

Energieumsatz: Einflussfaktoren, Modellierung und energetische Futterbewertung

2. Mitteilung: Das ATP-Konzept - Basis für Interpretation und Modellierung des Energiewechsels

Dr. Arthur Chudy (Rostock)

1. Einführung

Jede Forschungsrichtung, so auch die Energieforschung, benötigt für eine erfolgreiche wissenschaftliche Arbeit ein klares und möglichst interdisziplinär fundiertes theoretisches Konzept. Ein solches Konzept bildet die Richtschnur für die Weiterentwicklung des Fachgebietes, die Basis für theoretische Ansätze und Denkmodelle wie auch für die Gestaltung der experimentellen Arbeit, für den Zweck und das für die spezifische Fragestellung abgeleitete Design von Experimenten. Es unterliegt einer permanenten Überprüfung und Fortschreibung entsprechend dem Erkenntnisfortschritt.

Angesichts der bereits in der Einleitung zur 1. Mitteilung (CHUDY, 2000) aufgeführten kritischen Aspekte zu den derzeit vorherrschenden Auffassungen in der Energieforschung und vor allem in Anbetracht des enorm angewachsenen Kenntnisstands auf den Gebieten der Biochemie und Physiologie war es ein dringendes Erfordernis, ein neues theoretisches Konzept für die Interpretation des Energiewechsels homöothermer Organismen im allgemeinen und landwirtschaftlicher Nutztiere im besonderen zu kreieren. Dieses theoretische Grundgerüst soll dazu dienen, einige Ergebnisse und Erscheinungen besser zu verstehen, spezifische Fragen in den intermediären Umsetzungen zu klären sowie Konzepte für moderne Experimente und Forschungsaktivitäten mit hohem Erkenntnisgewinn zu entwickeln.

Aufgabe dieser 2. Mitteilung ist es dementsprechend, ein neues Denkmodell der nährstoff- bzw. substratspezifischen Verwertung der Energie des Futters im Organismus als Bilanz der ATP-gebundenen Energie, bezeichnet als „ATP Konzept“, zu präsentieren.

2. Biochemische Aspekte und Grundlagen des Stoff- und Energieumsatzes

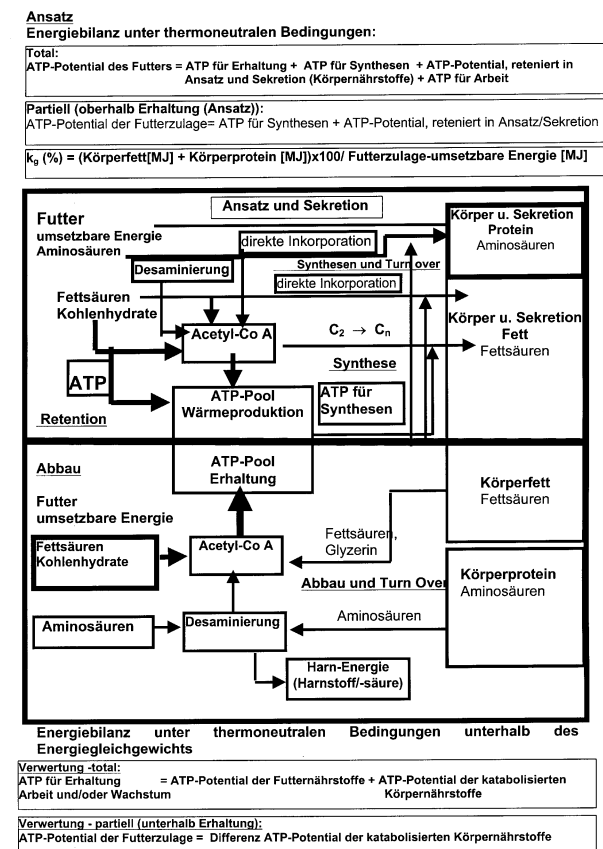
2.1 Nährstoffsynthese und -abbau

Die Verwertung der nutzbaren Energie in Futter- und Körpernährstoffen ist stofflich und energetisch determiniert durch die nährstoffspezifischen Stoffwechselwege für den Stofftransfer und damit abhängig von den Nährstoffen/Substraten selbst. Die Kardinalfrage ist daher, wie durch den theoretischen Ansatz (Modell) die Übereinstimmung zwischen der Verwertung des Futters in Abhängigkeit von der Nährstoffzusammensetzung und dem Bedarf der Tiere entsprechend ihres physiologischen Status reflektiert werden kann.

Der Stoff- und Energieumsatz im tierischen Organismus - schematisch dargestellt in Abbildung 1 - ist durch den Stoff- und Energietransfer von Futter- in Körpernährstoffe charakterisiert. Dem Tier steht dabei das ATP-Potential der absorbierten Futter- und mobilisierten Körpernährstoffe zur Disposition. ATP (Adenosintriphosphat) ist die Schlüsselsubstanz beim Energietransfer im Organismus. Es wird täglich in der Größenordnung der Körpermasse synthetisiert und abgebaut. Es fungiert gewissermaßen als die „einheitliche Energiewährung“ im Organismus. ATP

steht daher stellvertretend für den gesamten biochemischen Mechanismus der biologischen Energienutzung. Es hängt in erster Linie von den tierseitigen Faktoren, insbesondere vom physiologischen Status des Tieres und den exogenen Faktoren ab, wie das energetische Potential (ATP-Potential) für die verschiedenen metabolischen Funktionen genutzt wird.

Abbildung 1: Energieumsatz



Das ATP-Potential der Futtermittel wird graduell auf den einzelnen Ebenen des Stoffwechsels für die verschiedenen Stoffwechselfunktionen genutzt; gegebenenfalls bis hin zu einem Überschuss an Substraten und ATP-Potentialen, der substanziiell als Körpersubstanz (Körperfett und/oder -protein) gespeichert und/oder als Sekretionsprodukte (Milch, Eimasse) sezerniert wird. Alle Prozesse der Substrat- und Energieverwertung stehen daher direkt oder indirekt mit der ATP-Synthese in Verbindung. Für die anabolen Prozesse gibt es im intermediären Stoffumsatz zwei Hauptwege:

- **die Inkorporation** - den direkten Einbau von Substraten in die Körpersubstanz und Sekrete; insbesondere die direkte Inkorporation von Aminosäuren und Fettsäuren in Körperprotein bzw. Körperfett und
- **den Abbau bis zur C₂-Stufe**, dem **Acetyl-CoA**, als Schlüsselsubstanz zur **Synthese** bzw. **Resynthese von Körperfett** aus allen Nährstoffen.

Der Umfang ist jeweils von der Art der synthetisierten Körperprodukte und vom physiologischen Zustand abhängig. Beide Wege der Synthese benötigen ATP-gebundene Energie für Aktivierung, Transport und Kondensation (Einbau). Dabei ist der Energie-(ATP-) Verbrauch bei der Inkorporation von Fett- und Aminosäuren wesentlich geringer zu veranschlagen als bei der Synthese bzw. Resynthese aus Acetyl-CoA. Das erklärt u. a. die hohe Effizienz beim kompensatorischen Wachstum durch eine stark erhöhte Inkorporation der Aminosäuren bzw. die im Überernährungsbereich nachgewiesene hohe Verwertung des Fettes durch die direkte Inkorporation der Futter-Fettsäuren (gemessener Anteil bis zu 75 %) in das Körperfett (CHUDY, 1967 und CHUDY, 2000).

Bei der **Proteinsynthese** wird insbesondere im Hinblick auf die essentiellen Aminosäuren - ergänzt durch die Synthese nicht essentieller Aminosäuren - nahezu ausschließlich nur der erste Weg beschritten. Dabei wird das in den einzelnen Aminosäuren akkumulierte ATP-Potential direkt in das Körperprotein transferiert (= 100 % Verwertung). Die Effizienz wird durch den ATP-Verbrauch (mol ATP/mol Aminosäure bzw. mol ATP/mol Protein) bestimmt, wobei der Verbrauch von Substratenergie (ME), d. h. die Totalverwertung (kJ ME/kJ AS bzw. Protein), durch die Effizienz der dazu umgesetzten Substrate in der ATP-Synthese bestimmt wird. Nur diese Unterschiede in der Effizienz der Substrate bei der ATP-Synthese führen, thermoneutrale Bedingungen vorausgesetzt, zu Differenzen in der Wärmeproduktion.

