

2.1 Die umgesetzte Energie wird als Wärme abgegeben

Tiere gewinnen die zum Leben notwendige Energie aus der Verbrennung von Nahrungsstoffen. Diese Erkenntnis war eine der großen wissenschaftlichen Entdeckungen des 18. Jahrhunderts, und ihr Beweis ist vor allem den Experimenten von Antoine Laurent Lavoisier (1743–1794) zu verdanken. Er wies nach, dass Tiere ein Gas aus der Luft entnehmen, das im Körper verbraucht wird, wie bei einer Verbrennung, und die in Tieren entstehende Wärme wird an die Umgebung abgegeben. Das Gas nannte er Sauerstoff, und widerlegte damit die bis dahin herrschende Vorstellung, dass bei der Verbrennung ein im Brennmaterial enthaltenes Wärmeprinzip, das sogenannte Phlogiston, freigesetzt wird. Um die Wärmebildung von Tieren zu messen setzte er Ratten und Meerschweinchen in eine Kammer, die von einem doppelten Eismantel umgeben war. Aus der Menge des gebildeten Schmelzwassers berechnete er die von den Tieren abgegebene Wärmemenge (Box 2.1). In einem weiteren Experiment setzte er die Tiere unter eine Glasglocke und bestimmte die Menge an Sauerstoff, die sie aus der Luft entnahmen. Gleichzeitig wies er nach, dass sie dabei ein nicht brennbares Gas abgeben, das Kohlendioxid (*air fixé*), und schloss aus seinen Messungen: „*La respiration est donc une combustion*“.

Bereits 100 Jahre früher hatte John Mayow beobachtet, dass eine brennende Kerze in einem luftdichten Glasgefäß etwa zur selben Zeit erlischt, in der eine Maus in diesem Glasgefäß erstickt. Sowohl die brennende Kerze als auch die atmende Maus hatten die Luft verändert, und zwar beide auf dieselbe Weise, da sie gemeinsam im Glasgefäß saßen. Damit zeig-

te er die Übereinstimmung zwischen der Verbrennung und tierischem Leben, denn beide sind offensichtlich auf denselben Bestandteil der Luft angewiesen um zu brennen oder zu leben. Er konnte jedoch keine weiteren Schlüsse aus dieser Parallelität ziehen, da zu dieser Zeit weder der Sauerstoff noch Lavoisiers Verbrennungstheorie bekannt war.

2.1.1 Direkte Kalorimetrie

Die von Lavoisier angewandte Methode zur Messung des tierischen Energiehaushalts mit dem doppelwandigen **Eiskalorimeter** ist technisch relativ einfach zu handhaben, und im Prinzip auch heute noch anwendbar (Box 2.1). Alle Energie, die ein Tier umsetzt, gibt es letzten Endes als Wärme nach außen ab, und diese kann aus der Schmelzwärme des abfließenden Wassers berechnet werden. Die einzige Beschränkung der Methode ist, dass nur bei 0 °C Umgebungstemperatur gemessen werden kann. Sie eignet sich deshalb nur für die Untersuchung von Säugetieren und Vögeln, die bei dieser Temperatur aktiv sein können. Die meisten anderen Wirbeltiere und Wirbellosen fallen bei Temperaturen von 0 °C in Kältestarre und können ihre normalen Körperfunktionen nicht mehr aufrechterhalten.

Die Kalorimetrie mit einer **Wärmefalle** („*heat sink calorimeter*“, Wärmesenken-Kalorimeter) erlaubt Messungen bei beliebiger Umgebungstemperatur. Dabei sitzt das Tier in einer wärmeisolierten Kammer; alle Wärme die es produziert wird über die Belüftung abtransportiert und gemessen. Nachteil der Methode ist die zeitliche Trägheit der Messung. Diese Nachteile entfallen beim **Gradientenkalorimeter**, mit dem die von Tieren abgehenden Wärmeströme bei jeder

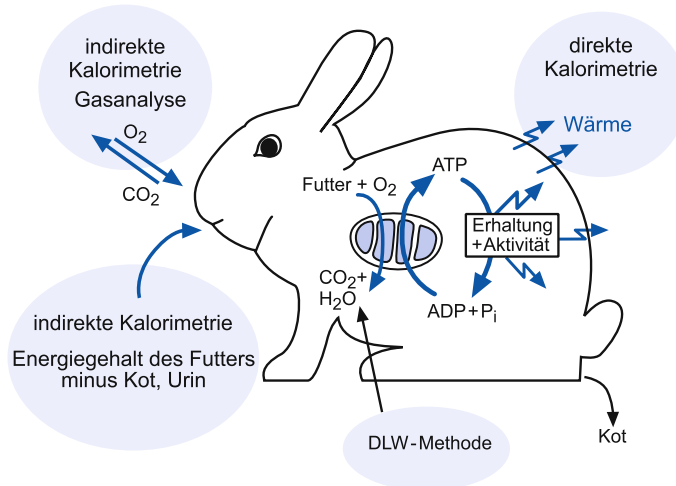


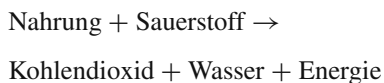
Abb. 2.1 Schema des Energieumsatzes von Tieren. Die mit der Nahrung aufgenommene Energie wird durch mitochondriale Respiration in ATP umgewandelt. ATP liefert die Energie zum Betrieb aller Stoffwechselprozesse in den Zellen, für Biosynthesen, zum Stofftransport, für Bewegung usw. Die dabei umgesetzte Energie wird letzten Endes als Wärme an die Umgebung abgegeben, mit Ausnahme des kleinen Anteils, der beim Wachstum als Zuwachs an Körpermasse gespeichert oder in äußere Arbeit investiert wird. Die von einem Tier abgegebene Wärmemenge entspricht deshalb dem Energieumsatz. Sie kann durch **direkte Kalorimetrie** bestimmt werden (Box 2.1). Durch Messung der aufgenommenen Nahrungsmenge (**indirekte Kalorimetrie**, Nahrungsaufnahme) kann die Effizienz der Nutzung

von Nahrungsenergie und das Energiebudget ermittelt werden. Alternativ kann der Energieumsatz auch aus dem Sauerstoffverbrauch und der Kohlendioxidproduktion berechnet werden (**indirekte Kalorimetrie**, Gasanalyse). Für längerfristige Beobachtungen eignet sich die Messung des Kohlendioxid- und Wasserumsatzes mit der DLW-Methode (*doubly labelled water*). Dazu erhalten Tiere eine definierte Menge Wasser, das aus seltenen stabilen Isotopen besteht ($D_2^{18}O$). Anschließend wird die Verdünnung der Isotope im Körperwasser bestimmt und ihre Auswaschrates aus der Körperflüssigkeit über mehrere Tage verfolgt. Die D-Auswaschrates entspricht dem H_2O -Umsatz und aus der ^{18}O -Auswaschrates wird die Kohlendioxid-Produktion berechnet

Temperatur direkt und ohne Verzögerung gemessen werden können.

2.1.2 Indirekte Kalorimetrie

Alle Energie die zum Betrieb von Lebensfunktionen notwendig ist, wird durch den Abbau von Nährstoffen gewonnen. Für den aeroben Stoffwechsel gilt deshalb folgende allgemeine Reaktion:



Daraus folgt, dass sich der Energieumsatz eines Tieres nicht nur als Wärmeabgabe bemerkbar macht, sondern auch aus dem Verbrauch an Nährstoffen, dem Verbrauch an Sauerstoff oder der Produktion von Kohlendioxid oder Wasser abgelesen werden kann (Abb. 2.1; Tab. 2.1). Die Analyse des Energiehaushaltes über den **Stoffumsatz** wird als **indirekte Kalorimetrie** bezeichnet (Box 2.2). Sie hat den Vorteil, dass nicht

nur der gesamte Energieumsatz, sondern auch die einzelnen Komponenten des Energiehaushalts von Tieren analysiert werden können. Der Energiegehalt der Nahrung kann mit dem Bombenkalorimeter bestimmt werden (Box 2.3) und hängt von deren chemischer Zusammensetzung ab (Box 2.4). Die Energieausbeute pro Einheit verbrauchtem Sauerstoff beträgt jedoch, unabhängig vom oxidierten Substrat, immer etwa 20 kJ/l O_2 (Box 2.4), sodass die Messung des Sauerstoffverbrauchs eine besonders genaue Bestimmung des Energieumsatzes erlaubt.

2.2 Nahrungsenergie und Energiebudget

2.2.1 Assimilierte Energie

Aus der Menge und dem Energiegehalt der Nahrung die ein Tier pro Tag aufnimmt (E_{in}), kann der tägliche Energiebedarf berechnet werden. Rinder ver-

Tab. 2.1 Wärmebildung von Tieren beim oxidativen Abbau von unterschiedlichen Kohlenhydrat-Lipid-Mischungen in der Nahrung

Anteil der Kohlenhydrate (%)	Anteil der Lipide (%)	RQ	Energieäquivalent		
			pro Liter CO ₂ -Produktion (kJ lCO ₂ ⁻¹)	pro mol O ₂ -Verbrauch (kJ mol O ₂ ⁻¹)	pro Liter O ₂ -Verbrauch (kJ lO ₂ ⁻¹)
		mol CO ₂ /mol O ₂	= 5,3 + 16,0/RQ	= 358 + 118RQ	= 16,0 + 5,3RQ
100	0	1,00	21,3	477	21,3
80	20	0,88	23,4	461	20,6
60	40	0,80	25,6	452	20,2
40	60	0,76	26,3	448	20,0
20	80	0,73	27,1	443	19,8
0	100	0,71	28,1	441	19,7

Tab. 2.2 Assimilationseffizienz kleiner Säugetierarten (nach Grodzinski und Wunder 1975)

	Anzahl der berücksichtigten Arten	Mittlere Assimilations-Effizienzen = $100E_{\text{ass}}/E_{\text{in}}$
weidende Pflanzenfresser (z. B. Kaninchen)	14	65 %
omnivore Arten (z. B. Erdhörnchen)	10	75 %
Körnerfresser (z. B. Feldmaus)	6	88 %
Insektenfresser (z. B. Spitzmaus)	15	85–90 %

zehren täglich 15 kg Futter, was einem Brennwert von 234 MJ entspricht (Abb. 2.2). Die Nahrung enthält jedoch auch faserige Pflanzenteile und andere unverdauliche Bestandteile, die im Darm nicht resorbiert werden können, und stattdessen ungenutzt mit dem Kot ausgeschieden werden. Subtrahiert man den Brennwert des Kots von der aufgenommenen Nahrung, so erhält man die täglich resorbierte Nahrungsenergie, die als **assimilierte Energie** (E_{ass}) bezeichnet wird. Bei der Ernährung mit einer Luzerne-Mais-Soja-Mischung geben die Rinder 27 % der im Futter enthaltenen Energie mit dem Kot ab und erreichen somit einen Wirkungsgrad von 73 % für die Energieassimilation. Werden die Rinder nur mit Heu oder Gras ernährt worden, so sinkt die Assimilationsquote deutlich unter 60 %.

Der nutzbare Anteil der Nahrung hängt nicht nur von der Verdauungsleistung des Darms ab, sondern

auch von der Qualität der Nahrung. Besonders geringe assimilierbare Energieanteile mit weniger als 50 % haben Gras, Heu und die Blätter von Bäumen. Wie alle Wiederkäuer betreiben Rinder Cellulose-Verdauung mit Hilfe von Bakterien und Protozoen in ihrem Pansen, und nur mit deren Hilfe sind sie überhaupt in der Lage die weitgehend unverdaulichen Bestandteile von Heu und Gras aufzuschließen (Tab. 2.2). Tiere, die sich von gemischter Kost ernähren, können meistens 80–90 % der aufgenommenen Nahrung assimilieren, 10–20 % werden als Kot ausgeschieden. Bei Carnivoren kann die Effizienz der Assimilation über 90 % betragen.

