

H.L. Müller  
M. Kirchgeßner

## Thermogenese und Energieverwertung bei Verabreichung von Olivenöl und Fischöl im Modellversuch an Sauen

### Effect of olive oil and fish oil on thermogenesis and utilization of energy in a model study with sows

**Zusammenfassung** Mit Hilfe der kalorimetrischen Bilanztechnik wurde an 9 Sauen nach dem Schema eines lateinischen Quadrates die Wirkung von Olivenöl und Fischöl im Vergleich zu Weizenquellstärke auf die Thermogenese im Erhaltungsstoffwechsel gemessen. Die zu prüfenden Nährstoffe wurden einer Basisration (20 g TM/kg W<sup>0,75</sup>) zugelegt, die auf 60 % des energetischen Erhaltungsbedarfs an umsetzbarer Energie ausgerichtet war. Die isoenergetischen Zulagen betrugen jeweils 176 kJ Bruttoenergie/kg W<sup>0,75</sup>. Von allen Tieren wurde in jeder Stoffwechselperiode eine vollständige Energiebilanz erfaßt.

Die Versuchsbehandlung hatte keinen Einfluß auf die Verdaulichkeit der Rationen. Die mittleren

VQ-Werte der Gesamtration betragen 83,4 % für Energie und 83,3 % für Kohlenstoff. Die Energieverdaulichkeit der Zulagen betrug in allen Fällen um 100 %.

Fischöl erhöhte signifikant die Harnenergie und verminderte die CH<sub>4</sub>-Bildung im Vergleich zu den beiden anderen Rationen. Allerdings waren diese Veränderungen absolut gesehen nur minimal. Der Sauerstoffverbrauch betrug im Mittel 1002 l/d und zeigte keine Behandlungsdifferenzen. Die CO<sub>2</sub>-Abgabe war bei Verabreichung von Olivenöl um 10 % und bei Fischöl um 13 % signifikant niedriger. Die tägliche Wärmebildung betrug 20,95, 20,72 bzw. 20,04 MJ bei Fütterung der Rationen mit Stärke, Olivenöl bzw. Fischöl. Auf der Basis gleicher Energieretention verglichen, betrug der Unterschied in der Thermogenese zwischen Olivenöldiät und Stärkediät -0,4 MJ/d, der zwischen Fischöldiät und Stärkediät -1,2 MJ/d. Dies entsprach einer Relation von Stärke:Olivenöl:Fischöl = 1:0,95:0,86. Das Verhältnis zwischen Stärke:Olivenöl widerspiegelte genau die theoretische Erwartung aufgrund der ATP-Regenerierung durch Oxidation dieser beiden Nährstoffe. Fischöl (ca. 40 % mehrfach ungesättigte Fettsäuren) wies eine tendenziell niedrigere Thermogenese als theoretisch erwartet auf, was möglicherweise auf einer entsprechenden Absenkung des Erhal-

tungsumsatzes beruhte. Die Ergebnisse zeigen, daß die verwendeten Öle keine fakultative Thermogenese induzierten.

**Summary** An animal model experiment was conducted with nine adult sows to study the effect of olive oil and fish oil (40 % polyunsaturated fatty acids) on thermogenesis compared to wheat starch as control. The treatments were given to each animal according to a latin square design. The basal diet (20 g DM/kg W<sup>0,75</sup>) was mainly based on barley and soybean meal, and matched 60 % of the ME requirements with all the other nutrients meeting maintenance requirements. The isoenergetic supplements amounted to 176 kJ gross energy per kg W<sup>0,75</sup> and day. During each experimental period a complete energy balance was recorded for each animal using indirect calorimetry technique (RQ-method) as well as the carbon-nitrogen-balance technique.

The treatments did not influence the digestibility of the rations. Digestibility of energy and of carbon averaged 83.4 % and 83.3 %, respectively. All three supplements were nearly completely digested as calculated by the difference method. Fish oil increased urine energy and decreased CH<sub>4</sub> production, the shifts, however, were in absolute terms very small. The mean O<sub>2</sub> consumption was 1 002

Eingegangen: 23. November 1994  
Akzeptiert: 23. März 1995

H.L. Müller · Prof. Dr. M. Kirchgeßner (✉)  
Institut für Ernährungsphysiologie  
Technische Universität München  
85350 Freising-Weihenstephan

I/d showing no significant treatment effects. CO<sub>2</sub> production was lowered with olive oil by 10 %, and with fish oil by 13 % compared to the starch diet. The daily heat production was 20.95, 20.72, and 20.04 MJ when starch, olive oil or fish oil was given. Corrected for equal energy retention the difference of thermogenesis between olive oil and starch was -0.4 MJ/d, and between fish oil and starch -1.2 MJ/d. These differences

corresponded to a relation of starch:olive oil:fish oil = 1:0.95:0.86. The relation between starch and olive oil reflected exactly the theoretical expectation, calculated from the ATP regeneration by oxidation of both nutrients. When fish oil was added, the daily heat production was lower than theoretically calculated, which might be interpreted as an effect on the metabolic rate in general rather than especially on

the efficiency of ATP formation from fish oil oxidation. In any case, there was no hint of a facultative thermogenesis induced by the oils.