Bei der Inkorporation geht das insgesamt in dem betreffenden Substrat akkumulierte ATP-Potential direkt über in das daraus synthetisierte Tierprodukt (Ansatz und/oder Sekret). Bei Aminosäuren und Fettsäuren wird somit das gesamte ATP-Potential (vergl. Tab. 2) und bei der Fettsynthese aus Acetyl-CoA dessen ATP-Potential in der Körpersubstanz bzw. in den Sekretionsprodukten akkumuliert. Die Inkorporation gibt es nicht zum Nulltarif. Sie erfordert ATP-gebundene Energie. Nach BERGNER (1996) wird dieser Energiebedarf bei der Eiweißsynthese auf mindestens 8 mol ATP/mol Peptidbindung geschätzt, der aus dem Abbau von anderen Substraten (z. B. Glukose) abgedeckt werden muss.

Überschüsse an Acetyl-CoA münden in die Fettsynthese ein, indem diese C₂-Moleküle stufenweise zu langkettigen gesättigten Fettsäuren und Glycerin kondensiert und in Fettdepotgeweben abgelagert bzw. in Tierprodukten sezerniert werden. Die Kondensation von Acetyl-CoA zu

Fettsäuren und Glycerin, d. h. die Fettsynthese, benötigt ATP-gebundene Energie aus dem ATP-Pool. Der kalkulierte ATP-Bedarf für die Fettsynthese (nach BERGNER, 1996) ist in Tabelle 1 für Palmiat und Laurinat sowie Glycerin aus verschiedenen Ausgangssubstraten aufgeführt. Er kann im Mittel mit 0,45 mol ATP/mol ATP der Fettsäure bzw. mit 0,2 mol ATP/mol ATP des Glycerins bzw. mit ≈ 0,4 mol ATP/mol ATP, gespeichert im Fett, veranschlagt werden. Allerdings ist dieser ATP-Verbrauch teilweise auch als eine Art Energiespeicherung zu werten, da davon ein bedeutender Teil bei der Spaltung des Körperfetts zu Acetyl-CoA zurückgewonnen werden kann.

Bei der direkten Inkorporation von Aminosäuren und Fettsäuren und auch bei der Fettsynthese findet ein an Stoffgruppen (ganze Moleküle bzw. die C₂-Gruppen) gebundener Energietransfer (Energiepotentiale) in die Körpersubstanz und/oder -sekrete (Milch, Ei) statt. Dabei werden die transferierten Stoffgruppen und Energiepotentiale unverändert weitergeleitet und als Körpersubstanz akkumuliert, ohne dass sie am eigentlichen Energieumsatz beteiligt sind. Nur der Transfer und der Einbau verbrauchen ATP-gebundene Energie. Demzufolge sind auch die Protein- und Fettsynthese ATP-äquivalent, d. h. auch bei der Energielieferung für die Protein- und Fettsynthese gilt die ATP-äquivalente Vertretung der Nährstoffe, vorausgesetzt es gibt keine Wärmekompensation (d. h. es herrschen strikt thermoneutrale Bedingungen). Darüber hinaus sind in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand der Tiere die Auswirkungen der Prioritäten im Stoff- und Energieumsatz zu berücksichtigen.

Der **Nährstoffabbau** und damit die katabolen Prozesse verlaufen über das Acetyl-CoA als Schlüsselsubstanz und universelle C₂-Stufe. Ab der C₂-Stufe, dem Acetyl-CoA, der entscheidenden Unifizierung aller Nährstoffe im Stoff- und Energieumsatz, wird im Stoffwechselgeschehen nicht mehr zwischen den Substraten, d.h. nach der Herkunft der Bausteine, differenziert. Entscheidend ist die Stoffwechsellage, ob der Abbau zur ATP-Energiegewinnung über den Zitronensäurezyklus fortgeführt wird oder ob bei Energieüberschuss eine Kondensation der C₂-Elemente zu Fettsäuren, d. h. die Fettsynthese einsetzt.

Bei den Aminosäuren ist der Abbau zu Acetyl-CoA mit der Desaminierung verbunden; sie ist für die Energiegewinnung von untergeordneter Bedeutung, führt aber zu bedeutenden Energieverlusten (Harnstoff). Der weitere Stoffabbau führt nach der Desaminierung der Aminosäuren ebenso wie bei Kohlenhydraten und Fetten über das

Tabelle 1: ATP-Bedarf bei der Fettsynthese

Nährstoff	bis Acetyl-CoA	Citratcyclus	Gesamt	Fettsynthese			Bedarf			ATP-Verbrauch				ATP-Akkumulation	ATP-Einsatz (gesamt)	
				Produkt	mol	mol AcCoA	bis AcCoA	mol AcCoA	mol ATP	mol ATP für NADH	mol ATP/mol FS	mol ATP/mol FS	mol ATP/g FS			mol ATP/MJ FS
Kohlenhydrat																
Glukose	14	24	38,0	Palmiat	5	10	70	8	49	12	61	0,47	0,24	6,12	129	181
Glukose	14	24	38,0	Laurinat	4	6	56	6	35	8	43	0,45	0,22	5,82	95	139
Glukose	14	24	38,0	Glycerin	1		8	2			8	0,18	0,04	2,41	44	46
flüchtige Fettsäuren																
Acetat	-2	12	10,0	Palmiat	16	16	-32	8	49	6	55	0,43	0,21	5,52	129	247
Acetat	-2	12	10,0	Laurinat	12	6	-24	6	35	4	39	0,41	0,20	5,28	95	158
Butyrat	4	24	28,0	Palmiat	6	12	24	8	49	10	59	0,46	0,23	5,92	129	209
Lactat	6	12	18,0	Palmiat	8	8	48	8	56	0	56	0,43	0,22	5,62	129	152
Alkohol	4	12	16,0	Palmiat	8	8	32	8	49	7	56	0,43	0,22	7,58	129	152
Propionat	6	12	18,0	Glycerin	2			2			10	0,23	0,05	3,01	44	54

Tabelle 2: ATP-Potentiale der Hauptnährstoffe (Substrate) beim oxydativen Abbau (nach BERGNER, 1996)