2.2.2 Metabolisierbare Energie

Ein Teil der assimilierten Energie wird zwar durch die Stoffwechselmaschinerie des Körpers geschleust, aber nicht vollständig abgebaut. Sie wird als Ammoniak, Harnstoff oder Harnsäure über den Urin wieder ausgeschieden. Die Energie dieser Ausscheidungsprodukte wird der weiteren Nutzung im Körper entzogen. Um die **metabolisierbare Energie** (E_{met}) zu bestimmen, muss deshalb der Energiegehalt des Urins von der assimilierten Energie subtrahiert werden. Dies ergibt den Betrag an Energie der für den Betrieb sämtlicher Lebensvorgänge im Körper erforderlich ist, wie Atmung, Verdauung, Kreislauf, Exkretion, Nervenfunktionen und Aktivität, aber auch für Wachstum und die Anlage von Körperfettdepots. Die für den Betrieb der Lebensvorgänge erforderliche Energie, ohne Wachstum und Fettspeicherung, kann auch direkt über

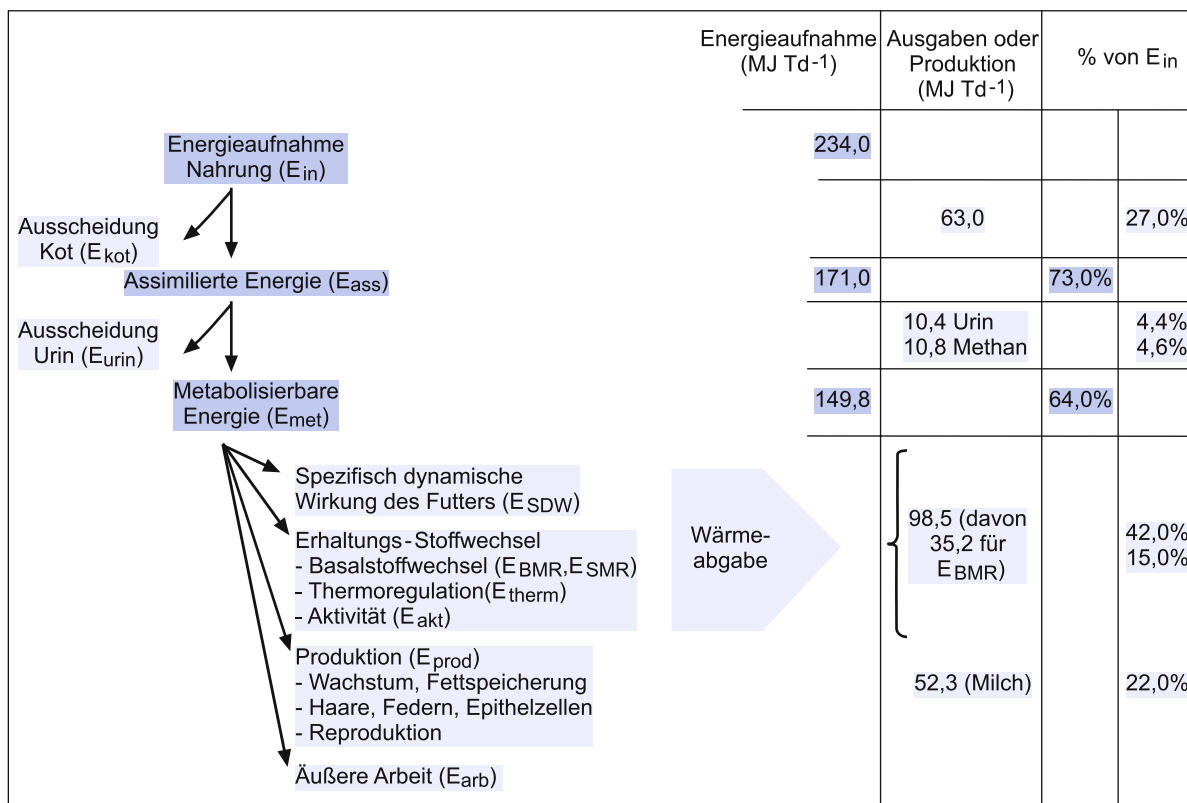


Abb. 2.2 Energiebudget von Tieren. Ein Teil der aufgenommenen Nahrung (E_{in}) wird als Kot oder Urin wieder ausgeschieden, so dass nur 64 % der aufgenommenen Energie vom Stoffwechsel vollständig ausgenutzt werden können (E_{met}). Die

Zahlen sind Mittelwerte von 144 Rindern, die mit Alfalfa-Mais-Soja-Mischungen gefüttert und zu verschiedenen Zeiten des Lakationszyklus gemessen wurden (nach Flatt et al. 1969)

den Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxidproduktion eines Tieres bestimmt werden (Box 2.2), und wird deshalb als **Stoffwechselrate** (*metabolic rate*, MR) bezeichnet.

Der Energieverlust über den Urin beträgt normalerweise etwa 0,5–2 % der aufgenommenen Energie. Bei Nagetieren, die sehr wenig Urin produzieren, wird er deshalb häufig ignoriert, und E_{ass} mit E_{met} gleich gesetzt. Bei Rindern und Schweinen ist dies jedoch nicht möglich, da erheblich größere Energiemengen über den Urin verloren gehen (4–7 % von E_{in}). Hinzu kommt, dass bei der symbiotischen Cellulose-Verdauung der Wiederkäuer große Mengen an Methan entstehen und ausgeschieden werden. Bei den in Abb. 2.2 geschilderten Rindern sind es pro Tag 300 l Methan, was einem Brennwert von 10,8 MJ entspricht (4,6 % von E_{in}). Insgesamt gehen dadurch 12,4 % der assimilierten Energie verloren, und nur 87 % der assimilierten Energie können vom

Stoffwechsel des Rindes weiter verwertet werden. Bezogen auf die gesamte mit der Nahrung aufgenommene Energie von 234 MJ/d werden nur 64 % im Stoffwechsel des Rindes umgesetzt, d. h. der Teilwirkungsgrad für die Bereitstellung metabolisierbarer Energie beträgt 64 %.

2.2.3 Nutzbare Energie und spezifisch dynamische Wirkung

Theoretisch ist zu erwarten, dass ein Teil der metabolisierbaren Energie für die Verdauung und Resorption der Nahrung aufgewandt wird, denn die Darmperistaltik, die Durchblutung der Eingeweide, die Sekretion von Enzymen und der aktive Transport von Nahrungsbestandteilen sind allesamt ATP-verbrauchende Prozesse. Energie, die dabei verbraucht wird, steht anderen Lebensfunktionen im Körper nicht mehr zur

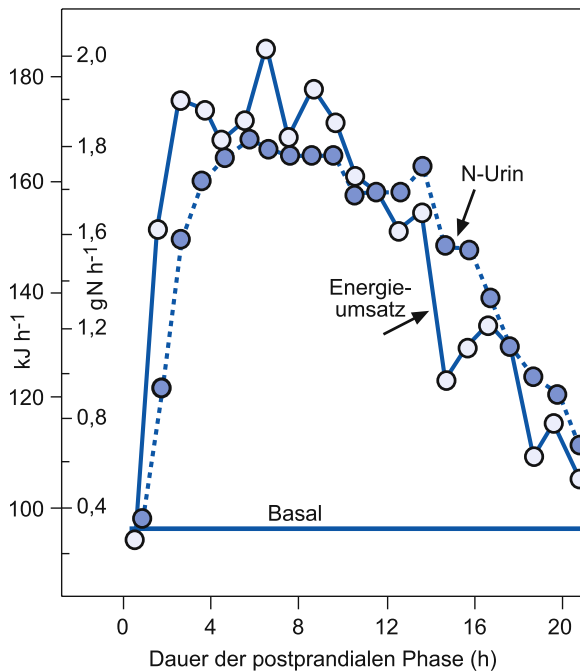


Abb. 2.3 Spezifisch dynamische Wirkung bei einem Hund nach Fütterung mit 1,2 kg Fleisch. Verlauf des Energieumsatzes (---) und der Stickstoffausscheidung mit dem Urin (···) (Brody 1945, Bildrechte liegen bei Wiley)

Verfügung. Die tatsächlich nutzbare Energie ist deshalb geringer als die metabolisierbare Energie. Dass die Nahrungsaufnahme einen hohen Anteil der metabolisierten Energie beansprucht, wurde bereits in den Anfängen der kalorimetrischen Forschung erkannt, denn bei Mensch und Tier steigt unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme der Energieumsatz an. Dies wurde anfänglich als ein Hinweis auf die hohen Energiekosten der Verdauungsarbeit verstanden. Obwohl diese Schlussfolgerung einleuchtet, hat bereits Rubner (1909) darauf hingewiesen, dass die Verdauungsarbeit alleine nicht ausreicht, um die Steigerung des Energieumsatzes zu erklären, sondern auch andere Faktoren beteiligt sein müssen. Deshalb bezeichnete er diese metabolische Reaktion auf eine Nahrungsaufnahme nicht als Verdauungsarbeit, sondern als die **spezifisch dynamische Wirkung** (E_{SDW}) des Futters.

Beim Menschen steigt nach einer Mahlzeit der Energieumsatz um etwa 30 % an und diese Reaktion hält etwa 2 h an. Die Intensität und Dauer dieser postprandialen Umsatzsteigerung hängt vom Umfang der Mahlzeit ab und ist nach einer proteinreichen Mahlzeit besonders ausgeprägt. Hunde reagieren besonders

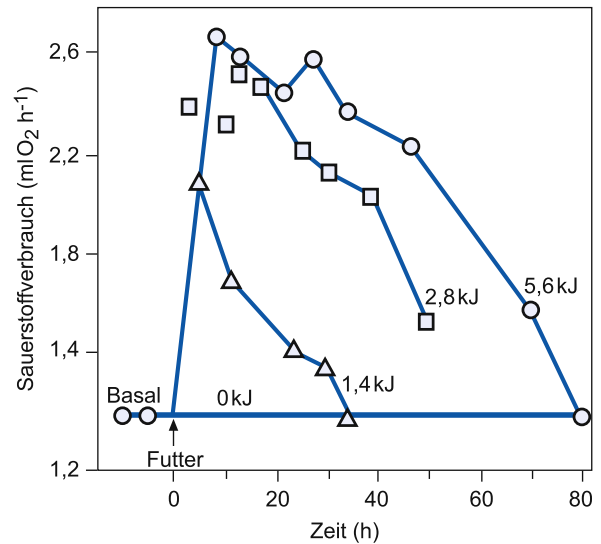


Abb. 2.4 Spezifisch dynamische Wirkung des Futters bei Schollen. Die Fütterung verursacht einen Anstieg im Sauerstoffverbrauch, dessen Amplitude und Dauer mit der Futtermenge korrelierte. Für jede Kurve ist der Energiegehalt des Futters in kJ angegeben (Jobling und Davis 1980, Bildrechte liegen bei Elsevier)

intensive. Nach Fütterung einer großen Ration Fleisch verdoppeln sie ihren Energieumsatz, und diese Reaktion klingt erst nach 20 h wieder ab (Abb. 2.3). Aber auch ektotherme Wirbeltiere und wirbellose Tiere reagieren auf Nahrungsaufnahme mit einer Steigerung des Energieumsatzes, wie das Beispiel an Fischen in Abb. 2.4 zeigt. Die Intensität und Dauer der Reaktion der Fische ist proportional zur aufgenommenen Nahrungsmenge. Bei großen Nahrungsmengen wird der Energieumsatz verdoppelt, und es dauert etwa 3 Tage, bis wieder der Umsatz fastender Fische erreicht wurde. Der mechanische Anteil der Verdauungsarbeit ist bei Fischen, je nach aufgenommener Nahrungsmenge, für etwa 10–30 % der spezifisch dynamischen Wirkung verantwortlich (Tandler und Beamish 1979). Weitere 0,5 % können dem Energieaufwand für die hydrolytische Spaltung von Glykosidbindungen in den aufgenommenen Kohlenhydraten, den Peptidbindungen der Proteine und den Esterbindungen der Lipide zugerechnet werden.

An Hunden wurde mit unterschiedlichen Futterqualitäten und Mengen versucht, die Ursachen der spezifisch dynamischen Wirkung aufzuklären (z. B. Rubner 1902; Brody 1945). Nach einer Fleischmahlzeit von etwa 1,5 kg stieg der Energieumsatz von Hunden um

31 % an, nach Aufnahme einer ähnlichen Menge von Lipiden um 13 %, nach Aufnahme von Kohlenhydraten um 6 % und nach einer Knochenmahlzeit blieb die E_{SDW} unter der Nachweisgrenze. Bei diesen Diäten konnte von einer vergleichbaren mechanischen und chemischen Verdauungsarbeit ausgegangen werden, trotzdem hatten Proteine die höchste kalorogene Wirkung. Nach der mechanischen und enzymatischen Verdauung werden die Nahrungsbestandteile resorbiert. Bei Proteinen und Kohlenhydraten geschieht dies auf ähnliche Weise, indem Aminosäuren oder Monosaccharide durch aktiven Transport, unter Verbrauch von ATP, über das Darmepithel in die Blutbahn geschafft werden. Daher wäre für Proteine und Kohlenhydrate ein ähnlicher Umfang an Resorptionsarbeit zu erwarten. In Wirklichkeit verursachen Proteine eine 5-fach höhere Steigerung des Energieumsatzes als die Fütterung mit Kohlenhydraten.

Daraus folgt, dass die mechanische und chemische Verdauungsarbeit sowie die Resorption der Nährstoffe im Darmepithel nur für einen kleinen Teil der spezifisch dynamischen Wirkung des Futters verantwortlich sein können. Der größere Teil dieser Reaktion beruht auf nachgeschalteten Reaktionen des Proteinstoffwechsels. In Abb. 2.3 ist zu sehen dass die Ausscheidung von Protein-Abbauprodukten mit dem Urin dem Verlauf der E_{SDW} entspricht. D. h. die mit der Nahrung aufgenommenen Aminosäuren steigerten unmittelbar den Umsatz an Proteinen. Damit verbunden sind umfangreiche Synthese- und Abbauvorgänge, Transaminierungsreaktionen beim Abbau von Aminosäuren und die Synthese von Harnstoff (4 mol ATP für 1 μ mol Harnstoff) und Harnsäure (8 mol ATP). Dies lässt vermuten, dass ein großer Teil der E_{SDW} dem durch die Nahrungsaufnahme angeregten Proteinstoffwechsel entspricht.

Durch die spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung geht ein Teil der Nahrungsenergie als Wärme verloren und schmälert den Anteil der **nutzbaren Energie**, insbesondere bei ektothermen Tieren. Bei Reptilien kann dies bis zu 40 % des täglichen Energiebudgets betragen (Secor 2009). Endotherme Tiere, die ihre Körpertemperatur bei 37 °C konstant halten, können die bei der E_{SDW} entstehende Wärme zur Thermoregulation nutzen. Insbesondere in Kälte kann sie andere Mechanismen der Wärmebildung ersetzen, und ist dann kein Verlustgeschäft wie bei ektothermen Tieren.