**Schlüsselwörter** Fischöl – Olivenöl – Sauen – Energiebilanz – Thermogenese – Gaswechsel

**Key words** Fish oil – olive oil – sows – energy balance – thermogenesis – gaseous exchange

## Einleitung

Diätinduzierte thermogene Effekte, durch die über den obligatorischen Anteil an Energieverbrauch für Ingestion, Absorption, Transport und intermediäre Umsetzung der Nährstoffe hinaus Nahrungsenergie ohne biologische Leistung in Wärme umgewandelt wird, sind aufgrund von Prozessen wie ATP-Entkopplung, Leerlaufzyklen oder Turnoverzyklen aus theoretischer Sicht möglich. Experimentell nachgewiesen wurden solche fakultativen Effekte bei kälteakklimatisierten Labornagern (18, 19). Auch einige ältere Beobachtungen in der Humanernährung unter Verwendung fettreicher Diäten sprechen für derartige Wirkungen (9, 8, 3). Für die Auslösung einer fakultativen Thermogenese sind somit neben der Nahrungsaufnahme als Ganzes somit auch Wirkungen spezifischer Nahrungsbestandteile zu diskutieren. Allerdings konnte bislang im exakten Bilanzversuch durch Nahrungsfette keine überhöhte Thermogenese provoziert werden, wenn bei insgesamt bedarfsdeckender Energiezufuhr gemischte Fette sowie einfach oder zweifach ungesättigte Fettsäuren verabreicht wurden (10, 24, 11). Es ist jedoch unklar, wieweit diese Befunde auf das gesamte Spektrum der Nahrungsfettsäuren verallgemeinert werden dürfen. Im vorliegenden Versuch sollte deshalb überprüft werden, ob durch die Zufuhr poly-ungesättigter Fettsäuren ein spezifischer thermogener Effekt auszulösen ist.

## Material und Methoden

Der Versuch wurde mit 9 nichtgraviden Sauen durchgeführt. Das Anfangsgewicht der Tiere betrug 182 ± 5 kg Lebendmasse. Die Versuchsrationen setzten sich jeweils aus einer Grunddiät und der zu prüfenden Zulage zusammen. In der Kontrollration bestand die Zulage aus Weizenquellstärke, wobei eine Relation von 2/3 Grunddiät zu 1/3 Stärke auf der Basis Bruttoenergie eingehalten wurde. Die verabreichte Gesamtration war auf den energetischen

Erhaltungsbedarf ausgerichtet. Für die Berechnung der erforderlichen Rationsmenge wurde aufgrund früherer Versuche unter vergleichbaren Bedingungen eine Umsetzbarkeit der Energie der Grunddiät von 74 % und der Stärke von 95 % zugrundegelegt. Der energetische Erhaltungsbedarf wurde mit 0,43 MJ ME/kg W<sup>0,75</sup> (ME = umsetzbare Energie, W = Körpermasse) eingesetzt (17, 11). In den Testrationen wurde Weizenquellstärke (17,6 kJ/g TM) isoenergetisch durch Olivenöl (39,4 kJ/g) bzw. Fischöl (39,0 kJ/g) ersetzt (Olivenöl extra vierge, Marneöl Omega-3, Fa. Henry Lamotte, Bremen). Die verabreichte Futtermenge (pro kg W<sup>0,75</sup> Anfangsgewicht) ergab sich damit gerundet zu 20 g Trockenmasse (TM) an Grundration (18,2 kJ/g TM) plus 10 g Stärke-TM bzw. plus 4,47 g Olivenöl bzw. plus 4,51 g Fischöl. Ausgedrückt in Bruttoenergie betrug die Grunddiät 364 kJ/g W<sup>0,75</sup> und die Zulagen in allen drei Varianten 176 kJ/kg W<sup>0,75</sup>. Auf der Basis der umsetzbaren Energie errechnete sich die Relation von Grunddiät zu den Zulagen auf 60:40.

Die Grunddiät setzte sich aus 63 % Wintergerste, 20 % Sojaextraktionsschrot, 12 % Haferschälkleie, 1 % Sojaöl und 4 % Mineralstoff-Vitaminmischung zusammen. Die Nährstoffanteile sind in Tabelle 1 aufgezeigt. Die Abstimmung der Nährstoffe war derart, daß bei der vorgesehenen Menge an Grunddiät mit Ausnahme der Energie alle sonstigen Nähr- und Wirkstoffe bedarfsdeckend enthalten waren. Durch die Zumischung von 1 % Sojaöl sollte sichergestellt werden, daß auch in der Kontrollration die Versorgung der Sauen mit essentiellen Fettsäuren gewährleistet war. Außerdem wurde allen Rationen als Oxidationsschutz 1 g Butyl-hydroxy-toluol pro kg Fettsäuren zugemischt. Die Fettsäurenzusammensetzung der verwendeten Öle zeigt Tabelle 2.

