

Energiewechsel bei Nüchterung und anschließender Realimentation

H. L. Müller und M. Kirchgeßner

Institut für Ernährungsphysiologie der Technischen Universität München in Freising-Weihenstephan

Zusammenfassung

In einem Gesamtstoffwechselversuch mit 6 ausgewachsenen Sauen wurden Wärmebildung und Energieretention bei Nüchterung und nachfolgender kontrollierter Realimentation untersucht. Die quantitative Stoffwechselmessung mit Hilfe der indirekten Kalorimetrie (CN-Methode und RQ-Methode) fand am 8.–10. Hungerstag und am 1.–7. sowie 33.–36. Tag der Wiederfütterung statt. Die Nahrungszufuhr war vor und nach der Hungerphase auf den energetischen Erhaltungsbedarf ausgerichtet.

Die Wärmebildung lag in der Realimentation gegenüber der Hungerphase um 20 % höher. Dieser Wärmezuwachs entsprach 2,2 MJ/kg Futtertrockenmasse bzw. 12 % der Energieaufnahme. Der Energiewechsel adaptierte sich innerhalb eines Tages an die Situation der Wiederfütterung. Danach blieb die Wärmebildung bzw. die Energieretention bis Ende des Versuchs auf einem konstanten Niveau. Nachwirkungen der Nüchterung im Sinne einer kompensatorisch veränderten Wärmebildung traten nicht auf. Die energetische Verwertung der umsetzbaren Energie für Erhaltung berechnete sich auf 82 %. Die über die gesamte Versuchszeit erstellte Energiebilanz ergab ein Defizit der Körperenergie von 198 MJ, entsprechend etwa 5 % des Körpergewichtes.

Summary

A metabolism trial with six adult sows was conducted to study the effect of fasting and refeeding on heat production, energy retention, and utilization of energy. Complete balance measurements by indirect calorimetry (CN-method, RQ-method) were carried out from the 8th to the 10th day of fasting, and thereafter from the 1st to the 7th day and from the 33rd to the 36th day of the realimentation phase. Previous to fasting and during the time of refeeding the energy supply was adapted to maintenance requirement.

Heat production rose by 20 % after refeeding the animals. This heat increment corresponded to 2.2 MJ/kg feed dry matter, or 12 % of the energy intake, respectively. The stimulation of heat production induced by refeeding occurred spontaneously within one day. After the first day of refeeding a plateau was reached, which in the course of the steady energy supply was still present even after the 5th week of realimentation. Residual effects of fasting in the mode of a compensatory heat production were not observed. Therefore, a constant utilization of efficiency of metabolizable energy for maintenance was estimated at 82 %. The change of body energy during the entire experimental period resulted in a loss of 198 MJ corresponding to about 5 % of the body weight.

Schlüsselwörter: Energie, Wärmebildung, Realimentation, Nüchternumsatz, Erhaltungsumsatz

Einleitung

In der Reihe der die Thermogenese beeinflussenden Faktoren wird auch die zeitliche Verteilung der Nahrungszufuhr diskutiert. So ist aus Versuchen an Ratten bekannt, daß bei täglich einmaliger Nahrungsgabe anstelle häufiger Mahlzeiten verstärkte Körperfettbildung und verringerte Wärmeproduktion auftritt (z. B. Han, 1973; McCracken, 1975). In Modellversuchen an Sauen bei Nahrungszufuhr in Höhe des Erhaltungsbedarfes und sehr unterschiedlicher Verteilung der isokalorischen Energiezufuhr innerhalb von ein oder zwei Tagen antworteten die Tiere jedoch mit gleicher Wärmeproduktion (Kirchgeßner und Müller, 1980a, 1981). In einem weiteren Experiment an Sauen sollte geprüft werden, ob sich bei völligem Nahrungsentzug und darauffolgender kontrollierter Realimentation Effekte auf Wärmeproduktion und Energieansatz ergeben.