2.3 Energiebilanz

Die einzelnen Komponenten des Energiebudgets von Tieren können als Summengleichung dargestellt werden:

$$E_{in} = E_{met} + E_{Kot} + E_{Urin}$$

Die metabolisierbare Energie E_{met} deckt den Bedarf aller energieabhängigen Funktionen des Körpers:

$$E_{met} = E_{MR} + E_{SDW} + E_{prod} + E_{ex}$$

Bei dem in Abb. 2.2 erläuterten Beispiel von Milchrindern betragen die Anteile für den Erhaltungsbedarf (E_{MR} (Grundumsatz und Aktivität)) und die spezifisch dynamische Wirkung (E_{SDW}) zusammen 25 %, und die Produktion (E_{prod}) 22 % der mit der Nahrung aufgenommenen Energie. Die Anteile der einzelnen Komponenten des Energiehaushalts hängen von der Lebensweise von Tieren ab. Bei einem Nutztier wie dem Rind, das für hohe Produktionsleistungen gezüchtet wurde, ist der Anteil von E_{prod} sehr hoch. Bei ausgewachsenen Tieren außerhalb der Fortpflanzungszeit ist E_{prod} in der Regel vernachlässigbar gering. Die als „sinnvolle äußere Arbeit“ exportierte Energie (E_{ex}) hat bei Tieren nur einen geringen Umfang, und bildet höchstens zeitweise, z. B. bei grabenden Tieren, einen messbaren Anteil des Energiebudgets. Somit verbleiben E_{MR} und E_{SDW} als die wesentlichen Teile des Energiebudgets bei adulten Tieren. Anders ist die Situation bei juvenilen Tieren während des Wachstums, da sie zusätzlich E_{prod} in den Zuwachs an Körpersubstanz investieren müssen.

Ein ausgeglichenes Energiebudget liegt vor, wenn ein Tier so viel Energie umsetzt, wie es als metabolisierbare Energie mit der Nahrung aufnimmt. Dieses Gleichgewicht ist gestört, wenn zu wenig Nahrung aufgenommen wird und stattdessen körpereigene Vorräte abgebaut werden. In diesem Fall spricht man von einer negativen Energiebilanz. Sie tritt nicht nur bei Nahrungsmangel auf, sondern kann auch während der Fortpflanzung bei Säugetieren und Vögeln beobachtet werden, wenn die Anforderungen an Brutpflege (z. B. Laktation) die Kapazität der Energieassimilation übersteigen, und Körpersubstanz abgebaut wird, um das Energiedefizit zu decken. Das gilt auch für Verhaltensweisen wie Winterschlaf oder Vogelzug, bei

denen über Wochen oder Monate eine negative Energiebilanz in Kauf genommen wird. Die dabei abgebaute Körpersubstanz muss durch anschließende Zeiten mit einer positiven Energiebilanz wieder aufgebaut werden. Diese Beispiele zeigen, dass Tiere in ihrer natürlichen Umgebung nicht gleichförmig mit einer ausgeglichenen Energiebilanz leben, sondern je nach Nahrungsangebot, Tages- oder Jahreszeit in der Lage sind zwischen einer positiven und negativen Energiebilanz zu wechseln.

2.4 Aerobe Stoffwechselrate

Die aerobe Stoffwechselrate ist eine der am besten untersuchten physiologischen Leistungen von Tieren, dank der immer besser werdenden Methoden zur Messung des Sauerstoffverbrauchs. Er kann an einen ruhenden Tier gemessen werden, wie es für die Bestimmung des Grundumsatzes erforderlich ist, aber auch bei Aktivität und anderen Verhaltensweisen, bei Kälte, in Hitze usw., und gibt dadurch Auskunft über die Regulation und Leistung des Energiehaushalts sowie über die Anpassung eines Tieres an wechselnde Lebenssituationen.

2.4.1 Grundumsatz und Standardstoffwechsel

Der **Grundumsatz** (Basalstoffwechsel, *basal metabolic rate*, **BMR**) ist der niedrigste Wert des Energieumsatzes, der bei einem endothermen Tier mit normaler Körpertemperatur gemessen werden kann. Voraussetzung dafür ist, dass Tiere ruhig sitzen oder liegen, keinen physischen oder sozialen Belastungen ausgesetzt und postabsorptiv sind. D. h. die letzte Nahrungsaufnahme muss lange genug zurück liegen, dass die spezifisch dynamische Wirkung des Futters abgeklungen ist. Bei Kleinsäugetern und Vögeln ist das innerhalb weniger Stunden erreicht, bei größeren Säugern muss 12 h oder noch länger gewartet werden. Eine weitere Voraussetzung ist, dass die Tiere dabei weder durch Kälte noch Hitze belastet sind, sondern sich in neutraler Umgebungstemperatur befinden (Thermoneutralität siehe Kap. 3, Thermoregulation). Werden alle diese Voraussetzungen eingehalten, so erhält man den minimalen Energieumsatz eines Tiers, der notwen-

dig ist, um im Ruhezustand alle Körperfunktionen aufrechtzuerhalten. Bei ektothermen Tieren ist die Situation etwas komplizierter, da ihre Körpertemperatur der Umgebungstemperatur folgt, und sich der minimale Energieumsatz temperaturbedingt verändert. Deshalb bezeichnet man den Energieumsatz eines ruhenden, postabsorptiven, unbelasteten Ektothermen bei einer gegebenen Umgebungstemperatur als den **Standardstoffwechsel** (*standard metabolic rate*, **SMR**).

Am BMR sind die verschiedenen Organe des Körpers mit unterschiedlicher Intensität beteiligt. **Stoffwechselaktive Organe** wie die Leber (Anteil am Körpergewicht 2 %), Verdauungstrakt (2 %), Nieren (0,5 %), Lunge (0,9 %), Gehirn (2 %), Herz (0,4 %) und Muskulatur (42 %) machen beim Menschen insgesamt etwa 50 % des Körpergewichts aus, aber bestreiten 90 % des BMR. Lediglich 10 % des BMR verteilen sich auf die restlichen 50 % der Gewebe des Körpers. Aus den respiratorischen Eigenschaften der Mitochondrien folgt, dass der Beitrag der stoffwechselaktiven Organe zum BMR nicht ihrem Gewichtsanteil entspricht sondern 17, 10, 6, 4, 20, 11 bzw. 25 % beträgt, entsprechend der Reihenfolge in der die stoffwechselaktiven Gewebe des Menschen oben genannt sind (Rolfe und Brown 1997). Bei den meisten Organen liegt er höher als deren Gewichtsanteil (5 bis 12-fach), nur in der Muskulatur liegt er niedriger, da sie im Ruhezustand des BMR weitgehend inaktiv ist. Diese Verteilung ändert sich mit der Zusammensetzung und Größe des Körpers, aber neben den genauen Untersuchungen am Menschen ist bisher nur an Ratten eine ähnliche **Topographie des BMR** möglich. Bei Ratten bestreiten die stoffwechselaktiven Organe etwa 75 % des BMR, und ihre Einzelanteile liegen bei 20, 5, 7, 1, 3, 3 und 25 % des BMR.

Eigentlich ist es nicht verwunderlich, dass die verschiedenen Organe des Körpers in unterschiedlichem Maße zum Energieumsatz beitragen, denn ihre speziellen Aufgaben sind mit unterschiedlichem Energieaufwand verbunden. Das Skelett hat zwar eine wichtige Stützfunktion, aber erledigt dies durch die mechanische Stabilität der Knochen ohne Energieverbrauch, während der Herzmuskel dauernd eine hohe Leistung erbringen muss, um das Blut in Umlauf zu halten. Sehr viel schwieriger ist die Abschätzung der einzelnen **Stoffwechselwege** die zum Grundumsatz beitragen. Bei der oxidativen Phosphorylierung geht ein Teil der Oxidationsenergie durch die variable Effizienz der Protonenpumpen und/oder **Protonenlecks** über die

Mitochondrienmembran verloren. Bei Ratten beträgt dieser Anteil der entkoppelten Respiration etwa 20 %, sodass nur 80 % der umgesetzten Energie in ATP überführt werden. Die Hydrolyse von ATP zu ADP und Phosphat liefert die Energie für sämtliche energieverbrauchenden Stoffwechselprozesse. Ein großer Teil des ATP wird im Körper für die dauernd ablaufende **RNA- und Proteinsynthese** benötigt (etwa 25 % des BMR). Ein ähnlich hoher Anteil muss in den Betrieb der verschiedenen **Ionenpumpen** investiert werden, um den Stoffaustausch über die Zellmembran und über intrazelluläre Membranen aufrechtzuerhalten. Diese Verteilung ändert sich mit der Aufgabe eines Gewebes. So hat der Verdauungstrakt einen sehr hohen Proteinumsatz, in den bis zu 75 % seines ATP-Verbrauchs investiert werden. Im Gegensatz dazu hat der Herzmuskel einen relativ niedrigen Proteinumsatz, für den er nur 3 % seines ATP einsetzt, während er den überwiegenden Teil des ATP für die Pumparbeit verbraucht (Brand et al. 1991, 1994; Rolfe und Brown 1997; Rolfe et al. 1999).

2.4.2 Körpergröße und Energieumsatz

Die Beziehung zwischen dem Energiehaushalt und der Körpergröße der Tiere ist eine der spannendsten, ungelösten Fragen in der vergleichenden Physiologie. Ein Elefant mit 3 t Gewicht benötigt natürlich mehr Energie, um seine Körperfunktionen aufrechtzuerhalten, als eine Maus, die nur 30 g wiegt. Aber benötigt er wirklich 100.000-mal so viel Energie, wie es der Gewichtsunterschied entsprechen würde? Es gelten offensichtlich andere Verhältnisse, denn der Energiebedarf des Elefanten ist nur 5600-mal so hoch wie der einer Maus. Diese Frage hat nicht nur Bedeutung für den Energiehaushalt, sondern berührt Grundfragen des Vergleichs zwischen Tieren. Was macht Tiere ähnlich? Durch welche besonderen Eigenschaften unterscheiden sich große und kleine Tiere? Warum entstanden im Lauf der Evolution überhaupt unterschiedlich große Tiere, anstatt die Lebensfunktionen jeweils für eine Standardgröße von Säugetieren, Vögeln, Fischen oder Insekten zu optimieren? Innerhalb einer Tiergruppe kann die Körpergröße über mehrere Zehnerpotenzen variieren, wie z. B. bei den Säugetieren deren Gewichtsspanne über 8 Zehnerpotenzen reicht, von der winzigen Etrusker-Spitzmaus mit 1,8 g bis zum riesigen Blauwal mit 100 t.

2.4.2.1 Allometrie des Energiehaushalts

Dass der Energiebedarf von Tieren nicht linear proportional dem Körpergewicht entspricht, war bereits aus frühen Messungen klar, und wurde von Max Kleiber (1967) in einem sehr anschaulichen Gedankenexperiment begründet. Wenn ein Ochse denselben Energieumsatz pro kg Körpergewicht wie eine Maus hätte, so müsste seine Körpertemperatur auf über 100 °C ansteigen, um die dabei entstehende Wärme an die Umgebung abzugeben, d. h. er wäre in kurzer Zeit gar gekocht. Wenn umgekehrt, eine Maus mit dem geringen Energiebedarf eines Ochsen leben möchte, so müsste sie sich ein Fell von 20 cm Schichtdicke zulegen, um ihre Körpertemperatur von 37 °C aufrechtzuerhalten. Daraus folgt, dass aus physikalischen Gründen die Beziehung zwischen Körpergewicht und dem Energiehaushalt nicht isometrisch (= gleiches Maß) sein kann, sondern allometrische (= anderes Maß) Zusammenhänge bestehen müssen, die sich am besten als eine Exponentialfunktion beschreiben lassen. Für die exponentielle Beziehung zwischen dem Sauerstoffverbrauch und dem Körpergewicht gilt folgende Gleichung:

$$\dot{V}_{O_2} = a \cdot M^b$$

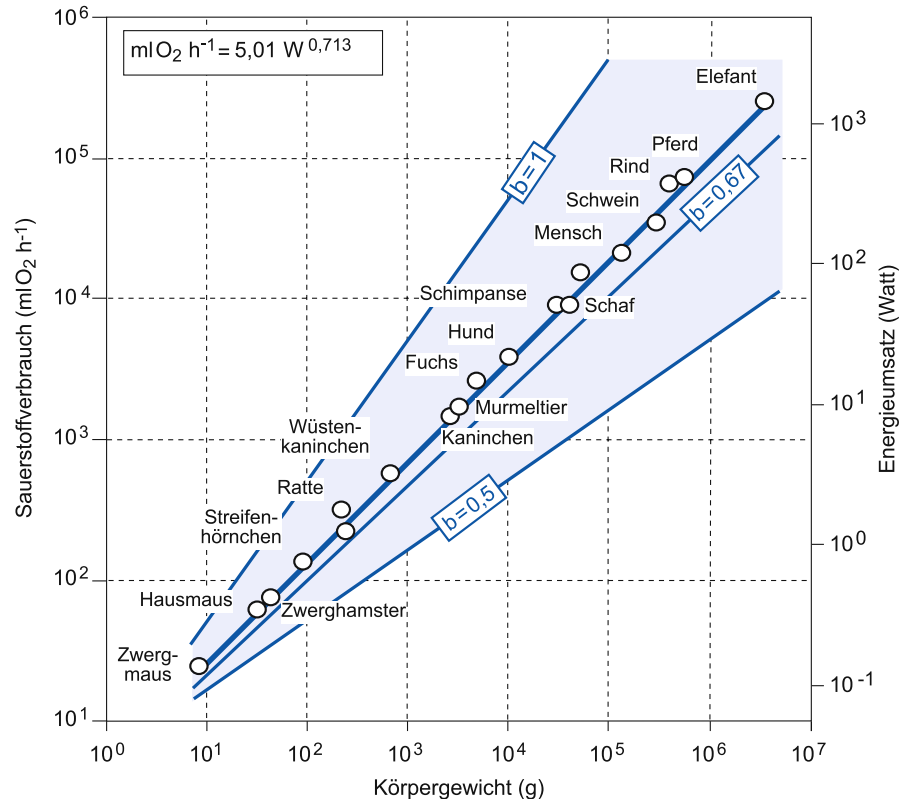
oder in logarithmischer Schreibweise

$$\log \dot{V}_{O_2} = \log a + b \cdot \log M$$

wobei \dot{V}_{O_2} den Sauerstoffverbrauch als Maß für den Energieumsatz angibt, M das Körpergewicht (g), b die Steigung der Abhängigkeit, und a der y-Achsenschnittpunkt, d. h. der \dot{V}_{O_2} der bei einem Körpergewicht von 1 g herrscht.