Die Versuchsrationen wurden den einzelnen Sauen nach einem lateinischen Quadrat zugewieitet. Die vorgesehene Rationsmenge wurde anhand des unmittelbar vor Versuchsbeginn an drei aufeinanderfolgenden Tagen ermittelten Anfangsgewichtes für jedes einzelne Tier einge-

**Tabelle 1** Nährstoffzusammensetzung der Grundration

Trockenmasse, %	89,0
in der Trockenmasse:	
Stickstoff, %	2,9
Bruttoenergie, kJ/g	18,2
Rohfett, %	3,2
Rohfaser, %	8,1
Asche, %	4,2

**Tabelle 2** Zusammensetzung von Olivenöl und Fischöl, %

Fettsäure	Olivenöl	Fischöl
C14:0		6,9
C16:0	9,5	15,1
C16:1	0,5	9,4
C16:4		2,5
C18:0	2,7	2,7
C18:1	76,6	11,1
C18:2	8,8	1,0
C18:3	0,6	0,7
C18:4		2,7
C20:0	0,3	
C20:1	0,3	1,3
C20:4		1,8
C20:5		18,8
C21:5		0,8
C22:1		0,6
C22:5		2,2
C22:6		12,4

nach Analysenzertifikat des Herstellers

stellte und über den gesamten Versuch unverändert beibehalten. Grunddiät und Zulage wurden in täglich zwei Mahlzeiten vorgelegt und stets vollständig aufgenommen. Jedes Tier erhielt pro Mahlzeit 5 l Trinkwasser.

Von jedem einzelnen Tier wurde in jeder Stoffwechselperiode eine vollständige Bilanzmessung (Sammeltechnik und Respirationskalorimetrie) durchgeführt. Die Länge der Perioden betrug jeweils 16 Tage, aufgegliedert in 8 Tage Vorperiode, 6 Tage Sammlung von Kot und Harn und 48 h Gaswechselmessung in der Respirationskammer. Außerhalb der Respirationsmessung wurden die Tiere in den Sauenboxen eines Stoffwechselstalls gehalten. Die Lufttemperatur war im ganzen Versuch auf 20 – 21 °C reguliert. Während der Sammelperiode waren die Tiere mit einem Harnkatheter versehen.

Die zur Erstellung 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 Wärmeproduktion (H) der Tiere wurde sowohl nach der Kohlenstoff-Stickstoff-Bilanzmethode als auch nach der RQ-Methode ermittelt (2).

Die statistische Auswertung der Versuchsdaten erfolgte mit Hilfe der Varianzanalyse unter Berücksichtigung der Variationsfaktoren Tier und Behandlung. In den Ergebnistabellen sind neben den Behandlungsmitteln und dem Standardfehler der Mittelwerte (SE) auch die exakten Wahrscheinlichkeiten (alpha-Levels, P > F) des F-Tests über den Behandlungseffekt angegeben. Unterschiede zwischen einzelnen Mittelwerten wurden bei signifikantem F-Test (5 %-Level) mit Hilfe des LSD-Verfahrens geprüft und durch Hochbuchstaben entsprechend gekennzeichnet.

## Versuchsergebnisse

Die mittlere Lebendmasse der Tiere stieg von  $182,2 \pm 4,7$  kg unmittelbar vor Versuchsbeginn auf  $185,7 \pm 6,5$  kg zum Zeitpunkt der Gaswechselmessung am Ende der ersten Versuchsperiode an. Danach blieb sie mit  $187,1 \pm 6,2$  kg in der 2. Periode und  $187,3 \pm 7,2$  kg in der 3. Periode praktisch konstant. Die drei verschiedenen Versuchsbehandlungen hatten keinen Einfluß auf das Gewicht der Sauen, die Mittelwerte betrugen bei Verabreichung von Stärke, Olivenöl und Fischöl  $187,0$ ,  $186,7$  bzw.  $186,4$  kg. Damit war auch keine Verzerrung der energetischen Bilanzwerte wegen Veränderungen im Erhaltungsbedarf durch wechselnde Lebendmassen der Tiere im Versuchsablauf gegeben.

Die Daten des Energieumsatzes bei Verabreichung der jeweiligen Gesamtration sind in Tabelle 3 aufgeführt. Bei isoenergetischer Aufnahme von 26,8 MJ Bruttoenergie war die Ausscheidung von Kotenergie nur zufällig unterschiedlich, so daß die Verdaulichkeit der Energie (DE/GE) der Gesamtration mit einem Mittelwert von 83,4 % für alle Behandlungen angegeben werden kann. Bei der renalen Energieausscheidung und der Methanbildung zeigte sich dagegen ein Behandlungseinfluß, wobei die Fischölgruppe gegenüber den anderen beiden Behandlungen eine höhere Harnenergie und weniger CH<sub>4</sub> in Höhe von jeweils etwa 10 % aufwies. Aufgrund der Gegenläufigkeit zwischen Harnenergie und CH<sub>4</sub> sowie vor allem auch der absolut gesehen geringfügigen Veränderungen sind Auswirkungen dieses Behandlungseinflusses auf die umsetzbare Energie nicht zu beobachten. Im Mittel der drei Behandlungen betrug die Umsetzbarkeit der Energie (ME/GE) 79,3 %. Die Energieretention war bei allen Behandlungen minimal positiv und zeigte in der Reihenfolge Stärke, Olivenöl und Fischöl einen schwachen tendenziellen Anstieg von 0,3 auf 1,3 MJ je Tier und Tag. Analog dazu ergab sich für die Wärmeproduktion, die bei der CN-Methode als Differenz zwischen ME und RE errechnet wird, ein entsprechender Rückgang, der im Vergleich zwischen der Stärke- und der Fischölzulage 4,7 % betrug. Wird der Energieumsatz auf die metabolische Körpermasse der Sauen zum Zeitpunkt der jeweiligen