Nährstoff	Gehalt			ATP zur C ₂ -Stufe		ATP gesamt			ATP relativ zu Glukose		
	g per mol	kJ per mol	kJ per g	mol	Prozent	mol	mol per g	mol per MJ	per mol	per g	per MJ
Glukose	180	2820	15,7	14	36,8	38,0	0,21	13,5	100	100	100
Flüchtige Fettsäuren											
Acetat	60	876	14,6	-2	-20,0	10,0	0,17	11,4	26,3	79	85
Propionat	74	1537	20,8	6	33,3	18,0	0,24	11,7	47,4	115	87
Butyrat	88	2197	25,0	4	14,3	28,0	0,32	12,7	73,7	151	95
Isobutyrat	102	2195	21,5	15	55,6	27,0	0,26	12,3	71,1	125	91
Valeriat	102	2838	27,8	11	31,4	35,0	0,34	12,3	92,1	163	92
Isovaleriat	102	2838	27,8	-1	-2,9	35,0	0,34	12,3	92,1	163	92
Lactat	74	1373	18,6	6	33,3	18,0	0,24	13,1	47,4	115	97
Alkohol	46	1367	29,7	4	25,0	16,0	0,35	11,7	42,1	165	87
Formiat	46		0,0	0	0,0	0,0	0,00		0,0	0	
Fett											
Glycerin	92	1662	18,1	10	45,5	22,0	0,24	13,2	57,9	113	98
Fettsäuren (FS), gesättigt											
Capronat	116	3497	30,1	8	18,2	44,0	0,38	12,6	115,8	180	93
Caprylat	144		0,0	13	21,3	61,0	0,42		160,5	201	0
Caprinat	172	6091	35,4	18	23,1	78,0	0,45	12,8	205,3	215	95
Laurinat	200	7392	37,0	23	24,2	95,0	0,48	12,9	250,0	225	95
Myristat	228	8694	38,1	28	25,0	112,0	0,49	12,9	294,7	233	96
Palmitat	256	9970	38,9	33	25,6	129,0	0,50	12,9	339,5	239	96
Stearat	284	11300	39,8	38	26,0	146,0	0,51	12,9	384,2	244	96
Arachinat	312	12657	40,6	43	26,4	163,0	0,52	12,9	428,9	247	96
Fettsäuren, ungradzahlige											
Propionat	74	1537	20,8	6	33,3	18,0	0,24	11,7	47,4	115	87
Valeriat	102	2838	27,8	11	31,4	35,0	0,34	12,3	92,1	163	92
Fettsäuren, ungesättigt											
Linolsäure	280		0,0	34	23,9	142,0	0,51		373,7	240	0
Protein (Aminosäuren)											
Glycin	75	983	13,1	-1,5	-33,3	4,5	0,06	4,6	11,8	28	34
Alanin	89	1625	18,3	1,5	11,1	13,5	0,15	8,3	35,5	72	62
Serin	104	1437	13,8	-1,5	-14,3	10,5	0,10	7,3	27,6	48	54
Cystin	89	2227	25,0	4,5	27,3	16,5	0,19	7,4	43,4	88	55
Prolin	115	2727	23,7	16,5	57,9	28,5	0,25	10,5	75,0	117	78
Hydroxyprolin	131	1979	15,1	4,5	21,4	21,0	0,16	10,6	55,3	76	79
Glutaminsäure	117	2261	19,3	13,5	52,9	25,5	0,22	11,3	67,1	103	84
Glutamin	132	2924	22,2	13,5	52,9	25,5	0,19	8,7	67,1	92	65
Asparaginsäure	132	1619	12,3	0	0,0	12,0	0,09	7,4	31,6	43	55
Threonin	119	2100	17,6	5,5	31,4	17,5	0,15	8,3	46,1	70	62
Threonin	119	2100	17,6	7,5	38,5	19,5	0,16	9,3	51,3	78	69
Methionin	117	3558	30,4	7,5	38,5	19,5	0,17	5,5	51,3	79	41
Valin	117	2930	25,0	18,5	60,7	30,5	0,26	10,4	80,3	123	77
Leucin	131	3580	27,3	1,5	4,0	37,5	0,29	10,5	98,7	136	78
Isoleucin	131	3580	27,3	14,5	37,7	38,5	0,29	10,8	101,3	139	80
Lysin	146	3682	25,2	7	22,6	31,0	0,21	8,4	81,6	101	62
Arginin	174	3790	21,8	15	55,6	27,0	0,16	7,1	71,1	74	53
Histidin	155	3317	21,4	10,5	46,7	22,5	0,15	6,8	59,2	69	50
Tryptophan	204	5565	27,3	6,5	15,3	42,5	0,21	7,6	111,8	99	57
Phenylalanin	165	4646	28,2	0,5	1,4	36,5	0,22	7,9	96,1	105	58
Tyrosin	180	4478	24,9	3,5	8,9	39,5	0,2	8,8	103,9	104	65

Acetyl-CoA. Im Ergebnis dieser Prozesse entstehen ATP-gebundene Energiepotentiale (ATP-Äquivalente) und partiell Wärme, wobei nach Verbrauch der ATP-Äquivalente die gesamte Energie der Substrate in Wärme überführt wird.

Acetyl-CoA verkörpert eine gravierende Zäsur im Stoff- und Energiewechsel. Es untergliedert den Umsatz einerseits in den unifizierenden Abbau der Nährstoffe bis zur

C₂-Stufe und andererseits in die Verwertung der C₂-Stufe durch Oxidation zur Energiegewinnung bzw. durch Synthese zur Energiespeicherung. In Tabelle 2 werden die bioenergetischen Berechnungen von BERGNER (1996) unter diesem Aspekt systematisiert und vergleichend dargestellt.

Der ATP-Gewinn aus dem Abbau bis zur C₂-Stufe ist substratspezifisch. Bei Kohlenhydraten (Glukose) ist bis zur

C₂-Stufe ein relativ hoher ATP-Gewinn (14 mol ATP/mol Glukose) zu verzeichnen, weshalb die Kohlenhydrate die höchste Effizienz bei der ATP-Synthese erreichen. Er trägt in Prozent der Gesamtausbeute bei Glukose 36,8 %, bei den flüchtigen Fettsäuren schwankend zwischen -20 % (= ATP-Verbrauch) bei der Essigsäure (Acetat) und 55,6 % bei Isobutytrat, bei den Fettsäuren zwischen 11,1 beim Butyrat und 33,3 % beim Propionat bzw. bei den Aminosäuren zwischen -33,3 % bei Glycin und 57,9 % bei Prolin. Die Besonderheit besteht nun darin, dass dieser ATP-Gewinn sowohl bei der ATP-Synthese als auch bei der Fettsynthese wirksam wird und im ATP-Pool nicht differenziert werden kann. Dem Organismus steht somit ein Mix aus dem insgesamt im Vorabbau anfallenden ATP-Gewinn und der ATP-Synthese über den Zitronensäurezyklus aus Acetyl-CoA zur Verfügung. Die Folge davon ist, dass je nach den Proportionen zwischen ATP- und Fettsynthese eine nicht erfassbare Variation in der Verwertung der Energie zu verzeichnen ist. Schließt man in diese Überlegungen die substratspezifischen Wechselwirkungen und den „Turn-over“ bei Amino- und Fettsäuren ein, ergeben sich berechnete Zweifel an der objektiven Messbarkeit der energetischen Verwertung überhaupt.

Die **Differenzen in der Effizienz der Substrate** bei der ATP-Synthese insgesamt sind in Relation zur Glukose in Tabelle 2 (letzte Spalte) - relativ per MJ - aufgeführt. Die Differenzen zwischen den Nährstoffen und innerhalb dieser zwischen den einzelnen Substraten sind beträchtlich. So variieren die Verwertungsrelationen bei Fettsäuren zwischen 85 % (Acetat) und 97 % (Laktat), bei Aminosäuren zwischen 34 % (Glycin) und 84 % (Glutaminsäure) des ATP-Potentials der Glukose. Diese Verwertungsrelationen bestimmen bei ATP-Äquivalenz die Differenzen in der Wärmeproduktion und müssen bei allen experimentellen Untersuchungen und theoretischen Konzepten bis hin zur praktischen Fütterung im Zusammenhang mit der energetischen Futterbewertung gebührende Berücksichtigung finden!

Die **Körpernährstoffe (Fett und Eiweiß)** werden bei Unterernährung ebenso wie die im Rahmen des „Turn-over“ freigesetzten Amino- und Fettsäuren zur Energiegewinnung bzw. zum Stoffansatz über diese Stoffwechselwege umgesetzt. Bei den freien Aminosäuren und Fettsäuren wird im Intermediärstoffwechsel nicht nach der Herkunft der Substrate differenziert.

Alle Arbeits- und Syntheseprozesse verbrauchen ATP-Energie. Ebenso wird auf Zellebene ATP-Energie für die Aufrechterhaltung der lebenserhaltenden Funktionen, Potentiale und anderer stauerhaltender Reaktionen aufgewendet. Das bedeutet letztlich, dass alle Stoffwechselreaktionen mit Ausnahme der chemischen Wärmeregulation durch ATP-gebundene Energie aus dem gemeinsamen ATP-Pool gespeist werden. Daraus folgt, dass generell die **energetische Wirkung der Nährstoffe (Substrate) nur diejenige sein kann, die ihrer Effizienz bei der ATP-Synthese entspricht.**

Aus energetischer Sicht münden letztlich alle Umsetzungsprozesse in eine Bilanz der ATP-gebundenen Energie (ATP-Äquivalente) ein. Der substanzelle Umsatz (Turn-over bzw. Proteinsynthese im Pansen) ist dabei im Gegensatz zur stofflichen Betrachtung der Stoffwechselvorgänge unbedeutend, da die energetischen Umsetzungen nicht differenziert werden können und letztlich alle in einen einheitlichen ATP-Pool (ATP-Bilanz) einmünden. Es ist auch unerheblich, wo und auf welcher Ebene diese Prozesse stattfinden. Ob sie - wie beispielsweise beim Wiederkäuer - in den vorgeschalteten Verdauungs-

prozessen im Pansen (wie z. B. die Bildung von Mikrobenprotein und dessen anschließende Resorption und Umsetzung im Intermediärstoffwechsel) - oder - wie bei Monogastriden - faktisch ausschließlich im postabsorptiven Intermediärstoffwechsel ablaufen. Insofern ist auch die „Bilanz des Verdauungstraktes“, d. h. z. B. bei Wiederkäuern auch das „verdauliche Rohprotein“, eine relevante stoffliche Bezugsgröße für die energetische Futterbewertung.