Material und Methoden

Für den Versuch standen 6 nichttragende, nichtlaktierende Sauen zur Verfügung. Die Tiere waren vor dem Versuch längere Zeit auf Erhaltungsniveau ernährt worden und wiesen zu Versuchsbeginn eine mittlere Lebendmasse von 205 ± 12 kg auf. Alle Tiere wurden zunächst 10 Tage gehungert, dann 36 Tage lang realimentiert. Der Gaswechsel der Sauen (O_2 , CO_2 , CH_4) wurde vom 8. bis 10. Tag der Hungerperiode und vom 1. bis 7. sowie 34. bis 36. Tag der Realimentation ganztägig in der Respirationskammer gemessen. Die Klimabedingungen waren $20^\circ C$ Lufttemperatur und 60 % relative Luftfeuchte. Vor Beginn der ersten Gaswechselmessung und in der Zwischenphase der Realimentation waren die Sauen in einem klimatisierten Stoffwechselstall untergebracht.

Kot und Harn der Tiere wurden nach der quantitativen Sammelmethode erfaßt. Die Harnsammlung erfolgte dabei simultan zur Gaswechselmessung. Kot wurde während der Gaswechselmessung in den letzten Tagen der Hungerperiode nicht mehr ausgeschieden. In der Realimentationsphase wurde der Kot erst nach Erreichen eines „Steady state“ der Defäkation ab dem 4. Tag über 5 Tage gesammelt. In der 2. Meßperiode der Realimentation betrug die Kotsammlung ebenso wie die Harnsammlung 4 Tage.

Als Futter wurde eine Mischung aus 37 % Gerste, 32 % Maniokmehl, 17,5 % Hafer, 8 % Haferschälkleie, 3 % Fischmehl und 2,5 % Mineralstoff-Vitaminmischung vorgelegt. Der Nährstoffgehalt betrug 19 g N und 17,7 MJ Energie je kg Trockenmasse. Die Ration wurde in pelletierter Form täglich zweimal verabreicht. Die Höhe der in der gesamten Realimentationsperiode konstanten täglichen Futterzuteilung war auf den Erhaltungsbedarf ausgerichtet.

Die analytischen Untersuchungen wurden nach den üblichen Routineverfahren durchgeführt (Kjel-Foss-Automatic-Gerät zur Stickstoffbestimmung, Wösthoff-Apparatur zur Kohlenstoffbestimmung, adiabatisches Bombenkalorimeter zur Energiebestimmung). Die Berechnung der energetischen Bilanzgrößen erfolgte mit Hilfe der auf dem 3. Energiesymposium in Troon festgelegten Formeln und Konstanten (Brouwer, 1965).

Die statistische Auswertung der Daten erfolgte unter der Voraussetzung äquikorrelierter Beobachtungen, da eine vorab durchgeführte Prüfung auf Heterogenität der Varianz-Kovarianz-Struktur keine Signifikanz ergab. Die in den Ergebnistabellen angegebenen \pm -Werte bezeichnen die Standardabweichungen innerhalb der Behandlungsgruppen (6 Tiere), der angegebene Standardfehler des Mittels wurde aus der Reststreuung der zweitwegklassifizierten Daten (Behandlung, Tier) ermittelt. Multiple Mittelwertsvergleiche wurden mit dem Tukey-Test durchgeführt.

Ergebnisse

Tabelle 1 zeigt die einzelnen Komponenten der Energiebilanz als Mittelwerte der Hungerperiode und der beiden Realimentationsphasen. Im Hunger betrug der totale Abbau von Körperenergie 20,2 MJ/d, wovon 19,6 MJ als Wärme und 0,6 MJ als Harnenergie abgegeben wurden. Der Verlust an chemischer Energie im Harn betrug damit nur 3 % des Gesamtverlustes. Die täglich abgebaute Körperenergie belief sich auf 17,1 MJ oder 85 % Fettenergie und 3,1 MJ oder 15 % Energie aus dem Abbau von Körperprotein. Die energetischen Umsatzwerte der Hungerphase unterscheiden sich naturgemäß wesentlich von denen bei Realimentation.