**Tabelle 3** Energieumsatz

	Stärke	Olivensöl	Fischöl	SE	P > F
<b>Energieumsatz, MJ/Tier und Tag</b>					
Aufnahme (GE)	26,83	26,68	26,79	—	—
Kotenergie	4,59	4,20	4,54	0,19	0,31
DE <sup>1)</sup>	22,24	22,49	22,24	0,19	0,57
Harnenergie	0,81 <sup>a</sup>	0,80 <sup>a</sup>	0,88 <sup>b</sup>	0,02	0,03
CH <sub>4</sub>	0,27 <sup>a</sup>	0,26 <sup>ab</sup>	0,23 <sup>b</sup>	0,01	0,02
ME <sup>1)</sup>	21,15	21,43	21,12	0,18	0,44
RE <sup>1)</sup>	0,31	0,69	1,25	0,40	0,27
H(CN) <sup>2)</sup>	20,85	20,74	19,87	0,27	0,06
<b>Energieumsatz, kJ/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</b>					
Aufnahme (GE)	530,7	528,5	530,9	—	—
Kotenergie	90,8	83,2	90,2	3,8	0,32
DE	439,9	445,3	440,7	3,9	0,60
Harnenergie	16,0 <sup>a</sup>	15,8 <sup>a</sup>	17,5 <sup>b</sup>	0,5	0,03
CH <sub>4</sub>	5,4 <sup>a</sup>	5,1 <sup>ab</sup>	4,6 <sup>b</sup>	0,2	0,02
ME	418,5	424,4	418,6	3,8	0,47
RE	6,5	13,9	24,6	7,7	0,28
H(CN)	412,0	410,5	394,0	5,0	0,06
DE/GE, %	82,9	84,3	83,0	0,7	0,36
ME/GE, %	78,9	80,3	78,8	0,7	0,26
ME/DE, %	95,1	95,3	95,0	0,1	0,07

<sup>1)</sup> DE = verdauliche Energie, ME = umsetzbare Energie, RE = Energieretention (CN-Methode)<sup>2)</sup> H = Wärmeproduktion nach der CN-Methode**Tabelle 4** Kohlenstoffbilanz

	Stärke	Olivensöl	Fischöl	SE	P > F
<b>C-Bilanz, g/Tier und Tag</b>					
Futter-C	669,2	608,7	615,3	0,3	0,00
Kot-C	110,5	99,0	106,7	4,5	0,22
Harn-C	17,5	17,0	19,1	0,6	0,07
CH <sub>4</sub> -C	3,7 <sup>a</sup>	3,5 <sup>ab</sup>	3,2 <sup>b</sup>	0,1	0,02
CO <sub>2</sub> -C	529,2 <sup>a</sup>	473,8 <sup>b</sup>	460,0 <sup>b</sup>	7,0	0,00
C-Retention	8,3	15,4	26,4	7,5	0,26
C-verdaut/Futter-C %	83,5	83,7	82,6	0,7	0,54
<b>C-Bilanz, g/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</b>					
Futter-C	13,24	12,05	12,20	0,03	0,00
Kot-C	2,18	1,96	2,12	0,09	0,23
Harn-C	0,35	0,34	0,38	0,01	0,06
CH <sub>4</sub> -C	0,073 <sup>a</sup>	0,069 <sup>ab</sup>	0,063 <sup>b</sup>	0,003	0,03
CO <sub>2</sub> -C	10,46 <sup>a</sup>	9,38 <sup>b</sup>	9,12 <sup>b</sup>	0,14	0,00
C-Retention	0,17	0,31	0,52	0,15	0,27

Bilanzmessungen bezogen, ergeben sich die gleichen Aussagen wie bei den auf das Gesamttier bezogenen Werten.

In Tabelle 4 ist die Kohlenstoffbilanz wiedergegeben. Aufgrund der geringeren Energiedichte (pro g C) der Stärke im Vergleich zu den Ölen ist die C-Aufnahme mit der Stärkezulage deutlich höher als in den beiden anderen Behandlungen. Die Verdaulichkeit des Kohlenstoffs ist jedoch in allen Rationen gleich hoch und beläuft sich im Mittel auf 83,3 %. Die Ausscheidung von Kohlenstoff im Harn und als Methan-C wurde nur durch die Fischölzulage beeinflußt. Die Abgabe von Kohlenstoff in Form von CO<sub>2</sub> war bei beiden Ölzulagen signifikant um 12 % niedriger im Vergleich zur Stärkezulage. Die Werte der C-Retention zeigen, da sie in die Formel zur Berechnung der Energiebilanz eingehen, die gleiche Tendenz bezüglich des Behandlungseinflusses wie die Werte der Energieretention.