Eine frühe Vermutung war, dass der Energieumsatz von der Körperoberfläche bestimmt wird, da alle im Körper umgesetzte Energie letzten Endes über die Körperoberfläche als Wärme abgegeben werden muss. Die Oberfläche eines dreidimensionalen Körpers entspricht der $2/3$ -Potenz seines Volumens, und wenn man das Volumen durch das Gewicht eines Tieres (M) ersetzt, so folgt, dass der Energieumsatz sich entsprechend $M^{2/3}$ verändern muss. Max Rubner (1883) hat diese Hypothese durch einen Vergleich des Energieumsatzes von unterschiedlich großen Hunden von 3–30 kg erstmalig experimentell untermauert. Rubners Oberflächentheorie hatte jahrelang Bestand, bis schließlich Max Kleiber (1932, 1967) in einem

Abb. 2.5 Grundumsatz und Körpergröße bei Säugetieren. Zwergmaus (Grodzinski et al. 1988), Maus und Ratte (eigene Daten), Zwerghamster (Heldmaier und Steinlechner 1981), Erdhörnchen (Neumann und Cade 1965), Murmeltier (Ortmann und Heldmaier 2000), Hund, Schaf, Mensch, Pferd, Elefant (Brody 1945), Schwein (Mount 1968), Schimpanse, Rind (Kleiber 1967). Zum Vergleich sind Linien eingezeichnet für Erwartungswerte des Grundumsatzes, wenn dieser sich direkt proportional zum Körpergewicht verhalten würde ($b = 1$), wenn er eine Funktion der Oberfläche der Tiere wäre ($b = 0,67$) oder wenn er der Wärmedurchgangszahl der Tiere entsprechen würde ($b = 0,5$) (Wärmedurchgangszahl siehe Kap. 3.7.4). Die aus den Messwerten berechnete Regression stimmt mit keinem der Erwartungswerte überein



Vergleich des Energieumsatzes von 12 verschiedenen Tierarten von der Maus (21 g) bis zum Rind (600 kg) zeigte, dass die Oberflächenregel keine allgemeine Gültigkeit hat, sondern dass im interspezifischen Vergleich der Energieumsatz eher der $3/4$ -Potenz des Körpergewichts als der $2/3$ -Potenz folgt. Der von ihm errechnete Exponent betrug 0,739, aber aus Gründen der Anschaulichkeit rundete er den Wert auf 0,75 auf, da sich $3/4$ leichter merken lässt und der Unterschied zum Exponenten der Oberflächenregel $2/3$ einprägsamer wird. Nach Kleiber gilt deshalb für die Beziehung zwischen \dot{V}_{O_2} (ml/h) und Körpergewicht (g):

$$\dot{V}_{\text{O}_2} = 3,9 \cdot M^{0,739}, \text{ oder vereinfacht: } \dot{V}_{\text{O}_2} = 3,9 \cdot M^{0,75}$$

In den letzten Jahrzehnten sind Hunderte von weiteren Messwerten an verschiedenen Tierarten erhoben worden, und auf dieser Grundlage ist heute die Annahme eines Exponenten von 0,75 nicht mehr gerechtfertigt (Hayssen und Lacy 1985). Für den interspezifischen Vergleich von Säugetieren (Eutheria) muss ein Exponent von 0,71 angenommen werden (Abb. 2.5):

$$\dot{V}_{\text{O}_2} = 5,01 \cdot M^{0,713}$$

Wir sind gewohnt, in linearen Zusammenhängen zu denken, und deshalb fallen uns die bildliche Vorstellung und der direkte Vergleich von Exponentialfunktionen schwer. Auf den ersten Blick erscheint der Unterschied zwischen den Exponenten von 0,66–0,75 sehr gering. Tatsächlich hat dieser geringe Unterschied große Auswirkungen auf den Energiehaushalt. Wenn sich das Körpergewicht nur um drei Größenordnungen unterscheidet, so ergeben sich aus den beiden Exponenten Werte die um 83 % voneinander abweichen. Hochgerechnet auf die gesamte Gewichtsspanne der Land-Säugetiere von sechs Größenordnungen, liegt die Abweichung bei 346 %. Dies bedeutet, dass die marginal erscheinenden Unterschiede im Exponenten für die Beurteilung physiologischer Leistungen von Tieren unterschiedlicher Körpergröße erhebliche Bedeutung haben.

Besonders augenfällig ist die größenabhängige Veränderung des Energieumsatzes pro Einheit des Körpergewichts (Abb. 2.6). Im oberen Teil der Abbildung sind die Absolutwerte des Grundumsatzes mit einer linearen Skala angegeben, während im unteren Teil eine logarithmische Darstellung gewählt wurde, die dann

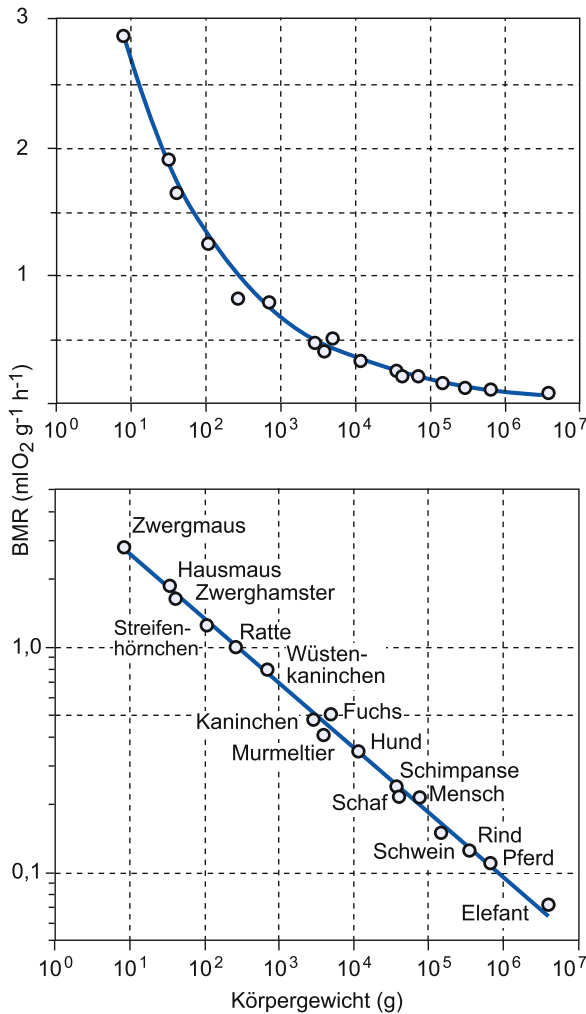


Abb. 2.6 Gewichtsspezifischer Grundumsatz von Säugetieren. In der oberen Bildhälfte ist der Grundumsatz linear dargestellt, um die exponentielle Verringerung mit steigendem Körpergewicht deutlich zu machen. Durch logarithmische Skalierung erhält man eine Gerade (untere Bildhälfte)

wieder eine Gerade mit dem Körpergewicht ergibt. Die Regression für den gewichtsspezifischen Energieumsatz ($\text{mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) kann aus der zuvor erwähnten Gerade für den Grundumsatz pro Tier ($\text{mlO}_2 \text{ h}^{-1}$) durch Division mit dem Körpergewicht (M) abgeleitet werden:

$$\begin{aligned}\dot{V}_{\text{O}_2} &= 5,01 \cdot \frac{M^{0,713}}{M^1} = 5,01 \cdot M^{0,713-1} \\ &= 5,01 \cdot M^{-0,287}\end{aligned}$$

Aus dieser Gleichung folgt, dass Säugetiere bei einer Zunahme des Körpergewichts um den Faktor 10 ihren

gewichtsspezifischen Energieumsatz um 48 % verringern. Noch drastischer werden die Unterschiede, wenn die gesamte Schwankungsbreite des Körpergewichts terrestrischer Säugetiere berücksichtigt wird. Die Zwergmaus (8,4 g Körpergewicht) hat einen Grundumsatz von $2,8 \text{ mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ und dieser Wert sinkt beim Elefanten (3.833.000 g) auf $0,07 \text{ mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, d. h. er beträgt nur 1/40tel des basalen Energiebedarfs der Zwergmaus. Deshalb leben große Tiere energetisch betrachtet wesentlich sparsamer als kleine Tiere. Wenn beide nur von gespeicherten Fettvorräten zehren würden, und zwar von einem Fettspeicher der 10 % des Körpergewichts beträgt, so wäre dieser bei der Zwergmaus innerhalb von 15 h aufgebraucht, während der Elefant davon 119 Tage leben könnte. In Wirklichkeit dürfte der Unterschied noch viel größer sein, da die Zwergmaus aufgrund ihrer geringen Größe viel kälteempfindlicher ist, und zusätzliche Energie für die Thermoregulation aufbringen muss. Dieser Vergleich zeigt dass kleine Säugetiere ihren endogenen Energiespeicher nur kurzfristig nutzen können, und sie dauernd auf der Nahrungssuche sein müssen, während große Säugetiere auch längere Pausen zwischen den Mahlzeiten ohne Schaden tolerieren können.

Bisher haben wir alle Säugetiere gemeinsam betrachtet, und dabei völlig außer Acht gelassen, dass es gravierende Unterschiede im Körperbau, der Größe und der Lebensweise gibt. Dies wirft die Frage auf, ob denn eine einheitliche allometrische Beziehung für alle Säugetierordnungen gleichermaßen gilt (Abb. 2.7, Tab. 2.3). In der Tat liegen die allometrischen Beziehungen einiger Ordnungen recht nahe an der für alle Säugetiere geltenden interspezifischen Regression. Das gilt z. B. für Primaten, die sogar recht gut mit dem ursprünglich von Kleiber postulierten Exponenten von 0,75 (bzw. $-0,25$) übereinstimmen. Nagetiere zeigen eine steilere Beziehung des gewichtsspezifischen Umsatzes mit dem Körpergewicht, und die Insektivoren liegen weit oberhalb des von Kleiber postulierten Zusammenhangs, mit einem Grundumsatz, der um das 3 bis 4-fache über dem Mittelwert für Säugetiere liegen kann. Im Gegensatz dazu liegt der Grundumsatz der Marsupialia etwa 50 % unter dem Grundumsatz der Eutheria. Vögel haben einen etwas höheren Grundumsatz als Säugetiere, wobei die Passeres etwa 50 % über den Nonpasseres liegen. Neben diesen Unterschieden zwischen taxonomischen Gruppen, hat auch die Lebensweise einen Einfluss auf die Höhe des Grundumsatzes. Bewohner arider Gebiete haben häufig einen

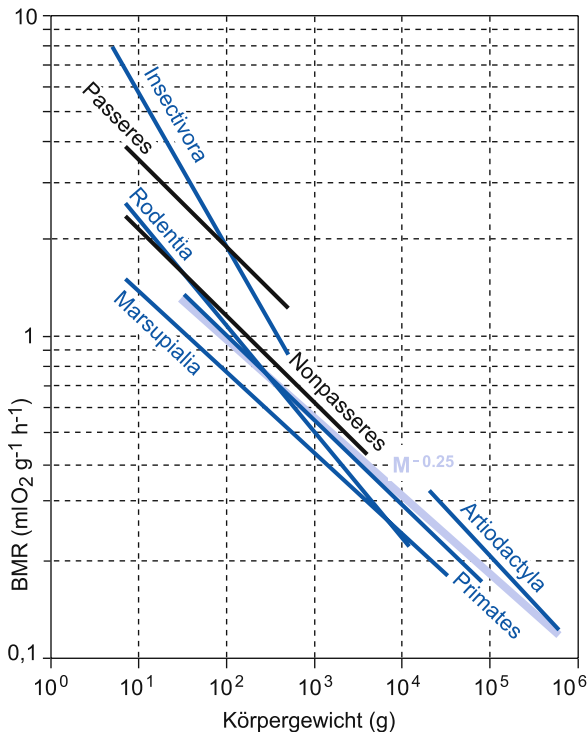


Abb. 2.7 Gewichtsspezifischer Grundumsatz bei verschiedenen Ordnungen der Säugetiere und bei Vögeln (s. Tab. 2.3). Die allometrischen Beziehungen der taxonomischen Gruppen weichen teilweise erheblich voneinander ab und stimmen auch nicht mit der Standardkurve für Endotherme überein. Zum Vergleich ist die am häufigsten verwendete Standardkurve nach Kleiber ($M^{-0.25}$) angegeben

etwa 40 % niedrigeren Grundumsatz als nah verwandte Arten aus anderen Klimazonen (Hart 1971). Ein weiteres Beispiel dafür sind die großen Unterschiede, die innerhalb der Insectivoren bestehen. So liegt der Grundumsatz der Soricini etwa 40 % über dem Grundumsatz gleich großer Crocidurini (Vogel 1976). Aufgrund dieser Unterschiede wurde immer wieder angezweifelt ob es überhaupt sinnvoll und berechtigt ist, ein einheitliches Grundprinzip für die Allometrie des Energieumsatzes anzunehmen.