In der Realimentation ist unter konstanter Energieaufnahme bei keinem der angeführten Merkmale ein signifikanter Unterschied zwischen der 1. und 2. Meßperiode nachzuweisen. Dies trifft auch für die Verdauulichkeiten von Trockenmasse, Stickstoff, Kohlenstoff und Energie zu, die in Tabelle 2 gesondert aufgeführt sind. Im Vergleich zum Hunger war die Wärmeproduktion in der Realimentation um 4 MJ/d erhöht, wobei sich die Tiere bei einer Energieretention von nur 0,6 MJ/d nahezu im Energiegleichgewicht befanden (Tab 1). Die Erhöhung der Wärmeproduktion beträgt relativ 20 %.

In Tabelle 3 ist der zeitliche Verlauf von Wärmeproduktion und EnergieRetention in Tagesintervallen aufgezeigt. Beide Kriterien wurden sowohl nach der CN-Methode als auch nach der RQ-Methode ermittelt. Soweit hierzu Verdauulichkeitswerte notwendig waren, wurden die in den einzelnen Meßperioden als Durchschnittswerte ermittelten Zahlen für die Bilanzberechnung der einzelnen Tage als unveränderlich angesehen. Aus den Zeitreihen geht hervor, daß der Energieumsatz nach erfolgter Realimentation sehr rasch ansteigt. Nach der RQ-Methode wird bereits am ersten Tag der Realimentation mit 22,8 MJ/d fast das Niveau erreicht, das auch nach 5 Wochen der Realimentation noch fortbesteht. Im Mittel der gesamten Realimentationsperiode ergibt sich für die Wärmeproduktion ein Betrag von 23,1 MJ/d. Sieht man vom Beginn der Realimentation ab, so wird der Zeitverlauf der Wärmeproduktion durch die mit Hilfe der CN-

Tab. 1. Energiebilanz bei Hunger und Realimentation, MJ/d.

	Hunger 8.-10. Tag	Realimentation		
		1.-7. Tag	33.-36. Tag	s _x
Aufnahme	-	32,71 ± 1,49	32,71 ± 1,49	± 0
Kot	-	7,50 ± 0,89	7,23 ± 0,23	± 0,28
Harn	0,58 ± 0,40	0,87 ± 0,21	0,85 ± 0,17	± 0,10
CH ₄	-	0,17 ± 0,04	0,19 ± 0,07	± 0,01
umsetzbare Energie (ME)	-0,58 ± 0,40	24,17 ± 0,62	24,43 ± 1,55	± 0,37
Wärme	19,64 ± 1,02	23,51 ± 0,93	23,86 ± 1,19	± 0,26
Energieretention (RE) ¹⁾	-20,22 ± 1,00	0,66 ± 0,54	0,57 ± 1,30	± 0,42
Protein	-3,12 ± 1,46	0,39 ± 0,72	1,09 ± 0,57	± 0,41
Fett	-17,10 ± 1,64	0,27 ± 1,12	-0,51 ± 1,18	± 0,41

¹⁾ RE nach der CN-Methode berechnet (RE [kJ] = 51,76 · C-Bilanz [g] - 19,47 · N-Bilanz [g]), Wärme = ME - RE.

Tab. 2. Verdauungsquotienten (%) zu Beginn und Ende der Realimentationsperiode.

	4.-8. Tag	33.-36. Tag	s_x
Trockenmasse	74,4 ± 1,9	75,2 ± 1,6	± 0,97
Stickstoff	78,7 ± 3,7	78,6 ± 2,2	± 1,51
Kohlenstoff	77,0 ± 2,0	77,4 ± 1,3	± 0,91
Energie	77,1 ± 1,7	77,8 ± 1,4	± 0,86

Methode berechneten Daten unter Berücksichtigung einer geringen Differenz in gleicher Konstanz wiedergegeben. Die durchschnittliche tägliche Wärmebildung ab dem zweiten Tag beträgt 23,9 MJ. Am ersten Tag der Realimentation liefert die CN-Methode einen signifikant davon abweichenden Wert. Alle anderen Mittelwerte sind im multiplen paarweisen Vergleich nicht signifikant voneinander verschieden. Dies gilt ebenso für die Mittelwerte der Energieretention.