Der Einfluß der Versuchsrationen auf die N-Bilanz ist in Tabelle 5 aufgezeigt. Die Exkretion von Stickstoff im Kot war bei Zulage der Öle im Vergleich zur Stärke um 1,1 g vermindert, was zu einer signifikanten Erhöhung der N-Verdaulichkeit um 2,4 Prozentpunkte führte. Infolge der um rund 2 g höheren N-Aufnahme mit der Stärkeration und einer gewissen Anpassung der renalen N-Ausscheidung, insbesondere bei Fischöl, ergab sich jedoch insgesamt für das Kriterium N-Retention kein Behandlungseinfluß. Damit spielte die N-Bilanz bei der Ermittlung der Energieretention für alle drei Versuchsbehandlungen nur die Rolle eines konstanten Betrages.

In Tabelle 6 sind die Ergebnisse der Gaswechselmesung und der nach der RQ-Methode berechneten Wärmeproduktion zusammengestellt. Die Ausscheidung an CO<sub>2</sub> lag im Vergleich zur Stärkezulage bei Olivenöl signifikant um 10 % und bei Fischöl um 13 % niedriger. Der Sauerstoffverbrauch war dagegen in allen Behandlungen gleich hoch und belief sich im Mittel auf 1 002 l/Tier und

Tag. Damit ergab sich im respiratorischen Quotienten der erwartete deutliche Unterschied zwischen der Stärkeration und den Fettrationen. Die aus dem Gaswechsel und der Harn-N-Ausscheidung errechnete Wärmeproduktion (RQ-Methode) zeigte für Fischöl einen um 4,0 % geringeren Umsatz im Vergleich zur Stärkezulage. Diese Differenz deckt sich sehr gut mit dem Ergebnis der Ermittlung der Wärmeproduktion nach der CN-Methode.

Um beim Vergleich des Wärmeumsatzes die Unterschiede in der Energieretention (vgl. Tab. 3) auszuschalten, wurde die Wärmebildung bei Verabreichung der Stärkezulage (H<sub>St</sub>) unter Verwendung eines energetischen Wirkungsgrades von k = 0,80 (Fettbildung aus Glucose; 15) auf das Niveau der Energieretention (RE) der beiden Ölzulagen gemäß der Formel

$$H_{St-korr} = H_{St} + (RE\text{-Ölzulage} - RE\text{-Stärke})/0,80 \cdot 0,20$$

umgerechnet. Als RE wurde bei jedem Tier der Mittelwert aus der CN- und RQ-Bilanzmessung eingesetzt. Das Ergebnis ist im unteren Teil von Tab. 6 dargestellt und ergibt nur eine minimale Veränderung der Rationsunterschiede in der Wärmeproduktion gegenüber den nicht auf gleiche RE korrigierten Daten.

## Diskussion

Der vorliegende Versuch wurde im Bereich des Erhaltungsstoffwechsels durchgeführt. Falls keine fakultative Thermogenese auftritt, müßte die beobachtete diätinduzierte Wärmebildung weitgehend von der Effizienz der Energielieferung aus der Oxidation der verschiedenen Zulagen für die Regeneration von ATP abhängen. Da die untersuchten Stoffe in Kombination mit der Grunddiät

**Tabelle 5** N-Bilanz

	Stärke	Olivenöl	Fischöl	SE	P > F
<b>N-Bilanz, g/Tier und Tag</b>					
N-Aufnahme	31,51	29,39	28,71	0,02	0,00
Kot-N	5,54 <sup>a</sup>	4,37 <sup>b</sup>	4,47 <sup>b</sup>	0,20	0,00
Harn-N	19,61	19,39	17,99	0,78	0,31
N-Retention	6,36	5,63	6,25	0,75	0,76
N-verdaut/N-Aufnahme %	82,4 <sup>a</sup>	85,1 <sup>b</sup>	84,4 <sup>b</sup>	0,7	0,03
<b>N-Bilanz, g/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</b>					
N-Aufnahme	0,623	0,582	0,569	0,001	0,00
Kot-N	0,109 <sup>a</sup>	0,087 <sup>b</sup>	0,089 <sup>b</sup>	0,004	0,00
Harn-N	0,389	0,384	0,357	0,015	0,31
N-Retention	0,125	0,111	0,124	0,015	0,77

Tabelle 6 Gaswechsel und Wärmeproduktion

	Stärke	Olivenöl	Fischöl	SE	P > F
<b>Gaswechsel, l/Tier und Tag</b>					
Sauerstoff	1003	1013	990	11	0,36
Kohlendioxid	987 <sup>a</sup>	884 <sup>b</sup>	858 <sup>b</sup>	13	0,00
Methan	6,9 <sup>a</sup>	6,5 <sup>ab</sup>	5,9 <sup>b</sup>	0,2	0,02
Resp. Quotient	0,987 <sup>a</sup>	0,874 <sup>b</sup>	0,868 <sup>b</sup>	0,006	0,00
<b>Gaswechsel, l/kg W<sup>0,75</sup> und Tag</b>					
Sauerstoff	19,81	20,04	19,62	0,21	0,39
Kohlendioxid	19,52 <sup>a</sup>	17,50 <sup>b</sup>	17,01 <sup>b</sup>	0,26	0,00
<b>Wärmeproduktion<sup>1)</sup></b>					
H(RQ) MJ/Tag	21,05	20,69	20,20	0,23	0,08
H(RQ) kJ/kg W <sup>0,75</sup>	416,0	409,5	400,5	4,2	0,08
H(CN,RQ) MJ/Tag	20,95	20,72	20,04	0,24	0,07
H(CN,RQ)-korr. MJ/Tag	21,08	20,72	—	0,22	0,29
H(CN,RQ)-korr. MJ/Tag	21,17	—	20,04	0,39	0,09