Ein starkes Argument für die Annahme eines einheitlichen Grundprinzips lieferte Hemmingsen (1960) mit dem Vergleich des Energieumsatzes von Einzelnern, ektothermen und endothermen Tieren, da er in allen drei Gruppen eine ähnliche Beziehung zwischen dem Energieumsatz und der Körpergröße fand, deren Exponent in der Nähe von 0,75 liegt (Abb. 2.8). Bisher war alleine der Wärmehaushalt als treibende Kraft für die allometrische Beziehung angenommen

worden. Da auch ektotherme Tiere und Einzeller mit ihrer geringen Wärmeproduktion ähnlichen allometrischen Zwängen unterliegen, ist diese Vorstellung nicht mehr haltbar und es müssen andere Faktoren als die Wärmeabgabe für die Organisation des Energiehaushalts bei unterschiedlich großen Organismen verantwortlich sein. Ein großer Unterschied besteht in der vertikalen Lage der drei Geraden. Den niedrigsten Energieumsatz zeigen einzellige Organismen. Ein mehrzelliger Organismus hat einen 5-mal höheren Ruheumsatz als ein gleich großer Einzeller, und ein endothermes Tier liegt um den Faktor 10 über den Ektothermen. Offensichtlich entstanden im Lauf der Evolution drei unterschiedliche Kategorien des Energiebedarfs, ausgehend von den sparsamen Einzellern über die energetisch aufwendigeren multizellulären Organisationsformen, bis zu den, mit Energie geradezu verschwenderisch umgehenden, endothermen Tieren.

Die physiologischen Ursachen für die exponentielle Beziehung zwischen Körpergewicht und Energieumsatz sind nicht bekannt, und deshalb kann auch nicht entschieden werden, ob ein Exponent von 0,66, 0,71 oder 0,75 „richtig“ ist. Einige Hypothesen zur Erklärung des allometrischen Grundprinzips werden im Folgenden erläutert.

2.4.2.2 Oberflächentheorie

Die **Oberflächentheorie** kann nach wie vor nicht völlig ausgeschlossen werden, da in mehreren Tiergruppen ein Exponent von 0,66 für allometrische Beziehungen gilt, z. B. bei Hunden (Rubner 1883) oder bei Falken (Tab. 2.3). Heusner (1982) analysierte die allometrischen Beziehungen von morphologisch ähnlichen Tieren in einem engen Bereich des Körpergewichts, und fand dabei stets Exponenten die nicht von 0,66 zu unterscheiden waren. Bildete er eine Regression über alle diese Einzelkurven, so erhielt er einen Exponenten von 0,75. Er bezeichnete diesen als „statistisches Artefakt“, das durch die eigentlich nicht zulässige Gleichbehandlung von unterschiedlichen Bauplänen entsteht.

Neben der äußeren Oberfläche sind auch die **inneren Oberflächen** am Stoff- und Energieumsatz beteiligt. Zahlreiche Stoffwechselprozesse sind an den aktiven Transport von Ionen und Metaboliten über Zell-, Plasma- und Mitochondrien-Membranen gebunden; z. B. die oxidative Phosphorylierung in den Mitochondrien, oder die Energetisierung der Zellmembran durch die Na^+/K^+ -ATPase und andere Ionenpumpen.

Tab. 2.3 Grundumsatz und Körpergröße bei Säugetieren und Vögeln, Standardstoffwechsel bei Reptilien. Die allometrische Beziehung wird durch eine Exponentialfunktion beschrieben $V_{O_2} = a \cdot M^b$. Die Konstante a und der Regressionskoeffizient b sind in der Tabelle angegeben, für den Grundumsatz (V_{O_2}) in ml $O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ und das Körpergewicht in g. Vögel haben während der circadianen Aktivitätszeit (α) einen wesentlich höheren Grundumsatz als während der Ruhezeit (ρ), deshalb sind

getrennte Regressionen berechnet worden. Für Säugetiere sind drei verschiedene Werte angegeben, erstens die ursprünglich von Kleiber genannte Funktion (Kleiber 1967, erweiterte Fassung mit 26 statt 10 Messpunkten), zweitens die in diesem Buch verwendete Funktion, in der die Spannbreite des Körpergewichts terrestrischer Säugetiere berücksichtigt wurde (Zwergmaus bis Elefant), und eine dritte Funktion die aus möglichst vielen Messpunkten ermittelt wurde (Hayssen und Lacy 1985)

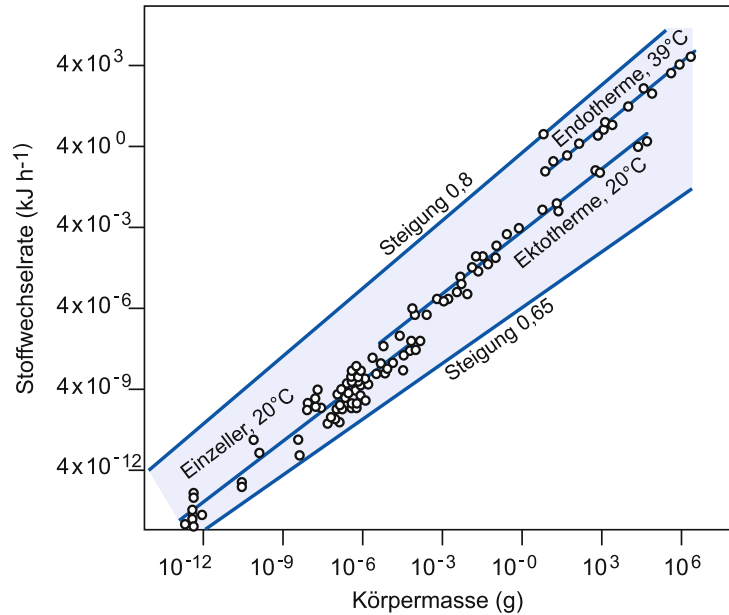
		a	b	n	Körpergewicht (g) von – bis	Quelle
Mammalia		3,90	−0,244	26	21–600.000	Kleiber 1967
Mammalia		5,01	−0,287	19	7–3 833.000	Abb. 2.5
Mammalia		4,32	−0,307	293	7–407.000	Hayssen und Lacy 1985
	Marsupialia	2,49	−0,253	42	7–30.000	Hayssen und Lacy 1985
	Insectivora	17,3	−0,479	18	2–1191	Vogel 1976; Hayssen und Lacy 1985; Sparti und Genoud 1989
	Chiroptera	3,64	−0,286	35	6–598	Hayssen und Lacy 1985
	Primates	2,65	−0,245	10	64–4670	Hayssen und Lacy 1985
	Lagomorpha	6,97	−0,332	6	109–3250	Hayssen und Lacy 1985
	Rodentia	4,98	−0,331	122	7–9156	Hayssen und Lacy 1985
	Carnivora	4,27	−0,262	18	69–150.000	Hayssen und Lacy 1985
	Artiodactyla	6,12	−0,294	18	20.000–407.000	Mount 1968; Weiner 1977; Hayssen und Lacy 1985; Blix 1984
Aves		6,98	−0,333	263	7–11.000	Gavrilov und Dol’nik 1985; Daan et al. 1989
	Passeres (α)	9,45	−0,296	15	9–500	Aschoff und Pohl 1970
	Passeres (ρ)	6,61	−0,274	15		Aschoff und Pohl 1970
	Nonpasseres (α)	5,14	−0,271	16	140–6000	Aschoff und Pohl 1970
	Nonpasseres (ρ)	4,01	−0,266	16		Aschoff und Pohl 1970
	Falconiformes	5,04	−0,322	19	83–10.320	Daan et al. 1989
Reptilien (30 °C)						
	Lacertidae	0,219	−0,17	24	1–7.000	Bennett und Dawson 1976
	Colubridae	0,0437	−0,02	16	11–8.000	Galvao et al. (1965)
	Boidae	0,0083	+0,09	34	1000–22.000	Galvao et al. (1965)
	Colubridae + Boidae	0,0708	−0,14	50	11–22.000	Galvao et al. (1965)

Durch Vergrößerung der inneren Oberflächen wird der Stoff- und Energieumsatz im Körper beschleunigt. Dies ist möglicherweise der Grund für den höheren Energieumsatz von multizellulären Organismen gegenüber gleich großen Einzellern (Abb. 2.8).

Die Gewebe kleiner Tiere sind stärker kapillarisiert, sodass ihnen auch für den Stoffaustausch durch Diffusion in den Geweben größere Oberflächen zur Verfügung stehen, und kürzere Strecken durch Dif-

fusion überbrückt werden müssen (Schmidt-Nielsen und Pennycuik 1961). Deshalb ist zu erwarten, dass Gewebe kleinerer Tiere besser versorgt werden und eine höhere Stoffwechselrate besitzen. In der Tat hängt die Respirationsleistung von Geweben *in vitro* von der Körpergröße ab (Abb. 2.9). Bei einer Zunahme des Körpergewichts um fünf Größenordnungen nimmt die Respiration pro Gramm Gewebe um 25–50 % ab. Damit einher gehen eine Verringerung der Mitochondrien

Abb. 2.8 Allometrie des Energieumsatzes bei Einzellern, Ektothermen und Endothermen (Hemmingsen 1960; Bildrechte liegen bei JAMA & Archive Journals)



im Gewebe ($M^{-0.2}$, Mathieu et al. 1981), und eine effizientere oxidative Phosphorylierung in den Mitochondrien (Porter und Brand 1993).

2.4.2.3 Strukturtheorie

Aus statischen Gründen benötigen große Tiere ein wesentlich stabileres Skelett als kleine Tiere. So genügt einer Maus ein kleines Skelett von nur 5 % des Körpergewichts, während der Elefant einen wesentlich stabileren Knochenbau benötigt, der bis 30 % des gesamten Körpergewichts einnehmen kann (Abb. 2.10). Das Skelett hat im Vergleich zur Leber und dem Gehirn nur einen relativ geringen Stoff- und Energieumsatz. Wenn sein Anteil am gesamten Körper steigt, so muss der Anteil der anderen stoffwechselaktiven Gewebe abnehmen, und der Energieumsatz bei großen Tieren entsprechend geringer werden. McMahon (1973) hat ein mathematisches Modell für diese größenabhängigen Veränderungen der Anteile des tragenden Skeletts und der stoffwechselaktiven Organe entwickelt. Nach diesem Modell ist zu erwarten, dass sich die Stoffwechselrate als eine Funktion des Körpergewichts hoch 0,75 verhält. Dies liefert eine kausale Begründung für den ursprünglich von Kleiber postulierten Exponenten der Stoffwechselrate.

2.4.2.4 Transport-Theorien

Ein Gewebe kann nur dann funktionieren, wenn es über den Blutkreislauf und den Gasaustausch der Ate-

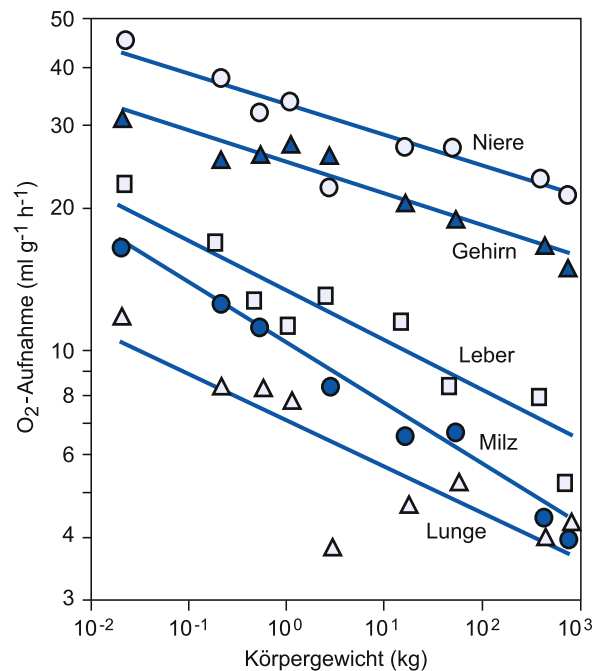


Abb. 2.9 Sauerstoffverbrauch verschiedener Gewebe von Säugetieren *in vitro* als Funktion des Körpergewichts (nach Krebs 1950)

morgane mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt wird. Für diese Verteilung können mathematische Modelle entwickelt, und Vorhersagen über den Einfluss der Körpergröße gemacht werden. So postulieren West

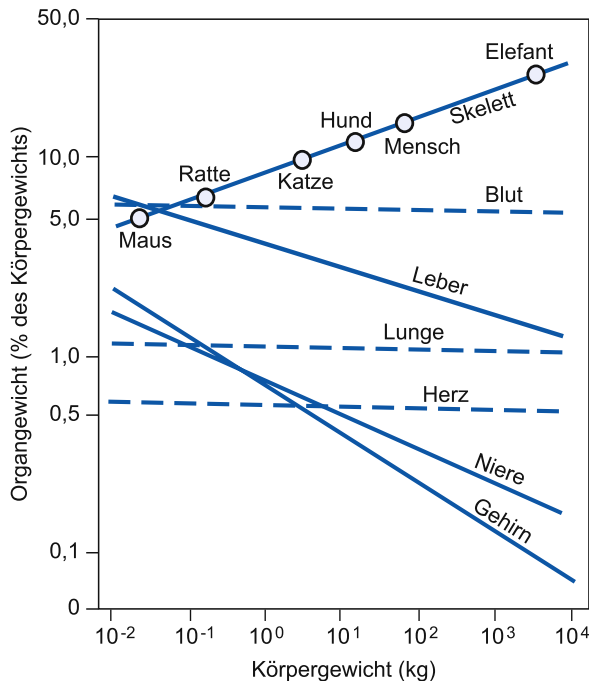


Abb. 2.10 Prozentualer Anteil verschiedener Gewebe am Gesamt-Körpergewicht (nach Aschoff und Kramer 1971, Bildrechte liegen bei Urban & Fischer)

et al. (1997), dass eine Verzweigung von Blutgefäßen, die den Gesetzmäßigkeiten der fraktalen Geometrie unterliegt, einen Exponenten von 0,75 für die Beziehung zwischen Energieumsatz und den Körpergröße erwarten lässt. Einen anderen Ansatz wählten Darveau et al. (2002). Sie gehen davon aus, dass der Energieumsatz durch eine Folge von hintereinander geschalteten Prozessen bestimmt wird: dem Gasaustausch in der Lunge, Transport durch den Kreislauf, Diffusion im Kapillarsystem, intrazellulären Transport und dem Umsatz in den Mitochondrien. Ein Modell, in dem zehn solcher Reaktionsschritte miteinander gekoppelt und unterschiedlich gewichtet werden, ergibt Exponenten von 0,76–0,79 für die Beziehung zwischen Grundumsatz und Körpergewicht.

