch bei einseitiger starker Belastung mit bestimmten langkettigen Fettsäuren keine überhöhte Thermogenese eintritt und die energetische Verwertung dieser Substrate im Rahmen der obligatorischen Wärmebildung erklärt werden kann. Dies deckt sich mit neuen Ergebnissen zum Einfluß der Nahrungsmenge auf die Thermogenese (17). Es bleibt deshalb nach wie vor sehr fragwürdig, ob die in den vergangenen Jahren in die Diskussion gebrachten biochemischen Ansatzpunkte für eine regulatorische Thermogenese wie Ionentransport, Leerlaufzyklen, Turnoverprozesse und zentralnervale Einflüsse (5, 11, 18, 21) durch Nahrungseffekte spezifisch stimuliert werden und damit eine Regulation der Energiebilanz über eine variierende Energieabgabe vorhanden ist.

#### Literatur

1. Bonanome A, Grundy SM (1989) Intestinal absorption of stearic acid after consumption of high fat meals in humans. *J Nutr* 119:1556–1560
2. Brouwer E (1965) Proc. 3rd Symp. Energy Metabolism, EAAP-Publ, No. 11:441–443. Academic Press London
3. Dallosso HM, James WPT (1984) Whole-body calorimetry studies in adult men. *Brit J Nutr* 52:49–64
4. Flatt JP (1978) The biochemistry of energy expenditure. *Rec Adv Obesity Res* 2:211–228
5. Horwitz BA (1979) Cellular events underlying catecholamine-induced thermogenesis: cation transport in brown adipocytes. *Fed Proc* 38:2170–2176
6. James WPT, Trayhurn P (1981) Thermogenesis and obesity. *Br Med Bull* 37:43–48
7. Kasper H, Thiel H, Ehl M (1973) Response of body weight to a low carbohydrate, high fat diet in normal and obese subjects. *Am J Clin Nutr* 26:197–204
8. Kinabo JL, Durnin JVGA (1990) Thermic effect of food in man: effect of meal composition and energy content. *Brit J Nutr* 64:37–44

9. Kirchgeßner M, Müller HL (1980) Energiebilanzversuche mit einer kohlenhydratfreien Protein-Fett-Diät. *Nutr Metab* 24:1-12
10. Kirchgeßner M, Müller HL (1984) Thermogenese bei Verabreichung einer ketogenen Diät im Modellversuch an Sauen. *Internat J Vit Res* 54:99-106
11. Landsberg L, Young JB (1983) The role of the sympathetic nervous system and catecholamines in the regulation of energy metabolism. *Am J Clin Nutr* 38:1018-1024
12. Lang K (1970) *Biochemie der Ernährung*. D Steinkopff Verlag, Darmstadt
13. Laury MC, Goubern M, Razanoelina M, Portet R (1988) Thermogenesis and brown adipose tissue activity in high fat fed Osborne-Mendel rats. *Ann Nutr Metab* 32:324-331
14. Livesey G, Elia M (1988) Estimation of energy expenditure, net carbohydrate utilization, and net fat oxidation and synthesis by indirect calorimetry. *Am J Clin Nutr* 47:608-628
15. Mercer SW, Trayhurn P (1987) Effect of high fat diets on energy balance and thermogenesis in brown adipose tissue of lean and genetically obese ob/ob mice. *J Nutr* 117:2147-2153
16. Milligan LP (1971) Energetic efficiency and metabolic transformations. *Fed Proc* 30:1454-1458
17. Müller HL, Kirchgeßner M (1992) Energiebilanz bei wiederholter Unter- und Überernährung im Modellversuch an Sauen. *Z Ernährungswiss* 31:178-188
18. Newsholme EA (1980) A possible metabolic basis for the control of body weight. *New Engl J Med* 302:400-405
19. Norgan NG, Durnin JVGA (1980) The effect of 6 weeks of overfeeding on the body weight, body composition, and energy metabolism of young men. *Am J Clin Nutr* 33:978-988
20. Rabast U, Kasper H, Schönborn J (1978) Comparative studies in obese subjects fed carbohydrate-restricted and high carbohydrate 1,000-calorie formula diets. *Nutr Metab* 22:269-277
21. Reeds PJ, Fuller MF, Nicholson BA (1985) Metabolic basis of energy expenditure with particular reference to protein. In: Garrow JS, Halliday D, *Substrate and energy metabolism in man*, pp 46-57, Libbey, London
22. Richard D, Boily P, Dufresne MC, Lecompte M (1988) Energy balance and facultative diet-induced thermogenesis in mice fed a high-fat diet. *Can J Physiol Pharm* 66:1297-1302
23. Rothwell NJ, Stock MJ (1987) Effect of the level and type of fat intake on energy balance and thermogenesis in the rat. *Proc Nutr Soc* 46:91A
24. Scholz R, Schwabe U, Soboll S (1984) Influence of fatty acids on energy metabolism. *Eur J Biochem* 141:223-230
25. Weast RC (1971) *CRC Handbook of Chemistry and Physics*. The Chemical Rubber Co., Cranwood Parkway, Cleveland
26. Wolfram G, Kirchgeßner M, Müller HL, Hollomey S (1985) Energiebilanzversuche mit fettreicher Diät beim Menschen. *Ann Nutr Metab* 29:23-32
27. Zed C, James WPT (1981) Thermic response to fat feeding in lean and obese subjects. *Proc Nutr Soc* 41:32A

Eingegangen 19. August 1992

akzeptiert 30. November 1992

Für die Verfasser:

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