<sup>1)</sup> H(RQ) = Wärmeproduktion nach der RQ-Methode

H(CN,RQ) = Mittel aus CN- und RQ-Methode

H(CN,RQ)-korr. = H(Stärkeration) korrigiert auf RE-Level von Oliven- bzw. Fischölratration

verabreicht wurden, ist zur vergleichenden Abschätzung der Zulagewirkung ein konstantes Verhalten der Grunddiät in allen Rationen vorauszusetzen. Eine Interaktion zwischen Zulage und Grunddiät wäre im vorliegenden Versuch am ehesten vorstellbar, wenn durch den Zusatz der Öle die bakterielle Fermentation im Dickdarm wesentlich gestört würde. Dazu müßten aber größere Fettmengen in den Dickdarm eintreten. Eine intracaeale Infusion von 1 g ungesättigten Fettsäuren/W<sup>0,75</sup> hatte nämlich keinerlei Wirkung auf die Umsetzbarkeit und Energieausnutzung einer vergleichbaren Kontrollration zur Folge (11). Die Infusate wurden nahezu vollständig mit dem Kot ausgeschieden. Da im vorliegenden Versuch 4,5 g Öle/W<sup>0,75</sup> verabreicht wurden, würde die Menge von 1 g erst bei einer intestinalen Verdaulichkeit der Öle unter 80 % überschritten. Numerisch läßt sich die Verdaulichkeit der Zulagen im vorliegenden Versuch durch Differenzrechnung abschätzen. Für die Grundration errechnet sich unter Verwendung einer Formel von Hoffmann et al. (7) eine Verdaulichkeit der Energie von 76 %. Zusammen mit den Werten in Tab. 3 und 173 kJ/W<sup>0,75</sup> Zulage-Energie (bezogen auf mittleres Versuchsgewicht) ergeben sich für Stärke 97, für Olivenöl 100 und für Fischöl 98 % verdauliche Energie. Dies ist auch in Übereinstimmung mit der Literatur, wonach Fette mit sehr hohen Anteilen an ungesättigten Fettsäuren nahezu vollständig resorbiert werden (1, 21, 22).

Die Ausscheidung von Kohlenstoff und Energie im Harn war bei Stärke und Olivenöl gleich, bei Fischöl zwar signifikant höher, die numerische Differenz aber sehr klein und der Quotient ME/DE bei allen drei Rationen praktisch identisch. Daraus geht hervor, daß die Oxidation der beiden Öle ohne Ausscheidung von Zwischenprodukten (Ketonkörpern) vollständig zu CO<sub>2</sub> und Wasser abließ.

Der intermediäre Energieumsatz zeigte für die Fischölratration in der Tendenz eine um 1 MJ/d geringere Thermogenese. Diese Differenz findet sich als erhöhte Energieretention gegenüber der Kontrollration. Stärke und Olivenöl lieferten die gleiche Thermogenese. Zum Vergleich dieses Ergebnisses mit der theoretischen Effizienz aufgrund der ATP-Bildung bei Oxidation der Zulagen ist in Tabelle 7 für alle Zulagen eine detaillierte Bilanzrechnung durchgeführt worden. Es ergeben sich für Stärke 12,70 mol ATP/MJ, wobei 36 mol ATP/mol Glucoseoxidation (12, 5) eingesetzt wurden. In diesem Wert ist berücksichtigt, daß das extramitochondrial gebildete NADH+H nur 2 ATP liefert. Für die verwendeten Öle errechneten sich 12,85 bzw. 12,87 mol ATP/MJ. Damit ist die theoretisch zu erwartende Relation in der Effizienz von Stärke:Olivenöl:Fischöl = 1:1,012:1,013 bzw. ausgedrückt als Relation in der Thermogenese = 1:0,988:0,987. Diese Herleitung bedarf jedoch noch einer Korrektur, da der Versuch über 48 h durchgeführt wurde und damit absorptive und postabsorptive Phasen umfaßte, so daß

**Tabelle 7** Relative energetische Effizienz der verabreichten Zulagen aufgrund der ATP-Bilanzierung bei vollständiger Oxidation

Stärke:

$$\begin{aligned} & 2\,835 \text{ kJ/mol [C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5\text{-Einheit]} (\text{Weast et al. 1971}) \\ & = 17,48 \text{ kJ/g Stärke} = 17,37 \text{ kJ in Form von Glucose} \\ & 1 \text{ mol Glucose} = 2\,816 \text{ kJ} = 36 \text{ mol ATP} \\ & \Rightarrow \text{Stärke liefert } 0,222 \text{ mol ATP/g bzw. } 12,70 \text{ mol ATP/MJ} \end{aligned}$$