Mit Hilfe der in der Realimentationsperiode durchschnittlich aufgenommenen umsetzbaren Energie und der Wärmeabgabe am letzten Hungertag (Nüchternumsatz) lässt sich ein Wirkungsgrad k_m der Verwertung der umsetzbaren Energie des Futters für Erhaltung kalkulieren. Aus den Daten der Tabelle 3 erhält man im Mittel $k_m = 0,79$ (= 19,2/24,3). Wird die

Tab. 3. Verlauf der Wärmeproduktion und Energieretention, MJ/d.

	Tag	ME	Wärme ¹⁾		Energieretention ¹⁾	
			CN	RQ	CN	RQ
Hunger	8	-0,6	20,0	19,9	-20,6	-20,5
	9	-0,6	19,6	19,6	-20,2	-20,2
	10	-0,6	19,3	19,1	-19,9	-19,7
Realimentation	1	24,3	20,3	22,8	4,0	1,5
	2	24,2	23,1	22,9	1,1	1,3
	3	24,2	24,5	23,5	-0,3	0,7
	4	24,2	25,0	23,9	-0,9	0,3
	5	24,2	24,0	23,1	0,1	1,1
	6	24,1	23,5	22,7	0,7	1,4
	7	24,1	23,9	23,2	0,2	0,9
	33	24,4	23,2	22,4	1,3	2,1
s_x	34	24,4	24,4	23,4	0,0	1,0
	35	24,4	23,9	23,0	0,5	1,5
	36	24,4	24,0	23,2	0,5	1,3
	$GD_T^{2)}$	0,28	0,39	0,33	0,48	0,45
		1,4	1,9	1,6	2,4	2,2

¹⁾ CN-Methode: RE (kJ) = 51,76 · C-Bilanz (g) - 19,47 · N-Bilanz (g), Wärme = ME - RE; RQ-Methode: Wärme (kJ) = 16,18 · O₂ (l) + 5,02 · CO₂ (l) - 5,99 · Harn-N (g), RE = ME - Wärme.

²⁾ Grenzdifferenz nach Tukey-Test, $\alpha = 0,05$.

umsetzbare Energie um die geringfügig vorhandene Energieretention auf Nullbilanz korrigiert, beläuft sich k_m auf 0,81 bzw. 0,84 je nachdem, ob die Energieretention aufgrund der CN-Methode oder der RQ-Methode zugrunde gelegt wird.

Diskussion

Im vorliegenden Experiment war von primärem Interesse, wie sich eine Hungerperiode auf den Energiewechsel in der nachfolgenden Realimentation auswirkt. Die Hungerperiode sollte dabei so gewählt werden, daß einerseits eine weitgehende Absenkung des Stoffwechsels eintrat, andererseits aber keine Probleme eines verstärkten Proteinabbaus ausgelöst würden. Aufgrund klassischer Hungerversuche (Breirem, 1936) erschien eine zehntägige Hungerperiode mit der Messung des Gesamtstoffwechsels vom 8. bis 10. Tag als zweckmäßig. Die Energiewechseldaten zeigen, daß sich in dieser Phase mit 85 % abgebauter Fettenergie und 15 % Energie aus Proteinabbau ($RQ = 0,72$) bzw. entsprechend einer Ausscheidung an Harnenergie von 3 % der gesamten Energieverluste (Wärme) die unter „Steady state“-Bedingungen des Nahrungsentzugs bekannten Werte einstellten (z. B. Kleiber, 1967). Die Übereinstimmung der beiden Bilanzmethoden (CN- und RQ-Methode) ist als Hinweis zu sehen, daß Glykogen während dieser Hungerphase am Energieumsatz nicht mehr beteiligt war, da die CN-Methode die Wärmeproduktion im Hungerzustand nur aus der Zersetzung von Protein und Fett berechnet und eine wesentliche Beteiligung von Glykogen am Energieumsatz zu einer Überschätzung der Wärmeproduktion im Vergleich zur RQ-Methode geführt hätte.