2.4.2.5 Optimierungsstrategien

Die Oberflächen-, Struktur- und Transport-Theorien bieten Erklärungen für Exponenten von 0,66 oder 0,75, aber die gemessenen Exponenten für die Beziehung zwischen physiologischen Leistungen und der Körpergröße streuen zwischen 0,66 und 1,0. Sie variieren mit der Lebensweise der Tiere und ihrer Ernährung (El-

gar und Harvey 1987). Zwischen den Ordnungen der verschiedenen Wirbeltierklassen bestehen zum Teil gravierende Unterschiede (Tab. 2.3). Noch größer sind die Unterschiede bei Größenabhängigkeiten innerhalb einer Art. Bei Hausmäusen (*Mus musculus*) wurde ein Exponent von 0,92 gefunden, und bei Ratten (*Rattus norvegicus*) liegt er bei etwa 0,5 (Zusammenfassung Hart 1971). Dies widerspricht der Theorie von einer einheitlichen physiologischen Grundlage der Größenabhängigkeit. Alternativ wurde vorgeschlagen, dass die Allometrie des Grundumsatzes nur ein Nebenprodukt der Evolution ist. Im Lauf der Evolution einer Tierart werden deren Körpergröße, Wachstum, Lebensweise, Lebenserwartung und Reproduktion so optimiert, dass die vorhandenen Nahrungsangebote möglichst effizient genutzt werden können. Bei diesen Optimierungsstrategien spielt der tatsächliche Energieumsatz eines Tieres unter Freilandbedingungen eine dominierende Rolle, ebenso der Energieanteil der in Aktivität und Produktion investiert werden kann, während der Grundumsatz eines ruhenden, postprandialen Tieres für die Fitness nur von nachrangiger Bedeutung ist (Kozłowski und Weiner 1997). Solche ökologischen und evolutionsbiologischen Zwänge für die Optimierung der Körpergröße könnten die intraspezifischen Beziehungen zwischen Grundumsatz und Körpergröße erklären.

2.4.3 Endotherm versus ektotherm

Endotherme Wirbeltiere, wie Vögel und Säugetiere, haben in der Regel einen Energiebedarf der um das 10-fache über dem Energieumsatz der ektothermen Fische, Amphibien und Reptilien liegt. Da Säugetiere und Vögel eine hohe Körpertemperatur besitzen und ektotherme Wirbeltiere eine kältere Körpertemperatur bevorzugen, könnte man versucht sein, diesen Unterschied der Temperatur „in die Schuhe zu schieben“. Dies reicht jedoch als Erklärung nicht aus. Else und Hulbert (1981) verglichen den Energieumsatz von Mäusen (*Mus musculus*) mit dem von gleich schweren australischen Drachen-Eidechsen (*Amphibolurus nuchalis*) (Tab. 2.5). Trotz identischer Körpertemperatur haben die Mäuse einen 8-fach höheren Energieumsatz als die Eidechsen.

Ein Teil dieses Unterschieds ist dadurch zu erklären, dass Mäuse eine größere Masse an stoffwechselaktiven Organen wie Herz, Leber, Niere

Tab. 2.5 Vergleich der Stoffwechselraten und Organgewichte von Hausmaus (*Mus musculus*) und Eidechse (*Amphibolurus nuchalis*), bei gleicher Temperatur und gleichem Körpergewicht. COX = Cytochrom-Oxidase-Aktivität als Maß für die maximal mögliche Respirationsleistung der Mitochondrien-Innenmembran (Else und Hulbert 1981)

		<i>Mus musculus</i>	<i>Amphibolurus nuchalis</i>	
				% des Werts der Maus
Organgewichte (g)	Leber	5,91	3,68	62,3
	Niere	1,68	0,65	38,7
	Herz	0,79	0,39	49,4
	Gehirn	1,58	0,57	36,1
COX (nmolO ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	Leber	30,0	11,2	37,3
	Niere	26,7	22,1	82,8
	Herz	30,5	21,9	71,8
	Gehirn	31,3	15,9	50,8
gesamt COX (nmolO ₂ h ⁻¹)	Leber	177,3	41,2	23,2
	Niere	44,8	14,4	32,0
	Herz	24,1	8,54	35,4
	Gehirn	31,3	9,03	18,3
Körpergewicht (g)		32,1	34,3	
Körpertemperatur (°C)		36,8	37,0	
SMR (nmolO ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)		1620	200	12,3

und Gehirn besitzen (2–3-fach). Außerdem enthalten diese Gewebe bei Mäusen einen größeren Anteil an Mitochondrien, die ihrerseits mit größerer Innenmembran-Oberfläche ausgestattet sind und eine höhere Respirationsleistung besitzen (2–3-fach). Wenn alle *in vitro* gefundenen Unterschiede berücksichtigt werden, so haben Mäuse eine 6–8-fach höhere metabolische Kapazität als Eidechsen. Dies würde zu den beobachteten Unterschieden im Basalstoffwechsel *in vivo* passen. Allerdings ist fraglich ob eine *in vitro* bestimmte Respirationskapazität von Gewebshomogenat oder isolierten Mitochondrien direkt auf die Stoffwechselrate *in vivo* übertragbar ist.

2.4.4 Ruhe- und Aktivitätsumsatz

Die Messbedingungen für BMR und SMR können bei frei beweglichen Tieren nicht immer eingehalten werden, vor allem wenn über längere Zeit gemessen wird und die Tiere während der Messung Nahrung zu sich nehmen. In diesem Fall beschränkt man sich auf Messwerte von ruhig sitzenden Tieren, und bezeichnet dies als **Ruhestoffwechsel** (Ruheumsatz, *resting me-*

tabolic rate, **RMR**). Ein Beispiel für die Messung des Ruhestoffwechsels bei einem Zwerghamster enthält Abb. 2.11. Gleichzeitig mit dem Sauerstoffverbrauch wurde die Bewegungsaktivität mit einem Infrarotsensor erfasst. Es ist deutlich zu sehen, dass bei Aktivität der Energieumsatz um das 2–4-fache ansteigt, meist begleitet von einem Anstieg der Körpertemperatur, obwohl sich die Aktivität der Zwerghamster dabei nur auf putzen, scharren, fressen, trinken und Platzwechsel im Messkäfig beschränkt. Außerdem ist zu erkennen, dass der RMR während der nocturnalen Aktivitätszeit um etwa 20 % höher liegt als in der diurnalen Ruhephase. Bei thermoneutraler Umgebungstemperatur stimmt der RMR recht gut mit dem BMR oder SMR überein, vor allem wenn kein proteinreiches Futter verzehrt wird.

Für die Energiebilanz eines Tieres sind nicht nur Ruhewerte von Belang, sondern der tatsächliche Energiebedarf über einen längeren Zeitraum, einschließlich des zusätzlichen Energiebedarfs für Aktivität, z. B. der **gesamte tägliche Energieumsatz** über 24 h (*average daily metabolic rate*, **ADMR** oder *daily energy expenditure*, **DEE**) (Abb. 2.11). Er liegt bei Kleinsäugetern meist 2–3-fache über dem BMR, auch unter den eingeschränkten Verhaltensmöglichkeiten in ei-

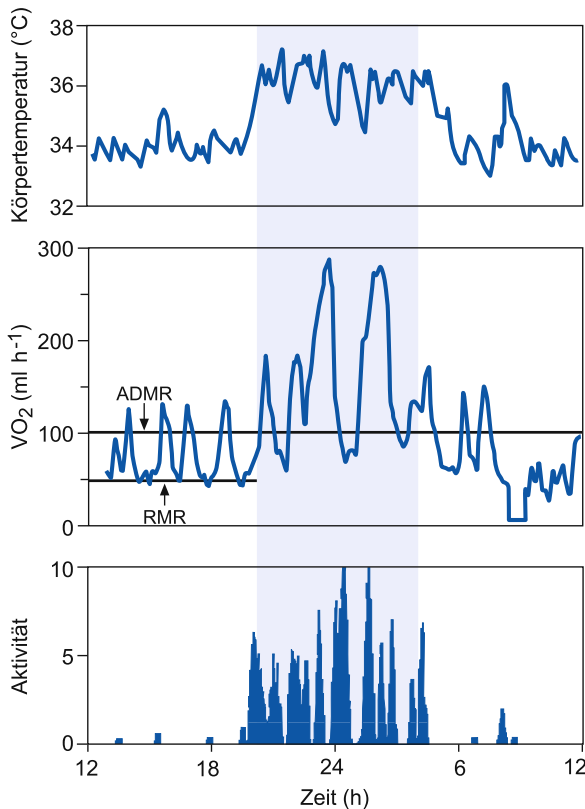


Abb. 2.11 Tagesperiodik des Sauerstoffverbrauchs, der Körpertemperatur und der lokomotorischen Aktivität bei einem Zwerghamster (*Phodopus sungorus*). RMR = Ruheumsatz (*resting metabolic rate*), ADMR = mittlerer täglicher Energieumsatz (*average daily metabolic rate*)

nem Käfig. Bei Tieren im Freiland ist ein noch höherer täglicher Energiebedarf zu erwarten. Dieser kann allerdings nicht in einer geschlossenen Kuvette gemessen werden, sondern nur indirekt über den Umsatz stabiler Isotopen wie bei der DLW-Methode (Abb. 2.1) oder durch telemetrische Registrierung der Herzfrequenz (Butler 1995; Speakman 1997). Der Energieumsatz von Säugetieren und Vögeln unter Freilandbedingungen (*field metabolic rate*, **FMR**) beträgt etwa das 3–4-fache des BMR (Nagy 2005; Daan et al. 1990; Ricklefs et al. 1996). Erstaunlicherweise liegt damit der Energieumsatz im Freiland nur wenig über dem unter Laborbedingungen gemessenen täglichen Energieumsatz. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass Tiere spontan ein tägliches Pensum an Aktivität und anderen energieaufwendigen Verhaltensweisen entwickeln, gleichgültig ob sie unter Laborbedingungen gehalten werden oder sich im Freiland aufhalten.

Die FMR entspricht dem Energieumsatz der spontan auf Dauer im Freiland aufrechterhalten wird. Dies führt zwangsläufig zu der Frage, ob und in welchem Umfang der Energieumsatz über diesen Wert hinaus gesteigert werden kann. Jedes Jahr unterziehen sich die Teilnehmer der „Tour de France“ einer maximalen **Dauerbelastung des Energiehaushalts**. Im Jahr 1984 wurde der Energiehaushalt einiger Fahrer während der Tour gemessen (Saris 1989). An 22 Tagen legten sie 3826 km zurück und überwandten dabei 34 Bergstrecken, auf denen mehrfach Passhöhen von über 2000 m zu bewältigen waren. Auf einzelnen Bergetappen wurden dabei pro Tag mehr als 4000 Höhenmeter überwunden. Im Mittel verbrauchten die Fahrer 34.000 kJ/d (397 Watt). Sie verloren während der Tour kein Körpergewicht, sondern versorgten sich mit dem notwendigen Brennstoff durch Energiedrinks und kleine Mahlzeiten tagsüber während der Fahrt, und abends mit üppigen Portionen Pasta und Gebäck. Die 34.000 kJ/d sind eine außergewöhnliche Energieleistung, und liegen um das 4,2–5,6-fache über dem Grundumsatz von 6900 kJ/d (80 Watt) eines Menschen von 70 kg Gewicht.

Bei körperlich weniger belastenden Tätigkeiten im Büro oder Labor beträgt der tägliche Energiebedarf des Menschen 11.700 kJ/d, d.h. er verbraucht das 1,7-fache des Grundumsatzes. Körperlich schwer arbeitende Menschen benötigen natürlich mehr Energie, wie z.B. Kumpel unter Tage, die 15.900 kJ/d, das 2,3-fache des Grundumsatzes, umsetzen. Die noch höheren Leistungen von Sportlern im Wettbewerb, wie z.B. den Teilnehmern der Tour de France, werden erst nach jahrelangem Training erreicht. Offensichtlich kann die maximale Dauerleistung nicht überschritten werden, und wird deshalb als „*maximum sustained metabolic rate*“ (**MR_{sus}**) bezeichnet. Ähnliche Dauerbelastungen des Energiehaushalts sind auch bei Tieren zu beobachten, z.B. bei Kleinsäugetieren während der Laktation, oder Vögeln während der Brutpflege. Ihr Energieumsatz liegt dann um das 4,3–6,7-fache über dem Grundumsatz (Hammond und Diamond 1997). Es ist nicht bekannt, wodurch die maximale Dauerleistung begrenzt wird, denn der Sauerstoffverbrauch kann kurzfristig wesentlich höhere Werte erreichen (siehe maximale Stoffwechselrate), sodass weder die Atmung noch die mitochondriale Respiration dafür verantwortlich gemacht werden können. Die Gründe für die begrenzte Dauerleistung müssen deshalb eher in den Kapazitätsgrenzen für den Transport und Umsatz von Nährstoffen gesucht werden.