Alle Körpernährstoffe und Sekrete (Tierprodukte) entstehen unter Verbrauch ATP-gebundener Energie. Ebenso ist der nicht-thermische „Erhaltungsbedarf“ die Bilanz aus dem Energiegewinn bei den lebensnotwendigen und dem Organismus entsorgenden Abbaureaktionen und dem Energieverbrauch der lebenserhaltenden Synthesen bzw. Resynthesen, also letztlich ein Bedarf an ATP-Äquivalenten zur Aufrechterhaltung der Potentiale und zur substanzuellen Reproduktion des Körpers.

ATP-Äquivalente können im Organismus nicht gespeichert werden, sodass ATP-Synthese und ATP-Verbrauch stets im Gleichgewicht stehen und alle energetischen Umsetzungen auf dieser Ebene letztlich unmittelbar in Form von Wärme (Wärmeproduktion) in Erscheinung treten.

Die absolute Höhe der Energieverwertung bei der ATP-Synthese kann experimentell nicht bestimmt werden. Für diese überaus wichtigen energetischen Verwertungsprozesse können lediglich die **Verwertungsrelationen zwischen den Nähr- (Substraten) und Futterstoffen** ermittelt werden. Diese Verwertungsrelationen können nur im Unterernährungsbereich gemessen werden und zwar in Differenz-(Ersatz-)versuchen mit ausgewachsenen Tieren im Bereich zwischen ca. 45 und 95 % des Energieerhaltungsbedarfs unter thermoneutralen Bedingungen sowie unter Ausschaltung des Einflusses der Glukoneogenese.

Als wesentliche Schlussfolgerung ergibt sich aus diesen Betrachtungen als Ausgangspunkt für alle weiteren Forschungen die folgende **Arbeitshypothese**:

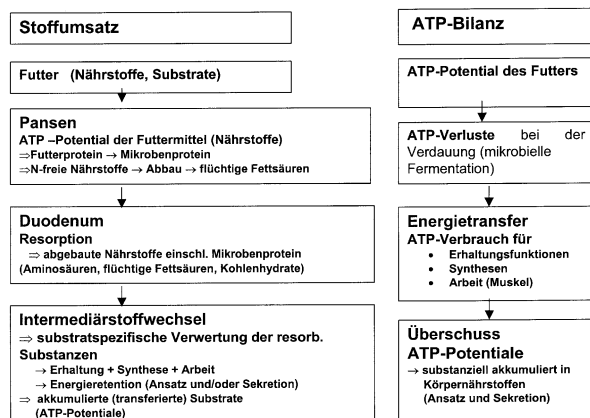
- Es gibt objektiv nur einen wesentlichen Prozess der Energiegewinnung (-verwertung), die ATP-Synthese, d. h. den Nährstoffabbau über Acetyl-CoA und den Zitronensäurezyklus (Verbrennung von H₂ und O₂ zu H₂O mit der Abspaltung des CO₂ durch Decarboxylierung ohne Energiegewinn). Demzufolge sind die einzigen objektiven Verwertungsgrößen die Relationen in der Verwertung bei der ATP-Synthese zwischen den Nährstoffen bzw. zwischen den einzelnen Substraten (Aminosäuren, Fettsäuren, Glycerin, Glukose und flüchtige Fettsäuren usw.), die aus der Spaltung der Nährstoffe (Futter- und Körpernährstoffe) in ihre Bestandteile hervorgehen.
- Alle bisherigen Verwertungsgrößen - für Erhaltung (k_m), für Ansatz (k_g), oder differenziert für Protein- (k_p) und Fettansatz (k_f) - sind demgegenüber sekundäre Erscheinungen. Sie sind das Ergebnis (Resultanten) von Wechselwirkungen und Überlagerungen der verschiedenen Teilprozesse, worauf bereits in der 1. Mitteilung (CHUDY, 2000) näher eingegangen wurde.

2.2 Energieumsatz - eine Bilanz der ATP-gebundenen Energie

Die Bilanz der ATP-gebundenen Energie ist im Zusammenhang mit den stofflichen Umsetzungen für Wiederkäuer in Abbildung 2 schematisch dargestellt. Dem tierischen Organismus steht das in den Futternährstoffen

bzw./und bei Abbauprozessen das in den Körperrnährstoffen gebundene Potential an ATP-Äquivalenten zur Verfügung. Die Effizienz seiner Nutzung hängt somit fast ausschließlich von den tierseitigen Faktoren ab, insbesondere vom physiologischen Zustand der Tiere. Ab der Stufe der Resorption (Verdauung) besteht - unabhängig von Tierart, Rasse sowie Produktionsrichtung - eine direkte Beziehung sowohl zu den unproduktiven lebenserhaltenden als auch zu den produktiven Leistungen (Akkumulation und Sekretion von Körperrnährstoffen) des tierischen Organismus. Das ATP-Potential der Futtermittel, Futternährstoffe und Substrate steht somit in direkter Beziehung zur Leistung des tierischen Organismus.

Abbildung 2: Stoff- und Energieumsatz der Wiederkäuer



Das mit dem Futter aufgenommene ATP-Potential wird zunächst im Pansen unter energetischen Verlusten umgesetzt bzw. aufbereitet. Dabei sind die mikrobiellen Umsetzungen - wie z. B. die mikrobielle Proteinsynthese - ebenso ATP-abhängig wie die entsprechenden intermediären Stoffwechselprozesse im Tier. Die Resorption der Endprodukte der Fermentation und der Mikroorganismen erfolgt über die Pansenmucosa bzw. im Duodenum. Das mit den resorbierten Substraten verfügbare ATP-Potential wird für Erhaltungsfunktionen, Synthesen und für die physische Arbeit genutzt. Der Überschuss wird stofflich und energetisch reaktivierbar in Körperrnährstoffen (Protein und Fett) akkumuliert bzw. in Sekreten (Milch, Eier) ausgeschieden.

Die **Bilanz der ATP-gebundenen Energie** ist die **einzige additive Nettoenergiebilanz** im Organismus, weil die Futterenergie, der Energiebedarf für Erhaltungs- und Synthesefunktionen wie auch die Körperrnährstoffe selbst (Ansatz, Sekrete) und der Energiebedarf für die physische Arbeit in einem additiven Maßstab, der ATP-bezogenen Energie, abgeleitet aus experimentell ermittelten bzw. kalkulierten Relationen der Energieverwertung bei der ATP-Synthese, erfasst und ausgedrückt werden können:

$$\begin{aligned} \text{ATP-Energie (Potential) des Futters} = & \text{ATP-Energie Bedarf für Erhaltungsfunktionen (nicht thermischer Energiebedarf)} \\ + & \text{ATP-Energie Bedarf für die Synthese von Körperrnährstoffen (-substanzen)} \\ - & \text{ATP-Energie Synthese aus katabolisierten Körperrnährstoffen (inkl. Turn over)} \\ + & \text{ATP-Energie Bedarf für Muskelarbeit} \\ + & \text{ATP-Energie (Potentiale) retiniert in Ansatz und/oder Sekretionsprodukten (Fett, Protein, Laktose)} \end{aligned}$$

Diese globalen Betrachtungen müssen jedoch zur Aufdeckung von Kausalzusammenhängen weiter vertieft werden. Die an stoffliche Prozesse gebundenen energetischen Umsetzungen müssen im Detail betrachtet, systematisiert und möglichst realitätsnah modelliert werden, um Klarheit und Erkenntnisgewinn bzw. Grundlagen für neue Konzepte und experimentelle Ansätze in der Energieforschung zu schaffen.