Für die in der Realimentation stattfindende Steigerung der Umsatzrate des Energiewechsels ist neben deren mittlerer Höhe vor allem die Geschwindigkeit der Umschaltung des Stoffwechsels sowie die Möglichkeit eines kompensatorischen Effektes von Interesse.

In vielen Untersuchungen wurde nachgewiesen, daß sich der Organismus einer Restriktion der Energiezufuhr oder einem völligen Nahrungsentzug durch Reduktion der Stoffwechselrate bis um 30 % zu adaptieren vermag (Mitchell, 1962; Apfelbaum, 1978). Unter der vorliegenden Bedingung einer bedarfsgerechten Vorfütterung konnte ein Unterschied in der Wärmeproduktion als Maßzahl der Stoffwechselrate zwischen Hungerphase und Wiederfütterung von 20 % beobachtet werden. Auf die verabreichte Diät bezogen errechnet sich ein Wärmezuwachs von 2,2 MJ/kg Futtertrockenmasse bzw. 12 % der aufgenommenen und 16 % der umsetzbaren Energie.

Ursächlich ist diese Wärmesteigerung auf verschiedene Faktoren zurückzuführen. Die mit der Aufnahme und Aufbereitung der Nahrung verbundene physikalische und chemische Aktivität dürfte dabei eine wesentliche Rolle spielen. Der unmittelbar mit Beginn der Ingestion stark ansteigende Sauerstoffverbrauch bzw. Wärmeumsatz wurde wiederholt beobachtet (Graham, 1976; Kirchgeßner und Müller, 1980a, b; McLean, 1982). Eine auf unterschiedliche energetische Effizienz der ATP-Bildung bei Energielieferung aus verschiedenen Substraten (Krebs, 1960) anfallende Wärme dürfte mitwirken, allerdings in nicht sehr starkem Maße, da das Versuchsfutter überwiegend aus Kohlenhydraten bestand und die

Effizienz der ATP-Regeneration zwischen Glucose und Körperfett als Energiesubstrate nur wenig verschieden ist. Eine bei Nahrungszufuhr stimulierte Umsatzrate per se bleibt zu diskutieren. Hierbei spielt auch der physiologische Status des Tieres eine Rolle. In Versuchen mit Ratten war die Wärmeproduktion in der Wiederfütterung nach 24ständigem Hunger bei zuvor ad libitum ernährten Tieren signifikant höher als bei restriktiv versorgten Tieren (Forsum et al., 1981). Diese Differenzierung der bei Nahrungszufuhr erhöhten Wärmeproduktion auf verschiedene Ursachen sollte Anlaß geben, den in der älteren Literatur verbreiteten Begriff der „Spezifisch dynamischen Wirkung“ nicht mehr zu gebrauchen. Die mit Nahrungszufuhr beobachtete Steigerung des Stoffwechsels ist nur teilweise von der Nahrung abhängig und darf deshalb nicht als spezifischer Nahrungseffekt bewertet werden.

Nach der Wiederfütterung stieg die Umsatzrate bzw. Wärmeproduktion spontan an und erreichte innerhalb von zwei Tagen nach beiden Bilanzmethoden ein die folgende Versuchszeit konstant bleibendes Niveau. Für die Übergangsphase lieferte die CN-Methode im Vergleich zur RQ-Methode eine deutlich erhöhte Energieretention bzw. erniedrigte Wärmeproduktion. Ein erklärender Hinweis ist der Kohlenstoffbilanz zu entnehmen, die zu Beginn der Nahrungszufuhr einen wesentlich erhöhten Kohlenstoffansatz aufzeigt. Er betrug 77 g C am ersten Realimentationstag, dagegen nur 4 ± 13 g C an den folgenden Tagen und 20 ± 10 g C in der zweiten Meßphase der Realimentation. Diese signifikant erhöhte Kohlenstoffretention am ersten Tag der Wiederfütterung läßt sich als Auffüllung von Glykogenspeichern deuten, da gezeigt worden ist, daß der Stoffwechsel nach Wiederfütterung mit Kohlenhydraten innerhalb von Minuten durch eine Änderung der Glucagon- und Insulinspiegel von Glucoseproduktion auf Glucoseutilisation umschaltet und daß sich die Menge an Leberglykogen innerhalb eines Tages normalisiert (Nilsson und Hultman, 1973; Felig et al., 1975). Diese Interpretation impliziert, daß die CN-Bilanzmethode, die auf der Annahme einer Retention von Körperenergie ausschließlich in Form von Fett und Protein beruht, die Energieretention am ersten Realimentationstag um rund 1 MJ überschätzt bzw. die Wärmeproduktion entsprechend unterschätzt. Nach dieser methodischen Korrektur geht aus beiden Meßverfahren hervor, daß sich der Energiestoffwechsel spontan an die Situation der Wiederfütterung innerhalb eines Tages anzupassen vermag.