Fette:

$$\begin{aligned} \text{molare Masse von Fettsäuren} &= 60,054 + 14,027*(c-2) - \\ & 2,016*d \end{aligned}$$

c = Anzahl C-Atome      d = Doppelbindungen pro Fettsäure

$$\text{molare Masse Glycerinanteil/mol Fettsäure} = (92,097 - 54,048)/3$$

Energie der Fettsäuren [MJ/mol]

$$= -0,421 + 0,653*c - 0,166*d (\text{Livesey und Elia 1988})$$

$$\text{Energie Glycerinanteil/mol Fettsäure} = 1,661/3 \text{ MJ} (\text{Weast et al. 1971})$$

mol ATP/mol Fettsäure (Aktivierung,  $\beta$ -Oxidation, Citratzyklus, Abzug je Doppelbindung)

$$= -2 + (c/2-1)*5 + c/2*12 - 2*d$$

$$\text{mol ATP aus Glycerin/mol Fettsäure} = 20/3$$

Unter Berücksichtigung der Fettsäurenzusammensetzung (Tab. 2)

erhält man

$$\begin{array}{lll} \text{für Olivenöl} & 0,510 \text{ mol ATP/g} & \text{bzw. } 12,85 \text{ mol ATP/MJ} \\ \text{für Fischöl} & 0,506 \text{ mol ATP/g} & \text{bzw. } 12,87 \text{ mol ATP/MJ} \end{array}$$

auch Energiekosten für Zwischenlagerung der Substrate zu berücksichtigen sind. Zwischenspeicherung von Glucose als Glykogen in der Leber erfordert 2 mol ATP/mol (ca. 5 % Energieaufwand), wenn Glykogen wieder zu Glucose abgebaut und diese in das Blut abgegeben wird. Geht man davon aus, daß ein Teil der Glucose als Glykogen im Muskel gespeichert wird (14, 4) und dieses über Lactat und Gluconeogenese in der Leber wieder zu Blutglucose rückgebildet wird, sind Kosten von 5 ATP/mol Glucose verbunden. Unterstellt man etwa 50 % Rezirkulation über Muskelglykogen und den anderen Teil der aufgenommenen Glucose je zur Hälfte als Direktoxidation und Bildung von Leberglykogen, so ergäbe sich ein mittlerer Aufwand von 3 mol ATP/mol Glucose (8 %). Die Resynthese von Triglyceriden aus dem Nahrungsfett sowie der dynamische Abbau und Aufbau eines Teils des resynthetisierten Fets im Fettgewebe ist auf rund 6 mol ATP/mol Fettsäure (4 %) zu veranschlagen (5). Damit erfordert Glucose etwa den doppelten zusätzlichen Energieaufwand für Speichervorgänge als Fette. Die theoretische Relation in der Thermogenese verschiebt sich da-

durch auf 1:0,95:0,95. Im vorliegenden Versuchsergebnis errechnet sich aus H(CN,RQ)-korrig. (Tab. 6) eine Relation für die Gesamtrationen von 1:0,98:0,95. Auf die Zulageenergie bezogen, d.h. Quotientenbildung nach Abzug von rund 13 MJ Wärmebildung aus der Grundration, ergibt sich Stärke:Olivenöl:Fischöl = 1:0,96:0,86. Damit liegt der gefundene Wert für Olivenöl relativ zu Stärke wie es die Theorie voraussagt, während Fischöl eine geringere Thermogenese als theoretisch erwartet aufweist.

Das Problem einer fakultativen Thermogenese besteht grundsätzlich darin, daß diese nicht direkt meßbar ist, sondern den Teil der Wärmebildung darstellt, der die aus dem ATP-Konzept resultierende obligatorische Thermogenese übersteigt. Zu berücksichtigen sind bei der Interpretation der Wärmebildung auch Veränderungen der Stoffwechselrate infolge von Gewichtszunahmen der Tiere während des Versuchsablaufs, was im vorliegenden Experiment jedoch nicht der Fall war. In bezug auf eine stärkere Ration als Kontrolle zeigen die Versuchsdaten in diesem Sinne keine fakultative Effekte ungesättigter Fettsäuren. Bei Fischöl trat vielmehr sogar tendenziell ein die Wärmeproduktion reduzierender Effekt auf. Dies muß allerdings nicht bedeuten, daß die Oxidation des Fischöls zur Lieferung von ATP effizienter wäre als die von Olivenöl, sondern könnte eher als allgemeiner Effekt auf den Gesamtstoffwechsel verstanden werden, der sich mit der obligatorischen Thermogenese des Fischöls überlagert. Für diese Interpretation spricht auch, daß polyungesättigte Fettsäuren zum Teil eine peroxisomale  $\beta$ -Oxidation durchlaufen, die weniger ATP liefert als die mitochondriale  $\beta$ -Oxidation (6, 16).

Das vorliegende Ergebnis bei Olivenöl deckt sich mit kalorischen Messungen der Effizienz gemischter Nahrungsfette im Erhaltungsbereich, bei denen ebenfalls im Vergleich zu kohlenhydratreicher Kontrolle kein merklicher Unterschied auftrat (10, 24). Auch bei Zufuhr von Fettsäurepräparaten mit überwiegend Ölsäure bzw. Linolsäure konnte kein unerklärbarer Anteil der Thermogenese beobachtet werden (11). Einen signifikant geringeren thermogenen Effekt einer Diät (800 kcal) mit 85 % Lipidemulsion (0,19 kcal/min) im Vergleich zu Dextrose (0,29 kcal/min) fanden Schwartz et al. (20) an Versuchspersonen mit Normalgewicht. Die Messungen wurden allerdings nur bis 6 h nach der Mahlzeit durchgeführt. Korrelationen zwischen den Hormonen Norepinephrin, T3 oder Insulin, die in Zusammenhang mit molekularen Mechanismen der Thermogenese diskutiert werden, und dem Wärmeanstieg nach der Nahrungsaufnahme waren nicht nachzuweisen.