2.3 ATP-Konzept

Die vorstehenden Ausführungen zusammenfassend kann das ATP-Konzept mit folgenden Fakten charakterisiert werden:

- Alle energetischen metabolischen Prozesse auf den substratspezifischen Stoffwechselwegen benötigen oder produzieren ATP-gebundene Energie.** Einzige Ausnahme ist die chemische Wärmeregulation. Sie ist mit höchster Priorität durch den Wärmebedarf (WB) der Tiere (siehe 1. Mitteilung, Abb. 2), hauptsächlich in Abhängigkeit von Umgebungstemperatur, Körpermasse und Fütterungsniveau reguliert. Hierbei werden unabhängig vom Bedarf an ATP-Energie Futter- und/oder Körperrnährstoffe oxidiert, wenn der Wärmebedarf aus dem Wärmeanfall bei den Erhaltungs- und Syntheseprozessen zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur nicht gedeckt werden kann. In diesen speziellen Fällen werden sogar ATP-Potentiale ungenutzt in Wärme umgesetzt, da ATP-Energie nicht gespeichert werden kann.
- Synthetisierte Körperrnährstoffe**, retiniert als Fett- und Proteinansatz und /oder Sekretionsprodukte (z. B. Milch, Eier), **sind transferierte ATP-Potentiale** (Substrate) von Futter- oder beim Turn-over teilweise von Körperrnährstoffen. Sie sind Substrate und Energiepotentiale, die lediglich von einem Status in einen anderen transferiert, real energetisch nicht umgesetzt werden und demzufolge auch nicht in den oxidativen Energiewechsel involviert sind.
- Schlussfolgernd daraus ergibt sich, dass **im Organismus nur eine reale Energieverwertung stattfindet - die ATP-Synthese aus Substraten der Futternährstoffe und Körperrnährstoffe** (letztere aus dem Turn-over und/bzw. aus dem Nährstoffabbau bei Unterernährung), unterteilt in zwei Schritte, den Vorabbau zu Acetyl-CoA als ersten und die Oxidation von Acetyl-CoA im Zitronensäurezyklus als zweiten Schritt. Demzufolge bestimmt letztlich allein die Effizienz der bei der ATP-Synthese partiell umgesetzten Substrate den Energieumsatz, speziell die Wärmeproduktion, und zwar quantitativ und qualitativ.
- ATP-gebundene Energie kann vom Organismus nicht gespeichert werden.** Dementsprechend befindet sich der ATP-Pool permanent in einem Gleichgewicht zwischen ATP-Synthese und ATP-Verbrauch. ATP wird täglich in Mengen, die in der Größenordnung der Körpermasse liegen, synthetisiert und abgebaut. Auf der Ebene des ATP-Pools kann nicht mehr nach der substratspezifischen Herkunft differenziert werden.
- Überschüsse an ATP-gebundener Energie (ATP-Potentiale)** kann der Organismus nur **durch den Transfer der Substrate (ATP-Potentiale) in Körperfett und/oder -protein (Ansatz und Sekretion von Tierprodukten (Milch, Eier usw.)) speichern und/oder für physische Arbeit nutzen.**
- Der „nicht thermische“ Energiebedarf für die Erhaltungsfunktionen ist im wesentlichen ein Bedarf an ATP-gebundener Energie. Das Wirkungspotential der

Nährstoffe für diese Stoffwechsellleistung entspricht ihrem ATP-Bildungsvermögen (ATP-Äquivalenz).

7. Bezogen auf die durch den Organismus nutzbare Energie gilt **über alle Stoffwechselbereiche hinweg** für alle Futter- und Körpernährstoffe - vergleichbar mit Rubner's „Gesetz von der isodynamischen Wirkung der Nährstoffe“ - **die energetische Vertretungsäquivalenz der Nährstoffe entsprechend ihrem ATP-Potential, d. h. ihrem Gehalt an ATP-bezogener Energie.** Eine Ausnahme bildet lediglich die chemische Wärmeregulation, wo sich die Nährstoffe gemäß Rubner's „Gesetz von der isodynamischen Wirkung der Nährstoffe“ entsprechend ihrem Gehalt an umsetzbarer Energie bei der Deckung des Wärmebedarfs gegenseitig vertreten.
8. **ATP-Potentiale bzw. ATP-gebundene Energie der Nähr- und Futterstoffe (Substrate) können tierexperimentell direkt absolut nicht gemessen werden.** Experimentell **bestimmbar sind nur die Verwertungsrelationen zwischen den Nährstoffen** (Substraten), d. h. **die Vertretungsäquivalenz der Nährstoffe** (Substrate) bei der ATP-Synthese. Dazu sind entsprechende Ersatz- bzw. Differenzversuche im Unterernährungsbereich unter thermoneutralen Bedingungen mit - in der Regel - ausgewachsenen (männlichen) Tieren erforderlich.
9. Die **Bilanz der ATP-gebundenen Energie** ist die **einzigste additive Nettoenergiebilanz** im Organismus, weil die Futterenergie, der Energiebedarf für Erhaltungs- und Synthesefunktionen wie auch die Körpernährstoffe selbst (Ansatz, Sekrete) und der Energiebedarf für

die physische Arbeit in einem additiven Maßstab, der ATP-bezogenen Energie (abgeleitet aus experimentell ermittelten bzw. kalkulierten Relationen der Energieverwertung bei der ATP-Synthese), erfasst und ausgedrückt werden können.

3. Modell des Energieumsatzes

3.1 Modellaufbau

Die Problematik der mathematischen Formulierung des Energieumsatzes auf der Basis des ATP-Konzeptes besteht hauptsächlich darin, dass ATP und damit die ATP-gebundene Energie quantitativ absolut nicht gemessen werden kann. Demzufolge kann nur mit relativen, aus den Relationen in der Effizienz der Substrate abgeleiteten Größen gearbeitet werden.

Angesichts der Tatsache, dass die Deckung des Wärmebedarfs bei homöothermen Organismen höchste Priorität hat, wird der Energieumsatz bis zur Erreichung des Gleichgewichtes im Wärmeaustausch mit der Umgebung durch die Deckung des Wärmebedarfs in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur und Körpermasse bestimmt. Der Wärmebedarf kann über entsprechende Funktionen definiert werden (siehe 1. Mitteilung, CHUDY, 2000).

Die nachfolgenden Modellbetrachtungen werden auf den thermoneutralen Bereich, d. h. auf den Bereich Wärmeproduktion > Wärmebedarf, eingeschränkt. Im Modell sind folgende Größen relevant:

Absolute (messbare) Parameter

Resorbierte Energie (RE)	=	$a_1[\text{MJ/g}]S_i$ [g]	(Bruttoenergie der resorbierten Substrate (S_i) im Stoffwechsellpool)
Energieansatz (EA)	=	$a_1[\text{MJ/g}] S_i$ [g]	(Bruttoenergie der Körpernährstoffe - S_i = Körperprotein (Aminosäuren) und Körperfett (Fettsäuren und Glycerin))
<i>Fettansatz (FEA)</i>	=	$a_{1i}[\text{MJ/g}] S_i$ [g]	(S_i = Körperfett (Fettsäuren (FS _i) und Glycerin (GL)))
<i>Proteinansatz (PEA)</i>	=	$a_{1i}[\text{MJ/g}] S_i$ [g]	(S_i = Körperprotein (Aminosäuren (AS _i)))
Harnenergie (HE)	=	$a_1[\text{MJ/g}] S_i$ [g]	(Energie der Harninhaltsstoffe (S_i))
Harn N (HN)	=	N [g/d]	(N Exkretion im Harn)
Wärmeproduktion (WP)	=	RE - EA - HE	

Relative (indirekt messbare) Parameter

Verwertungsrelation bei der

ATP-Synthese (k_i)	=	$k_i = S_i$ [mol ATP/MJ RE] / S_{Glukose} [mol ATP/MJ RE] (= 13,5)
<i>bis Acetyl-CoA</i> (k_{1i})	=	$k_{1i} = S_i$ [mol ₁ ATP/MJ RE] / S_{Glukose} [mol ₁ ATP/MJ RE] (= 13,5)
<i>ab Acetyl-CoA</i> (k_{2i})	=	$k_{2i} = S_i$ [mol ₂ ATP/MJ RE] / S_{Glukose} [mol ₂ ATP/MJ RE] (= 13,5)
		$k_i = k_{1i} + k_{2i}$