Abgesehen von der Übergangsphase am ersten Tag der Wiederfütterung läßt sich aus der Konstanz der Wärmeproduktion bzw. Energieretention schließen, daß die vorangegangene Hungerperiode keinen kompensatorischen Effekt im Sinne einer zeitweilig überhöhten Energieretention bei entsprechend simultan erniedrigter Wärmeproduktion auslöste. Dies bedeutet, daß die energetische Verwertung der Nahrung über die gesamte Realimentationsphase konstant war. Kompensatorische Erscheinungen werden häufig bei wachsenden Tieren nach einer im frühen Wachstumsstadium stattfindenden restriktiven Nahrungszufuhr beobachtet. Die Tiere reagieren mit verbesserter Gewichtszunahme und Veränderung der Körperzusammensetzung in Richtung eines höheren Proteinansatzes. Die eigentliche Energieverwertung bleibt aber unbeeinflußt (Kirchgeßner und Roth, 1976; Kirchgeßner et al., 1979; Gädken et al., 1983).

Wird die Energiebilanz über die gesamte Versuchszeit erstellt, so erhält man während der Hungerphase bei linearem Verlauf des Umsatzrückgangs einen Verlust von 220 MJ Körperenergie und während der Realimentation aufgrund der geringfügig über dem Erhaltungsgleichgewicht liegenden Energiezufuhr einen Ansatz von 22 MJ. Daraus ergibt sich insgesamt ein Energieverlust von 198 MJ. Bei einer Energiedichte von 22 MJ/kg Δ Körpermasse (Kirchgeßner, 1982) errechnet sich daraus eine Verminderung des Körpergewichts von 9 kg. Dies deckt sich in etwa mit der gemessenen Veränderung des Körpergewichts von 205 kg zu Versuchsbeginn auf 198 kg zu Versuchsende. Eine gewisse Übereinstimmung zwischen Δ Energieretention und Δ Körpergewicht ist unter den vorliegenden Bedingungen auch zu erwarten, da die Versuchsdauer relativ lang war und außerdem völlige Konstanz der Nahrungszufuhr sowohl hinsichtlich Menge als auch Zusammensetzung vorlag.