2.5 Energetik der Fortbewegung

Aktivität hat einen dominierenden Einfluss auf den Energieumsatz bei Tieren. Die energetischen Kosten für Bewegung sind am Menschen besonders ausführlich untersucht worden. Tabelle 2.6 enthält eine Zusammenstellung des menschlichen Energiebedarfs, vom Grundumsatz bis zu maximalen körperlichen Belastungen. Auch bei moderater Aktivität beträgt der Energieumsatz bereits das 3–4-fache des Grundumsatzes. Die **maximale Stoffwechselrate** für kurze Zeit (*maximum metabolic rate*, MR_{\max}) liegt bei Säugetieren im Mittel um das 10-fache über den Grundumsatz (Abb. 2.12). Vögel sind durch den Flug besonders hohen Belastungen ausgesetzt und entwickeln eine etwas höhere aerobe Kapazität (12-fache Steigerung gegenüber dem Grundumsatz) als Säugetiere gleicher Körpergröße. Besonders hohe aerobe Kapazitäten wurden

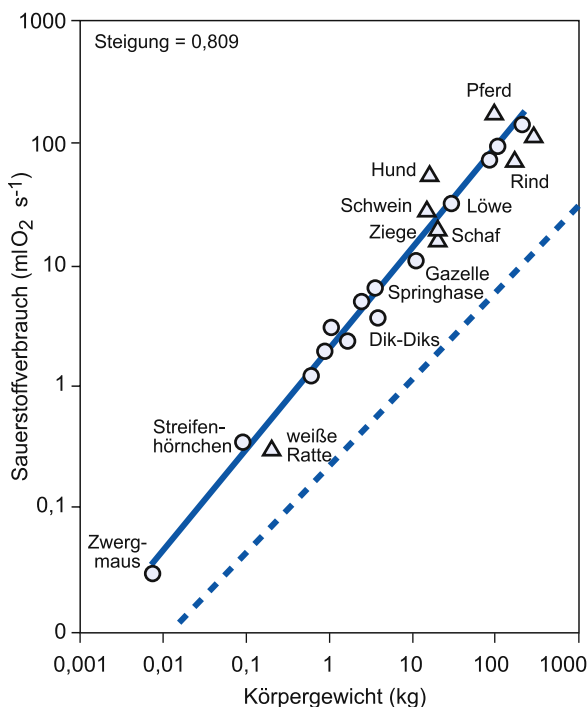


Abb. 2.12 Maximaler Sauerstoffverbrauch (MR_{\max}) von Säugetieren im Vergleich zum Grundumsatz. Der maximale Sauerstoffverbrauch beträgt etwa das 10-fache des Grundumsatzes. Die gestrichelte Linie entspricht dem Ruheumsatz $RMR = 0,188 \cdot M^{0,75}$ (RMR [ml O₂/s], M [kg]; nach Kleiber 1961). Die Regression für MR_{\max} wurde aus den maximalen Laufleistungen von verschiedenen Säugetierarten berechnet $MR_{\max} = 1,94 \cdot M^{0,79}$ (Taylor et al. 1980, Bildrechte liegen bei Elsevier)

beim Menschen, Hund, Pferd und Antilopen (30-fach über dem Grundumsatz) gefunden. Wegen der hohen Kapazitäten dieser spurtstarken großen Säugetiere ist die Steigung der allometrischen Beziehung zwischen Körpergewicht und MR_{\max} etwas steiler als für den Grundumsatz (Exponenten für MR_{\max} 0,809–0,849, für BMR 0,710,75; Taylor et al. 1980; Koteja 1987).

Ähnliche aerobe Steigerungsfähigkeiten des Stoffwechsels (*aerobic scope*) wurden auch bei anderen Tiergruppen gefunden. Beuteltiere können ihren aeroben Stoffwechsel etwa um das 8,7-fache über den Grundumsatz steigern ($MR_{\max} = 21,2 \cdot M^{0,95}$, Baudinette et al. 1976), Amphibien etwa um das 10-fache (Hillman und Withers 1979), Käfer um das 8–30-fache (Bartholomew und Casey 1977). Wegen der hohen Energiekosten des Fliegens haben vor allem fliegende Insekten eine hohe Kapazität zur Steigerung des aeroben Stoffwechsels. Bei Bienen liegt er etwa um das 40-fache über dem Ruhestoffwechsel, und erreicht bei Schmetterlingen, die zum Schwirrflug fähig sind, Werte die um das 129–172-fache über dem Ruheumsatz liegen. Dabei spielt sicher eine Rolle, dass sie die Muskulatur zum Flug aufheizen (Bartholomew und Casey 1978). Wenn der Temperatureinfluss berücksichtigt wird, so bleibt immer noch ein Steigerungsfaktor von 30. Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass Tiere ihre aerobe Kapazität nicht beliebig steigern können, sondern in den meisten Fällen bei einer 10-fachen Steigerung über den Ruheumsatz ihre Leistungsgrenze erreichen. Der Gasaustausch an den respiratorischen Oberflächen, die Transportleistung des Körpers für Sauerstoff und die Respirationsleistung der Mitochondrien erlauben keine höhere Umsatzrate.

Bei der maximalen Stoffwechselrate wird die aerobe Kapazität des Körpers vollständig ausgeschöpft. Im Grenzbereich der aeroben Kapazität der Muskulatur wird zusätzlich ATP auf anaerobem Wege gewonnen. Dabei wird Glucose nur bis zum Lactat abgebaut und von der Muskulatur ans Blut abgegeben, wie das am Beispiel eines Warans in Abb. 2.13 zu sehen ist. Der Waran lief auf einem Laufband, dessen Geschwindigkeit immer weiter gesteigert wurde. Mit zunehmender Laufgeschwindigkeit erhöhte er seinen Sauerstoffverbrauch. Kurz vor dem Erreichen der maximalen aeroben Kapazität stieg der Lactatgehalt des Blutes um etwa das 30-fache an, ein Zeichen dafür, dass nun zusätzlich die anaerobe ATP-Produktion aktiviert wurde. Die körperliche Belastung, bei der der Lactatgehalt des

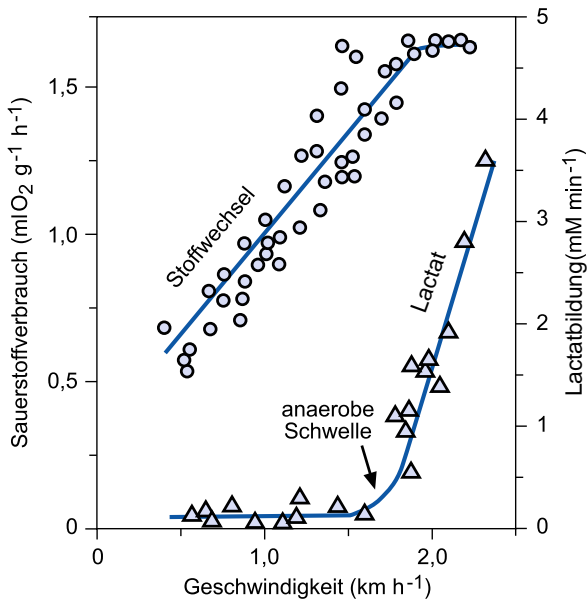


Abb. 2.13 Aerobe Kapazität und anaerobe Schwelle bei der Echse *Varanus exanthematicus*. Wenn 95 % der aeroben Leistung ausgeschöpft sind, wird die anaerobe ATP-Produktion aktiviert, erkennbar als Anstieg in der Lactatkonzentration des Bluts (Seeherman et al. 1983, Bildrechte liegen bei Human Kinetics)

Blutes ansteigt, wird als anaerobe Schwelle bezeichnet. Sie liegt bei den meisten Wirbeltieren bei 95 % der maximalen aeroben Kapazität, ähnlich wie am Beispiel des Warans zu sehen ist. Da die anaerobe ATP-Produktion durch Glykolyse sehr rasch geschieht, rascher als die aerobe ATP-Produktion in den Mitochondrien, kann die Leistung der Muskulatur durch anaerobe ATP-Produktion besonders wirkungsvoll unterstützt werden. Allerdings ist dies nur für kurze Zeit möglich, denn das Energiepotenzial der Glucose wird dabei nur unvollständig genutzt, und der Muskel ermüdet. Der hohe Lactatspiegel muss in anschließenden Erholungsphasen wieder abgebaut werden (siehe anaerobe Energiegewinnung). Zusätzliche Ruhepausen sind notwendig da der maximale Sauerstoffverbrauch (MR_{\max}) die maximal mögliche Dauerleistung des Stoffwechsels (MR_{sus} , siehe oben) übersteigt.

2.5.1 Gehen, Laufen und Springen

Je schneller sich ein Tier fortbewegt, desto größer ist der Energiebedarf für die Lokomotion. Dies ist bereits

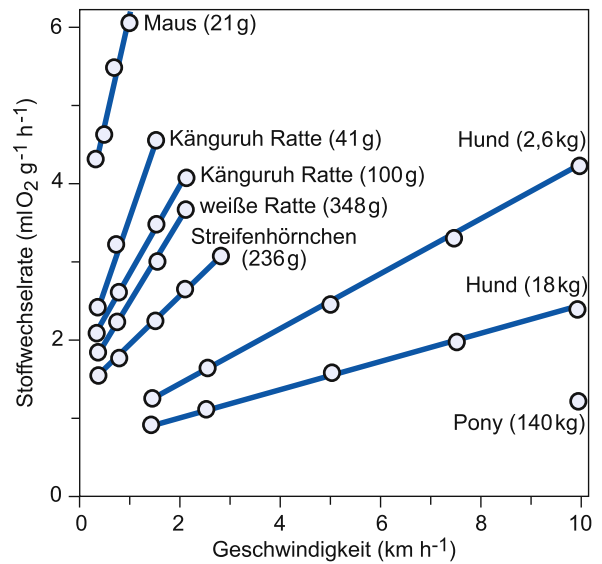


Abb. 2.14 Der Sauerstoffverbrauch von Säugetieren steigt linear mit der Laufgeschwindigkeit an. Je größer ein Säugetier ist, desto geringer ist dieser Anstieg im Sauerstoffverbrauch (Taylor et al. 1970, Bildrechte liegen bei The American Physiological Society)

aus den Beispielen für den Menschen zu erkennen, der bei raschem Gehen mit 8 km/h etwa doppelt so viel Energie verbraucht wie bei gemäßigt Tempo von 4,9 km/h (Tab. 2.6). Noch viel deutlicher wird dieser Zusammenhang beim Waran dessen Sauerstoffverbrauch linear mit der Laufgeschwindigkeit steigt (Abb. 2.13). Zahlreiche Messungen an verschiedenen Säugetieren ergaben stets eine proportionale Beziehung zwischen Laufgeschwindigkeit und Sauerstoffverbrauch (Abb. 2.14). Daraus folgt dass, über einen weiten Geschwindigkeitsbereich die in der Muskulatur umgesetzte chemische Energie stets mit gleichbleibender Effizienz in Bewegungsenergie umgewandelt wird.

Der Anstieg des Sauerstoffverbrauchs proportional mit der Laufgeschwindigkeit lässt vermuten, dass die Steigung der Geraden auf den Ruheverbrauch extrapoliert. Eigentlich ist nichts anderes zu erwarten, da bei Geschwindigkeit null keine zusätzliche Energie für die Lokomotion notwendig ist, und der Ruhestoffwechsel ausreichen müsste. Alle Messungen extrapolieren jedoch stets auf einen Energieumsatz der um etwa 50–100 % über dem Ruheumsatz liegt (Abb. 2.14, 2.15). Wie kann diese Abweichung erklärt werden? In Ruhe, beim Liegen oder Sitzen, sind nur wenige Muskelgruppen aktiv, und die Muskulatur der Extremitäten

Tab. 2.6 Energiebedarf des Menschen für unterschiedliche Tätigkeiten. Die Angaben gelten für ein Körpergewicht von 65 kg (Passmore und Durnim 1955¹, FAO/WHO 1973)

	kJ min^{-1}	Watt	Faktor für Steigerung über den Grundumsatz
<i>Bewegungsweisen</i>			
Grundumsatz ¹	4,20	70	1
Liegen	4,52	75	1,1
Sitzen	5,82	97	1,4
Stehen	7,32	122	1,7
Gehen (4,9 km/h)	15,5	258	3,7
Gehen (4,9 km/h mit 10 kg Last)	16,7	278	4,0
Gehen (15 % Steigung, 3 km/h) ¹	26,4	440	6,3
Gehen (8 km/h) ¹	33,5	558	8,0
senkrechte Leiter besteigen ¹	48,1	801	11,5
<i>Arbeit</i>			
Büroarbeit	7,5	125	1,8
Auto fahren ¹	11,7	195	2,8
Hausarbeit (Kochen, Putzen, Waschen)	8,8–18,0	147–300	4,0
Arbeit mit Maschinen (Bäcker, Drucker, Schneider, Elektro- und chemische Industrie)	9,6–17,2	160–287	3,8
Bauarbeiter	13,4–25,5	223–425	5,7
Landwirtschaft (Arbeit mit Landmaschinen, Tiere füttern, Stall reinigen usw.)	10,0–32,6	167–543	7,2
Bergbau	23,4–28,9	390–482	6,4
Waldarbeiter (Bäume fällen, Sägen)	17,2–36,0	287–600	8,0
z. B. 51 Axthiebe pro Minute ¹	100,9	1682	24,0
<i>Sport und Freizeit</i>			
geringe Belastung (Golf, Segeln, Billard, Kegeln)	10,5–21,0	175–350	4,7
mittlere Belastung (Tennis, Reiten, Tanzen, Schwimmen, Skifahren)	21,0–31,5	350–525	7,0
hohe Belastung (Leichtathletik, Rudern, Fußball, Radrennen)	> 31,5	> 525	> 7,0
z. B. Gehen ¹	40,6	677	9,7
z. B. Squash ¹	42,7	712	10,2
z. B. Treppensteigen mit einer Last von 60 kg ¹	128	2133	30,5

ist weitgehend entspannt. Beim Laufen wird nicht nur die Muskulatur der Extremitäten aktiviert, sondern die Skelettmuskulatur insgesamt in einen erhöhten Spannungszustand versetzt, um die einzelnen Schritte elastisch abzufedern und die aktive Arbeit der Extremitäten zu unterstützen. Diese erhöhte Körperspannung für die Laufhaltung des Körpers erfordert zusätzliche Energie. Deshalb hat ein Tier in Laufhaltung auch oh-

ne messbare Fortbewegung einen höheren Umsatz als in Ruhestellung.