Energieumsatz Inkorporation

Aminosäuren	=	$a_{1i}[\text{MJ/g}] AS_i$ [g] * k_3 {mol ATP/AS _i [MJ RE]}
Fettsäuren	=	$a_{1i}[\text{MJ/g}] FS_i$ [g] * k_3 {mol ATP/FS _i [MJ RE]}
Glycerin	=	$a_{1i}[\text{MJ/g}] GL_i$ [g] * k_3 {mol ATP/GL _i [MJ RE]}

Fettsynthese aus Acetyl-CoA

Fettsäuren	=	S_i [mol ₃ ATP/MJ RE] + k_4 {mol ATP/FS _i [MJ RE]}
Glycerin	=	S_i [mol ₃ ATP/MJ RE] + k_5 {mol ATP/FS _i [MJ RE]}

Aminosäuresynthese

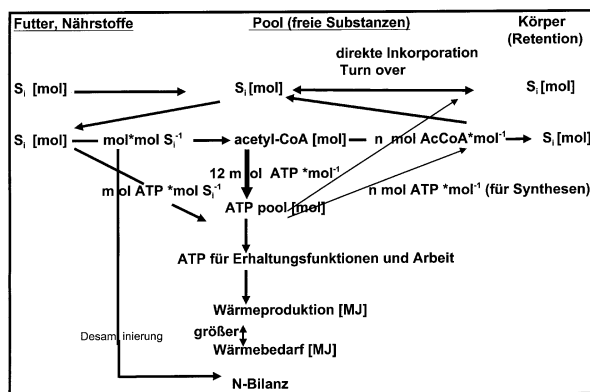
nicht essentielle AS	=	S_i [mol ₄ ATP/MJ RE] + k_6 {mol ATP/FS _i [MJ RE]}
----------------------	---	--

In Abbildung 3 ist das Modell des Energieumsatzes dargestellt, wobei verallgemeinernd und quantifizierend die nachfolgend aufgeführten Erkenntnisse in der Bioenergetik abgeleitet werden können. Um doppelte Darstellungen und Berechnungen zu umgehen, wird in diesen Modellbetrachtungen als eine Voraussetzung zunächst allgemein eine Ausbeute von 3 mol ATP/NADH unterstellt. Da letztlich nur die Relationen zwischen den Nährstoffen (Substraten) von gravierender Bedeutung sind, ist es schließlich unerheblich, ob Kopplungen von 2 oder 3 mol ATP/NADH angesetzt werden, solange keine nährstoff- bzw. substratspezifische Differenzierung angenommen werden muss. Den Ausgangspunkt bildet der aktuell verfügbare Stoffwechselfool an freien Substraten (S_i) (Nährstoffen). Dieser Pool wird gespeist aus

- der **Resorption von Futternährstoffen**, den Spaltprodukten der Nahrungsbestandteile, insbesondere Aminosäuren, Fettsäuren, Glycerin und Kohlenhydrate (Monosaccharide),
- dem „**Turn-over**“ (Aminosäuren, Fettsäuren, Glycerin) und
- aus **mobilisierten Körperrnährstoffen** (Aminosäuren, Fettsäuren, Glycerin) bei Energie- und speziellen Substratdefiziten.

Eine Differenzierung der Substrate nach der Herkunft ist nicht erforderlich. Sie sind gleichrangig und - wie hinlänglich bekannt - für die einzelnen Verwendungszwecke und damit für die speziellen Stoffwechselwege prädestiniert.

Abbildung 3: Modell des Energieumsatzes



Bei der Proteinsynthese hat die **direkte Inkorporation** von Aminosäuren nach genetisch determiniertem Muster (Sequenzen) wie auch der direkte Einbau der reaktionsträger Fettsäuren in das Körperfett bei der Fettsynthese Priorität. Dies gilt sowohl für den Bereich des „Turn-over“ (ohne Akkumulation \rightarrow Abbau = Synthese) als auch darüber hinaus für die Stoffakkumulation (Ansatz bzw. Sekretion), faktisch für die gesamte Eiweißsynthese, soweit es zumindest die essentiellen Aminosäuren betrifft. Nach BERGNER (1996) ist bei der Eiweißsynthese mit einem Energieaufwand von mindestens 8 mol ATP/mol Peptidbindung zu rechnen. In dieser Größenordnung wird auch der ATP-Aufwand für den Einbau direkt inkorporierter Fettsäuren veranschlagt.

Der ATP-Bedarf für die Fettsynthese (nach BERGNER, 1996) kann nach Tabelle 1 im Mittel mit 0,45 mol ATP/mol ATP der Fettsäure bzw. mit 0,2 mol ATP/mol ATP des Gly-

zerins bzw. mit $\approx 0,4$ mol ATP/mol ATP im Fett veranschlagt werden. Davon kann ein bedeutender Teil bei der Spaltung des Körperfettes zu Acetyl-CoA zurück gewonnen werden. Der ATP-Aufwand für die Synthesen ist im Modell mit dem ATP-Gewinn aus dem Abbau von anderen Substraten (z. B. Glukose) zu verrechnen.

Im Hauptweg des Stoff- und Energieumsatzes werden die Nährsubstrate stofflich zu Acetyl-CoA gespalten. Dieser Abbauprozess liefert gleichermaßen ATP in den ATP-Pool und zwar unabhängig davon, ob Acetyl-CoA weiter zu Fettsäuren und Glycerin kondensiert oder über den Zitronensäurezyklus zur ATP-Synthese genutzt wird. Jedes mol Acetyl-CoA verkörpert als Substrat für die Energiegewinnung über die ATP-Synthese im Zitronensäurezyklus ein Potential von 12 mol ATP bei Kopplung von 3 mol ATP/NADH bzw. 9 mol ATP bei 2 mol ATP/NADH. Es kann ein permanent vorhandener, aus den Abbauprozessen regenerierter Pool an freiem Acetyl-CoA vorausgesetzt werden.

Tabelle 2 enthält die Berechnungsgrundlagen für den substratspezifischen ATP-Gewinn bis zur C_2 -Stufe und insgesamt für alle relevanten Nährsubstrate (mol ATP/mol Substrat). Die für den Organismus effektive Vermischung der ATP-Ausbeute aus dem Vorabbau der Nährstoffe für die Abbau- und Synthesereaktionen erschwert die Differenzierung der Stoffwechselprozesse und erhöht die Varianz von Energiewechselformen in Abhängigkeit von endogenen und exogenen Faktoren. Ihr Einfluss ist durch eine begründete Konzeption für die Versuchsanstellung und eine gezielte Definition der Versuchsbedingungen weitestgehend auszuschalten, um bei Energiewechselformen aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten.

Der ATP-Pool wird aus dem Vorabbau und hauptsächlich über die ATP-Synthese aus Acetyl-CoA im Zitronensäurezyklus gespeist. ATP-gebundene Energie kann nicht gespeichert werden, so dass der Organismus keine Vorratswirtschaft betreiben kann und somit im Modell Synthese und Verbrauch von ATP als im Gleichgewicht stehend angenommen werden können. Aus dem ATP-Pool wird in erster Linie der ATP-äquivalente nicht thermische Energiebedarf zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen, Potentiale und Transporte sowie der Bedarf für Arbeit usw. gespeist. Dieser ATP-Bedarf ist nicht quantifizierbar und an materielle Größen (Synthesen) zu binden.

Da alle Synthesen und lebensnotwendigen Vorgänge mit Ausnahme der chemischen Wärmeregulation ATP-gebundene Energie benötigen und außerdem Energieententionen in Körpersubstanz und/bzw. Sekreten letztlich eine Transformation und Akkumulation von ATP-Potentiale darstellen, können alle energetischen Umsetzungen nur über die ATP-Potentiale bilanziert werden. Demzufolge wird die Energie der Substrate nur über die ATP-Synthese verwertet bzw. ATP-äquivalent akkumuliert, sodass letztlich nur die Effizienz der in der ATP-Synthese umgesetzten Substrate den Energieumsatz im tierischen Organismus quantitativ und qualitativ bestimmt, d. h., der Energieumsatz von der Art und dem Anteil der einzelnen Substrate bei der ATP-Synthese bestimmt wird.