Insgesamt demonstriert das Experiment, daß durch eine Hungerperiode bei kontrollierter Wiederfütterung auf Erhaltungsniveau eine deutliche Abnahme der Körperenergie zu erzielen ist. Im Gegensatz dazu war es nicht möglich, in Modellversuchen an Sauen durch unterschiedliche Mahlzeitenhäufigkeit bei ansonsten isoenergetischer Nahrungszufuhr auf dem Niveau des Erhaltungsbedarfes eine erhöhte Thermogenese zu manipulieren (Kirchgeßner und Müller, 1980a, 1981). Auch kohlenhydratfreie bzw. fettreiche Diäten führten zu keiner höheren Wärmeproduktion als gemischte Diäten (Kirchgeßner und Müller, 1980b; Hollomey et al., 1982; Müller und Kirchgeßner, 1982). Dabei ist zu betonen, daß in allen diesen Versuchen auf eine kontrollierte, nach dem Erhaltungsbedarf ausgerichtete Energiezufuhr geachtet wurde. Bei Übertragung der vorliegenden Resultate auf die Humanernährung dürfte dieser Aspekt vorrangig sein. Auf der Ebene des Individuums besteht allerdings die Schwierigkeit, daß dessen Erhaltungsbedarf nur sehr ungenau vorhersagbar ist. Nach unseren Messungen an gesunden 20- bis 40jährigen betrug die Standardabweichung der Einzelwerte des auf metabolische Körpergröße (Körpergewicht zur Potenz 0,75) bezogenen energetischen Erhaltungsstoffwechsels bis über $\pm 10\%$. Nimmt man beispielsweise nur eine Fehleinschätzung des echten, aber unbekannten Bedarfs von + 3 % in Kauf, ergibt sich kumulativ über ein Jahr betrachtet eine energetische Überversorgung von 90 MJ entsprechend langfristig einer Gewichtserhöhung von etwa 4 kg. Die auf Erhaltungsgleichgewicht ausgerichtete Energiezufuhr in der Humanernährung kann also für das Individuum gar nicht a priori streng kalkuliert werden, sondern muß durch langfristige Gewichtskontrolle gegebenenfalls nachgeregelt werden. Diesem Gesichtspunkt der laufenden Kontrolle zur Verhinderung eines Fehlverhaltens zwischen Energiezufuhr und Energiebedarf sollte gegenüber anderen Überlegungen und Manipulationen der Gewichtsreduktion höchste Priorität eingeräumt werden, was die Tierversuche auch deutlich unterstreichen.

Literatur

1. Apfelbaum M (1978) Proc Food Nutr Sci 2:543-559
2. Breirem K (1936) Biedermanns Zentralbl, Abt B, Tierernährung 8:463-498

3. Brouwer E (1965) Report of sub-committee on constants and factors. Proc 3rd Symp Energy Metabolism, EAAP-Publ 11:441–443, Academic Press, London New York
4. Felig P, Wahren J, Handler R (1975) Diabetes 24:468–475
5. Forsum E, Hillman PE, Nesheim MC (1981) J Nutr 111:1691–1697
6. Gädeken D, Böhme H, Oslage HJ (1983) Archiv Tierernährung 33:125–140
7. Graham NMCC (1976) Proc 7th Symp Energy Metabolism, EAAP-Publ 19:113–116, G de Bussac, Clermont-Ferrand
8. Han K (1973) Nutr Rep int 7:9–18
9. Hollomey S, Müller HL, Wolfram G, Kirchgeßner M (1982) Ernährungsumschau 29:217
10. Kirchgeßner M, Roth FX (1976) Züchtungskde 48:45–55
11. Kirchgeßner M, Dammert S, Gießler H (1979) Züchtungskde 51:96–102
12. Kirchgeßner M, Müller HL (1980a) Z Tierphysiol, Tierernährg u Futtermittelkde 43:48–56
13. Kirchgeßner M, Müller HL (1980b) Nutr Metab 24:1–12
14. Kirchgeßner M, Müller HL (1981) Ann Nutr Metab 25:362–370
15. Kirchgeßner M (1982) Tierernährung. 5. Aufl, DLG-Verlag, Frankfurt/Main
16. Kleiber M (1967) Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Paul Parey, Hamburg Berlin
17. Krebs H (1960) Arzneimittel-Forsch 10:369–373
18. McCracken KJ (1975) Br J Nutr 33:277–289
19. McLean JA (1982) Proc 9th Symp Energy Metabolism, EAAP-Publ 29:54–57, Agricultural Univ. of Norway, Aas-NLH, Norway
20. Mitchell HH (1962) The maintenance requirement of energy. In: Comparative Nutrition of Man and Domestic Animals, vol I, Academic Press, New York
21. Müller HL, Kirchgeßner M (1982) Ernährungsumschau 29:217
22. Nilsson L, Hultman E (1973) Scand J Clin Lab Invest 32:325–330

Eingegangen 22. August 1983

Für die Verfasser:

Dr. H. L. Müller, Institut f. Ernährungsphysiologie d. Techn. Universität München in Freising-Weihenstephan, 8050 Freising-Weihenstephan