Aus dem vorliegenden Versuch und den aus der Literatur zitierten Versuchen kann insgesamt der Schluß gezogen werden, daß im Rahmen des Erhaltungsumsatzes die energetische Ausnutzung von Fetten im Prinzip dem ATP-Konzept folgt. Bei gemischten Nahrungsfetten ist der thermogene Effekt im Zeitraum von 24 h verglichen mit dem von Glucose bzw. Stärke theoretisch geringfügig

niedriger. Einen Hinweis auf eine fakultative Komponente in der Fettverwertung lieferte das vorliegende Experiment nicht. Hohe Zufuhr von Fischöl tendierte sogar zu einer Reduktion der Wärmebildung insgesamt, was sich aber, transformiert auf die Ernährung des Menschen, bei üblicher Kost quantitativ nicht auswirken wird.

Auch beim Einsatz von Fischölkapseln aus medizinischer Sicht, die in Tagesdosen von nur wenigen Gramm n-3 Fettsäuren verwendet werden (25), können Effekte auf die Energiebilanz vernachlässigt werden.

## 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) Report of Sub-committee on constants and factors. 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. DeFronzo RA, Ferrannini E (1987) Regulation of hepatic glucose metabolism in humans. *Diabetes Metab Rev* 3:415–459
5. Flatt JP (1992) Energy costs of ATP synthesis. *Energy metabolism*, edited by Kinney JM, Tucker HN, Raven Press, New York
6. Hiltunen JK, Kärki T, Hassinen IE, Osmundsen H (1986)  $\beta$ -Oxidation of polyunsaturated fatty acids by rat liver peroxisomes. *J Biol Chem* 261:16484–16493
7. Hoffmann L, Beyer M, Jentsch W (1993) Abhängigkeit von Brutto-, verdaulicher und umsetzbarer Energie des Futters sowie des Energieansatzes vom Gehalt an verdaulichen Nährstoffen unter Berücksichtigung von Stärke und Zucker. *Arch Anim Nutr* 44:123–137
8. James WPT, Trayhurn P (1981) Thermogenesis and obesity. *Br Med Bull* 37:43–48
9. 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
10. Kirchgeßner M, Müller HL (1984) Thermogenese bei Verabreichung einer ketogenen Diät im Modellversuch an Sauen. *Internat J Vit Res* 54:99–106
11. Kirchgeßner M, Müller HL (1993) Effekt von Palmitin-, Öl- und Linolsäure auf die Thermogenese im Modellversuch an Sauen. *Z Ernährungswiss* 32:93–102
12. Lehninger AL (1975): Biochemie (p 341). Verlag Chemie, Weinheim
13. 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
14. McGarry JD, Kuwajima M, Newgard CB, Foster DW (1987) From dietary glucose to liver glycogen: the full circle round. *Ann Rev Nutr* 7:51–73
15. Milligan LP (1971) Energetic efficiency and metabolic transformations. *Federation Proc* 30:1454–1458
16. Moser HW, Moser AB (1992) Polyunsaturated fatty acids in human nutrition, edited by Brocco U, Deckelbaum RJ, Nestlé Nutrition Workshop Series, Vol. 28, Raven Press, New York
17. Müller HL, Kirchgeßner M (1992) Energiebilanz bei wiederholter Unter- und Überernährung im Modellversuch an Sauen. *Z Ernährungswiss* 31:178–188
18. Rothwell NJ, Stock MJ (1983) Luxus consumption, diet-induced thermogenesis and brown fat. *Clinical Sci* 64:19–23
19. Rothwell NJ, Stock MJ (1989) Energy transformations in cells and organisms, p 110–115. Edited by Wieser W, Gnaiger E. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York
20. Schwartz RS, Ravussin E, Massari M, O'Connell M, Robbins DC (1985) The thermic effect of carbohydrate versus fat feeding in man. *Metabolism* 34:285–293
21. Schrijver RDE, Vermeulen D, Backx S (1991) Digestion and absorption of free and esterified fish oil fatty acids in rats. *Lipids* 26:400–404
22. Schweitzer A, Schmidt-Wilcke HA (1993) Verdauung und Resorption lang- und mittelkettiger Triglyceride. *Ernährungsumschau* 40:405–410
23. Weast RC (1971) CRC Handbook of Chemistry and Physics. The Chemical Rubber Co. Cranwood Parkway Cleveland
24. Wolfram G, Kirchgeßner M, Müller HL, Hollomey S (1985) Energiebilanzversuche mit fettreicher Diät beim Menschen. *Ann Nutr Metab* 29:23–32
25. Wolfram G (1989) Bedeutung der Omega-3 Fettsäuren in der Ernährung des Menschen. *Ernährungsumschau* 36:319–330