Parallel zur Synthese und zum Verbrauch von ATP-gebundener Energie wird gleichzeitig die den Substraten innewohnende Entropie in Form von Wärme freigesetzt. Bei der Akkumulation der ATP-Potentiale in Körpersubstanz (Sekrete) wird die entlegte Entropie mit in den Tierkörper überführt. Darin integriert ist die freie Enthalpie der Nährsubstrate (Futter). Die Differenz ergibt die unproduktive Wärmeabgabe.

Tabelle 3: Modell des Energieumsatzes von Ferkeln (23 kg LM) bei einer Umgebungstemperatur von 30 °C (eigene Versuche)

Substrate, resorbiert (Einnahme)							Körper, synthetisiert (Ansatz)						
Substrate	Gehalt	Substrate	ATP	Enthalpie	Enthalpie ¹⁾	N	Körperprotein	N	Differenz:	Enthalpie	ATP	Enthalpie ¹⁾	ATP
	g*kg ⁻¹	mol*kg ⁻¹	mol	kJ	freie kJ	g	g*16gN ⁻¹	g	Futter minus Retention	kJ	mol	freie kJ	total mol
Kasein	125 g						Protein						
							67 g						
Glycin	18,4	0,32	0,180	39,320	5,8	0,565	5,8	0,725	-0,028	67,0	0,307	9,879	0,852
Alanin	30,3	0,43	0,726	87,344	23,4	0,747	6,6	0,696	-0,009	101,2	0,841	27,074	1,339
Serin	46,7	0,54	0,709	96,998	22,8	0,939	4,2	0,375	0,035	46,5	0,340	10,936	0,598
Cystin	4,4	0,04	0,083	11,135	2,7	0,075	1,2	0,093	-0,003	17,4	0,129	4,147	0,191
Prolin	96,9	1,00	3,563	340,875	114,7	1,748	4,6	0,375	0,093	86,6	0,906	29,158	1,160
Asparagin	70,5	0,61	0,915	123,449	29,5	2,146	10,6	1,495	0,014	100,0	0,741	23,863	1,235
Glutaminsäure	214,2	1,66	5,291	469,158	170,4	2,906	15,5	0,989	0,127	182,0	2,053	66,102	2,697
Tyrosin	49,6	0,30	1,481	167,925	47,7	0,533	4,0	0,207	0,021	73,6	0,649	20,912	0,781
Threonin	38,5	0,38	0,926	99,750	29,8	0,667	4,6	0,363	0,017	64,1	0,595	19,160	0,839
Valin	55,7	0,56	2,135	205,100	68,7	0,985	5,5	0,441	0,033	109,1	1,135	36,556	1,433
Leucin	95,6	0,85	3,984	380,375	128,3	1,481	8,8	0,630	0,054	186,8	1,957	63,004	2,374
Isoleucin	49,8	0,44	2,118	196,900	68,2	0,771	5,0	0,358	0,025	106,1	1,141	36,752	1,379
Lysin	74,6	0,58	2,248	266,945	72,4	2,040	8,8	1,131	0,026	169,6	1,428	45,980	1,796
Methionin	26,7	0,20	0,488	88,950	15,7	0,357	2,6	0,164	0,012	47,3	0,259	8,350	0,366
Histidin	28,6	0,21	0,591	87,071	19,0	1,096	4,7	0,853	0,003	76,2	0,517	16,653	0,701
Phenylalanin	52,4	0,36	1,643	209,070	52,9	0,624	4,3	0,244	0,025	91,1	0,715	23,034	0,872
Arginin	36,2	0,23	0,776	212,463	25,0	1,624	6,8	1,466	0,000	215,8	0,789	25,391	1,022
Tryptophan	10,7	0,06	0,319	41,738	10,3	0,201	0,9	0,083	0,004	18,0	0,138	4,437	0,164
Protein	999,8		28,173	3124,564	907,175	19,504	104,5	10,689	0,451	1758,5	14,639	471,4	19,800
Fett	30 g						Fett 21 g	(aus Futterfett)					
Palmitat	890	3,72	14,404	1113,275	463,8				0,033	779,3	10,083	324,677	10,708
Glycerin	110	1,24	0,819	61,861	26,4				0,011	43,3	0,573	18,457	0,677
			15,223	1175,136	490,191				0,045	822,6	10,656	343,134	11,386
Kohlenhydrate	391 g						Fett 68 g	(synthetisiert aus Acetyl-CoA)					
Glukose	1000	5,56	82,544	6125,667	2657,9		Palmitat			2523,4	32,650	1051,33	48,089
			82,544	6125,667	2657,931		Glycerin			140,2	1,856	59,766	2,531
										2663,6	34,506	1111,1	50,620
							Fett 89 g	(total)					
										3486,2	45,163	1454,23	62,006
Total	546		125,94	10425,37	4055,297	19,504	10,689			5244,7	59,802	1925,62	81,806

Bilanz				
	Futter	Retention	Erhaltung	Je kg ^{0,75}
Acetyl-CoA [mol]	6,871	4,221	2,651	0,252
ATP [mol]	125,94	59,80	66,14	6,297
N [g]	19,504	10,689	8,815	0,839
freie Enthalpie ¹⁾ [kJ]	4055	1926	2130	203
Entropie [kJ]	10425	5245	5181	493
Experiment [kJ]	10,428	5,241		494

¹⁾ = 32,2 kJ/mol ATP

3.2 Simulation des Energieumsatzes

Der Energieumsatz kann auf der Basis der beschriebenen Modellvorstellungen mit folgenden Ausgangsdaten wie folgt simuliert werden:

- Substratzufuhr (Kohlenhydrate, Aminosäuren, Fettsäuren und Glycerin) —> Menge
- Protein- und Fettansatz (Zusammensetzung) —> gemessen bzw. angenommen
- N-Bilanz (Harn-N-Exkretion)
- Wärmeproduktion (unter thermoneutralen Bedingungen) oder Energieeinnahme

Als Beispiel wird in Tabelle 3 der Energieumsatz von Ferkeln mit 23 kg Lebendmasse nachgezeichnet. Aus der Substratzufuhr lässt sich unter der Annahme einer direkten Inkorporation der Aminosäuren, soweit der Bedarf für den Proteinansatz (Eiweißansatz) aus der Substratbereitstellung abgedeckt wird, und einer Inkorporation von ca. 70 % der Fettsäuren, sowie dem Aminosäurenabbau zu Acetyl-CoA entsprechend der Harn-N-Exkretion, der Abbau bis zum Acetyl-CoA und der dementsprechende ATP-Gewinn als auch der Acetyl-CoA-Pool aus dem Vorabbau nach Tabelle 2 berechnen. Dabei sind die Prioritäten im Energieumsatz - wie z. B. Kohlenhydrate vorrangig für die ATP-Synthese einzusetzen - zu berücksichtigen. Der Energieaufwand und die ATP-Retention für den Fettansatz ergibt sich nach Tabelle 1 und 2 aus dem gemessenen bzw. angenommenen Fettansatz.

Da der Bedarf an ATP-Energie für die Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen und Potentiale quantitativ nicht erfasst werden kann, ist nach den vorgenannten Operationen die ATP-Synthese so weit zu erhöhen, bis die Entropie der insgesamt umgesetzten Substrate die Höhe der Wärmeproduktion unter thermoneutralen Bedingungen erreicht. Die aus diesem Stoffumsatz freigesetzten ATP-Äquivalente, ausgedrückt in mol ATP, entsprechen dem ATP-Erhaltungsbedarf einschließlich des zusätzlichen und bisher nicht erfassten Energiebedarfs für den „Turn-over“.

Dieser ATP-Bedarf müsste unter definierten Bedingungen eine ATP-äquivalent konstante Größe sein, während die adäquate Wärmeproduktion substratabhängig entsprechend der Effizienz der umgesetzten Substrate bei der ATP-Synthese eine variable Größe darstellt.

Wie ersichtlich, ergibt sich eine sehr gute Übereinstimmung zwischen den experimentellen Messungen (bei 30 °C Umgebungstemperatur) und der Modellrechnung. Die Modellierung des Energieumsatzes anhand des obigen Modells eröffnet neue Möglichkeiten zur Konzipierung und Durchführung von Experimenten mit spürbarem Erkenntnisgewinn bei gleichzeitiger Versachlichung der Energieforschung. Auf diese Weise kann das ATP-Konzept als Grundlage für konzeptionelle Überlegungen dienen und somit der Energieforschung neuen Aufschwung geben. Insgesamt gesehen sind auf der Basis des ATP-Konzeptes entsprechend dem gegenwärtigen Kenntnisstand die energetischen Teilprozesse recht gut zu quantifizieren, und es kann die Dynamik des Nährstoff- und Energieumsatzes (monogastrischer) Tiere modellmäßig aussagekräftig nachvollzogen werden.

4. Applikation der Ergebnisse der Modellierung

Basis der Anwendung der Ergebnisse der Modellierung für praktische Zwecke der Futterbewertung ist naturgemäß die Bilanz der ATP-Potentiale (ATP-gebundene Energie) als die einzige reale additive Nettoenergie-Bilanz des Energieumsatzes unter thermoneutralen Bedingungen. Der Weg für die Ableitung der erforderlichen Parameter ist folgender:

Die Basisdaten, gemessen an ausgewachsenen (männlichen) Tieren im Unterernährungsbereich unter thermoneutralen Bedingungen, sind:

- **Relationen der Verwertung der umsetzbaren Energie** (uE) im katabolen Energieumsatz zwischen den Hauptnährstoffen (Substraten), relativiert auf Kohlenhydrate (= 100), wie
Protein : Fett : Zucker : Stärke : Faser =
 $k_1 : k_2 : k_3 (=100) : k_4 (=100) : k_5$
- der Gehalt an umsetzbarer Energie (uE) der adäquaten verdaulichen Nährstoffe (kJ uE/g)
 $uE \text{ (MJ)} = uE_1 v_{RP} + uE_2 v_{RF} + uE_3 v_{ST} + uE_4 v_{Zu} + uE_5 v_{Fa}$

Der nominelle Wert für die ATP-gebundene Energie (ATP-Äquivalente) wird erhalten, indem die Faktoren der Verwertungsrelationen als relative Effizienz (k_i) mit dem Gehalt an umsetzbarer Energie (uE_i) der einzelnen verdaulichen Nährstoffe multipliziert werden:

Nominales ATP Potential (nATP-p): $a_i = k_i * uE_i$

Nominales ATP Potential des Futters
 $= a_1 v_{RP} + a_2 v_{RF} + a_3 v_{ST} + a_4 v_{Zu} + a_5 v_{Fa}$

Nominales ATP Potential der Körpernährstoffe (Retention)
 $= a_1 KP + a_2 KF$

Nominales ATP Potential des Futters
 $= \text{nATP-p Erhaltung} + \text{nATP-p für Arbeit}$
 $+ \text{nATP-p Synthesen} + \text{nATP-p Retention}$

oder insgesamt

Nominales ATP Potential für metabolische Prozesse
 $= \text{nATP-p Futter} - \text{nATP-p Retention}$

(Abkürzungen: v = verdaulich, RP = Rohprotein, RF = Rohfett, ST = Stärke, Zu = Zucker, Fa = Faser (Rest), KP = Körperprotein, KF = Körperfett)

Die nominalen Futterwerte (ATP-Potentiale) können faktoriell auf landesübliche Größen umgerechnet werden, da ohnehin in der Futterbewertung nur die Futterwert Relationen und nicht die absoluten Werte ergebniswirksam sind.

Die Bruttoenergie der Substrate, die für die ATP-Synthese zur Deckung des Energiebedarfs für Erhaltungsfunktionen, Arbeit und Synthese von Körpersubstanz genutzt werden, abzüglich der Energie der synthetisierten Körpernährstoffe (Retention) und der Energie der Harnexkretion ergibt dann die Wärmeproduktion (WP) entsprechend der üblichen Formel:

$WP \text{ (MJ uE)} = \text{absorbierte Energie der Futternährstoffe (Substrate) (RE)} - \text{Energieretention und/oder Sekretion (Körpernährstoffe)(ER)}$
 $- \text{Harnenergie (HE)}$

Auf der Basis des „nominalen ATP-Potentials“ als ein universeller Maßstab für den energetischen Futterwert ist es möglich, ein neues einheitliches Futterbewertungssystem für alle Tierarten und Produktionsrichtungen zu kreieren (CHUDY, 1998)

Schlussfolgerungen

1. Im tierischen Organismus gibt es nur eine fundamentale reale Energieverwertung, die den Energieumsatz quantitativ und qualitativ determiniert, die ATP-Synthese. Andere bisher übliche Verwertungsparameter sind sekundäre Erscheinungen, die aus Überlagerungen, Prioritäten und Kompensationseffekten im Intermediärstoffwechsel resultieren.
2. Die Bilanz der ATP-Potentiale (ATP-Äquivalente) ist die einzige additive Nettoenergiebilanz im tierischen Organismus.
3. Die Basisdaten - die Verwertungsrelationen für die ATP-Synthese - können unter thermoneutralen Bedingungen im Unterernährungsbereich an ausgewachsenen männlichen (Kastraten) und nicht graviden weiblichen Tieren experimentell ermittelt werden.
4. Das ATP-Konzept bietet eine neue Grundlage für experimentelle Untersuchungen und theoretische Überlegungen zur Gewinnung neuer Erkenntnisse auf dem Gebiet des Energiewechsels landwirtschaftlicher Nutztiere.
5. Die ATP-Verwertungsrelationen der Nährstoffe sind der einzige wissenschaftlich begründbare, objektive und universelle Maßstab für die energetische Futterbewertung.

6. Literatur

- BERGNER, H. 1996. In: Bergner, H. und Hoffmann, L. (1996): Bioenergetik und Stoffproduktion landwirtschaftlicher Nutztiere. Kapitel 1 bis 3, Harwood Academic Publishers, 1-318
- CHUDY, A. (1998): Energy metabolism and energetic feed evaluation in pigs. Proc. of Int. Conf. on Pig Production. International academic publishers. Beijing, 6.-8. Juli, 360-364
- CHUDY, A. (2000): Model for the Interpretation of Energy metabolism in Farm Animals. In.: McNamara, J. France und D. E. Beever: Modelling Nutrient Utilization in Farm Animals. CABI Publishing, 329-345
- CHUDY, A. (2000): The ATP-Concept - A Basis for the Interpretation of Energy Metabolism. In: Chwalibog et al.: Proceedings of 15th Symposium on energy metabolism in animals. Snekkersten, Denmark, September 2000 (im Druck)
- CHUDY, A. (2000): Energieumsatz: Einflussfaktoren, Modellierung und energetische Futterbewertung. 1. Mitteilung: Einflussfaktoren auf den Energieumsatz. Lohmann Information 4/2000, 19-27

- CHUDY, A., R. SCHIEMANN (1969): Utilization of Dietary Fat for Maintenance and Fat Deposition in Model Studies with Rats. (Die Verwertung des Nahrungsfettes für Erhaltung und Fettbildung nach Modellversuchen an Ratten.) 4. Symposium über Energiewechsel. In: Symposium Energy Metabolism of Farm Animals. Hrsg.: BLAXTER, THORBEC, KIELANOWSKI. EAAP-Publ. Nr. 12, Oriel Press Ltd. Newcastle, 161-168
- CHUDY, A., R. SCHIEMANN (1969): Zur energetischen Verwertung der Nähr- und Futterstoffe für Erhaltung und Fettbildung. 1. Mitteilung: Die energetische Verwertung der Nährstoffe für Erhaltung oberhalb der kritischen Temperatur nach Versuchen an Ratten. Arch. Tierernährung 19, 231-247
- CHUDY, A. (1967): Zur energetischen Verwertung der Nähr- und Futterstoffe für Erhaltung und Fettbildung. Modellversuche an Ratten. Dissertation Dt. Akad. Landwirtschaft.-Wiss. Berlin, Sektion Tierzucht, Tierernährung und Fischerei, 166 S