Die meisten Tiere beherrschen verschiedene Gangarten, die je nach der Geschwindigkeit gewählt werden. Bei Fortbewegung mit vier Beinen kann, wie z. B. beim Pferd, vom Gehen zum Trab und schließlich bei hoher Geschwindigkeit in den Galopp gewechselt werden. Menschen gehen bei langsamer Geschwin-

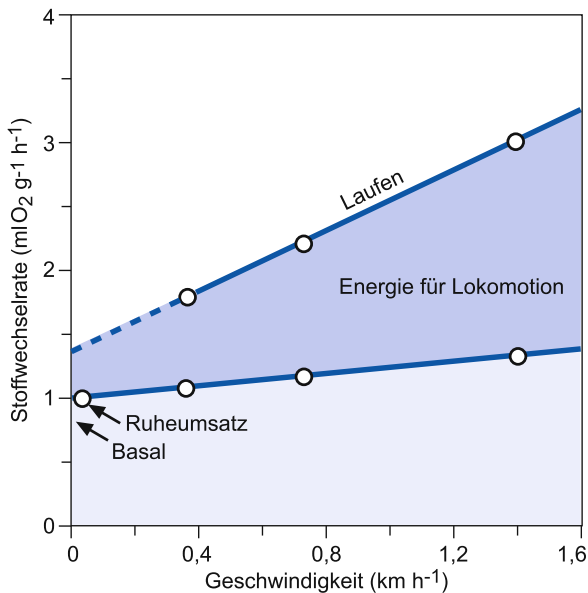


Abb. 2.15 Beziehung zwischen dem Ruheumsatz und dem Energieumsatz beim Laufen. Der linear mit der Geschwindigkeit ansteigende Sauerstoffverbrauch extrapoliert auf höhere Werte als der Grund- und der Ruheumsatz, ein Hinweis auf den zusätzlichen Energiebedarf, der für die Vorspannung des Körpers in Laufhaltung erforderlich ist

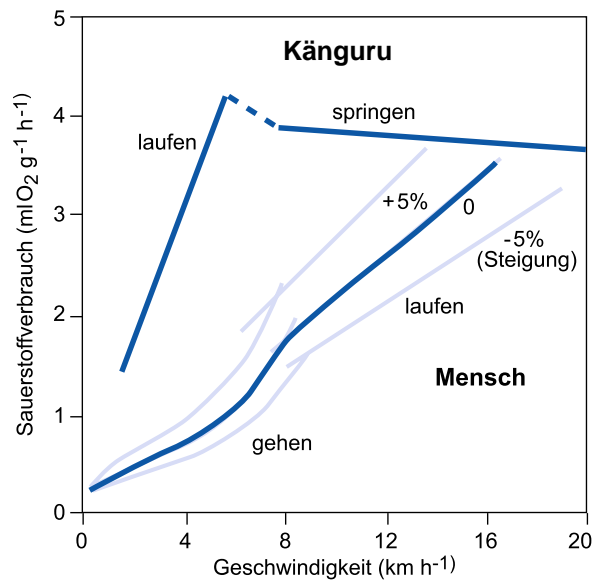


Abb. 2.16 Vergleich des Energieaufwandes für verschiedene Gangarten. Der Sauerstoffverbrauch für Gehen und Laufen des Menschen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit wurde bei ebenerdiger Fortbewegung sowie bei 5 %iger Steigung bergauf und bergab ermittelt (Margaria 1976). Zum Vergleich ist der Sauerstoffverbrauch eines 18 kg schweren Kängurus angegeben. Bei einer Geschwindigkeit von 6 km/h wechselt es seine Gangart vom Laufen zum Springen (Dawson und Taylor 1973; nach Wieser 1986; Bildrechte liegen bei Thieme)

digkeit, wobei jeweils ein Fuß Bodenkontakt hält, und wechseln bei hoher Geschwindigkeit zum Laufen, bei dem jeder Schritt ein Sprung wird. Das Gehen erfordert bei langsamer Geschwindigkeit weniger Energie als das Laufen (Abb. 2.16). Schnelles Gehen wird jedoch zunehmend unökonomisch, und bei maximaler Geh-Geschwindigkeit wird unter Umständen mehr Energie aufgewandt als beim Laufen mit derselben Geschwindigkeit. Die etwas unterschiedliche Effizienz von Gehen und Laufen hängt vermutlich mit der stets bipedalen Fortbewegung des Menschen zusammen. Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Kapuzineraffen (*Cebus capucinus*) wurden trainiert auf dem Laufband aufrecht zu gehen oder mit allen Vieren zu laufen. Bei beiden Primatenarten hatte die Gangart keinen Einfluss auf die Energiekosten der Fortbewegung (Taylor und Rowntree 1973).

Neben der Laufgeschwindigkeit hängt der Energieverbrauch auch davon ab, ob bergauf oder bergab gelaufen wird. Bergauf muss zusätzlich Energie aufgewandt werden, um das Gewicht des Körpers anzuheben, und bergab wird diese Hebearbeit verringert. Abb. 2.16 vergleicht die Energiekosten der ebenerdi-

gen Fortbewegung mit den Anforderungen bei einer 5 %igen Steigung. Dieser flache Anstieg verursacht bereits einen 30 % höheren Energieaufwand für Gehen und Laufen. Bergab verringert sich der Energieaufwand in ähnlichem Umfang gegenüber dem ebenerdigen Gehen. Für einen steileren Anstieg von 15 % ist bereits mehr als doppelt so viel Energie notwendig wie bei ebenerdigem Gehen mit gleicher Geschwindigkeit (Tab. 2.6).

Die hüpfende Fortbewegung der Beuteltiere und Springmäuse erscheint, aufgrund unserer eigenen unbeholfenen Hüpftechnik, weniger ökonomisch als das elegante Laufen von Säugetieren. Bei langsamer Geschwindigkeit laufen die Beuteltiere und benutzen dabei auch ihre Vorderextremitäten. Dabei steigt der Energieaufwand steil mit der Geschwindigkeit an (Abb. 2.16). Ab einer Geschwindigkeits-Schwelle von 6–7 km/h wechseln sie in die hüpfende Gangart. Der Energieaufwand für das Hüpfen bleibt über einen weiten Geschwindigkeitsbereich konstant und wird bei hoher Geschwindigkeit sogar effizienter als

das Laufen. Kängurus nutzen dabei die elastischen Eigenschaften ihres Sprungapparates auf ideale Weise aus. Bei der Landung fangen sie die kinetische Energie des Sprungs durch Dehnung von Sehnen und Muskulatur ihrer Sprungbeine auf und setzen diese Energie in den folgenden Absprung um. Sie benötigen nur noch zusätzlich metabolische Energie um die elastische Kontraktion des Sprungapparates beim Absprung zu verstärken. Der konstante Sauerstoffverbrauch bei hohen Geschwindigkeiten zeigt, dass sie, ohne Steigerung des Energieumsatzes, alleine durch die biomechanischen Eigenschaften des Sprungs ihre Geschwindigkeit variieren können.

2.5.2 Fliegen

Fliegen ist eine besonders energieaufwendige Art der Fortbewegung, da die geringe Dichte der Luft hohe mechanische Leistungen erfordert, um den Körper gegen die Schwerkraft anzuheben. Beim Gleitflug entsteht durch den Anstellwinkel und das Profil der Flügel ein Unterdruck an der Flügeloberfläche, der den Körper trägt. Dies gilt genau so für technisches Fluggerät. Allerdings nutzen Flugzeuge zwei getrennte Systeme für den Hub und den Schub, nämlich die Tragflächen und die Propeller oder Düsen, während Tiere beides mit den Flügeln erzeugen. Beim geradlinigen Flug heben die Flügel den Körper gegen die Schwerkraft und treiben ihn gegen den Luftwiderstand nach vorn. Sie erreichen dies indem sie beim Abschlag die Luft insgesamt nach hinten unten beschleunigen und dadurch eine nach vorne und oben gerichtete Kraft erzeugen. Trotz dieser technischen Komplikation ist das Fliegen mindestens viermal unabhängig voneinander im Lauf der Evolution entstanden, bei den Insekten, den Reptilien (den ausgestorbenen Flugsauriern), den Vögeln, und den Fledermäusen. Da die Mehrheit aller Insekten fliegen kann, und die Insekten mehr als drei Viertel aller Tierarten stellen, kann deshalb unterstellt werden, dass mehr als die Hälfte aller Tierarten fliegen können, mit einer großen Spannweite des Körpergewichts, von sehr kleinen, nur wenige Mikrogramm wiegenden Insekten, bis zu 12 kg schweren Vögeln, und den wahrscheinlich noch schwereren Flugsauriern. Fliegen bietet gegenüber dem Laufen eine wesentlich höhere Fortbewegungsgeschwindigkeit, sodass große Strecken in relativ kurzer Zeit zurückgelegt werden können. Dies

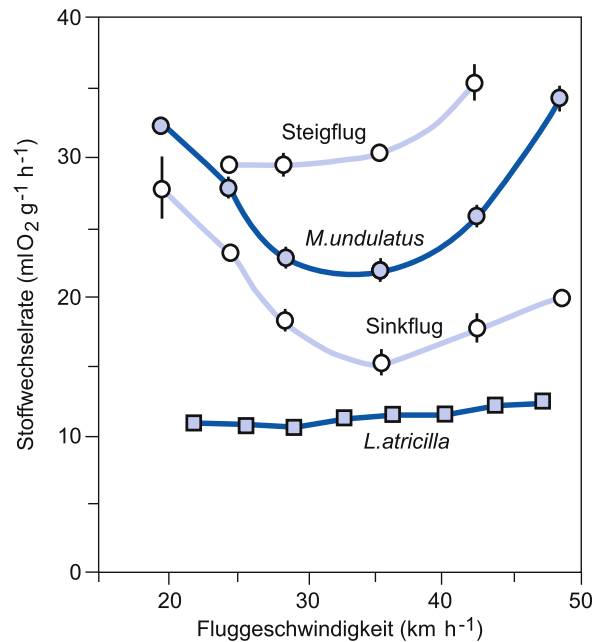


Abb. 2.17 Sauerstoffverbrauch von Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) und Möwe (*Larus atricilla*) bei unterschiedlicher Fluggeschwindigkeit (nach Tucker 1968; Berger 1984; Bildrechte liegen bei Urban & Fischer und The Journal of Experimental Biology)

war möglicherweise ein entscheidender Vorteil für die mehrfache und erfolgreiche Evolution des Fliegens.

Der Energieaufwand für das Fliegen hängt, wie beim Laufen, ebenfalls von der Geschwindigkeit ab. Allerdings ist nicht zu erwarten, dass diese Beziehung ähnlich proportional ist wie beim Laufen, da ein großer Teil der Energie alleine für die Hubarbeit benötigt wird, insbesondere bei geringer Fluggeschwindigkeit. Der Schwirrflug eines Kolibris oder der Rüttelflug eines Falken erfordert eine sehr hohe Arbeitsleistung, um in der Luft stehend genügend Hub gegen die Schwerkraft zu entwickeln. Beim Vorwärtsflug ändern sich die Strömungsverhältnisse. Mit zunehmender Geschwindigkeit entsteht ein Druckgradient zwischen der Ober- und Unterseite des Vogels der Auftrieb erzeugt, sodass die für den Schub geleistete Arbeit zunehmend auch für den Hub sorgt, d. h. die Schubarbeit kann die Hubarbeit kompensieren. Das Zusammenspiel dieser Kräfte hängt von der Körpergröße, Körperform, dem Aufbau der Flügel, der Flügelschlagfrequenz und anderen biomechanischen Eigenschaften einer Vogelart ab (zur Biomechanik des Flugs siehe Kap. 20.4).

An Wellensittichen sind die Flugleistungen besonders gründlich untersucht worden (Abb. 2.17) und ergaben eine U-förmige Beziehung zwischen Fluggeschwindigkeit und Energieumsatz. Bei einer Geschwindigkeit von 30–40 km/h fliegen Wellensittiche mit dem geringsten Energieaufwand, d. h. der größten aerodynamischen Effizienz, während sie sowohl bei langsamerer als bei höherer Geschwindigkeit mehr Energie aufwenden müssen. Ähnlich wie beim Bergauf-Laufen, ist auch der Steigflug mit einem größeren Energieaufwand verbunden, und der Sinkflug verringert den Energieumsatz. Viele Vögel zeigen keine derart ausgeprägte U-förmige Kennlinie für Energiekosten des Flugs, sondern eher einen konstanten Energieumsatz über weite Bereiche der Fluggeschwindigkeit, wie dies beim Wellensittich im Steigflug oder bei der Möwe, *Larus atricilla*, im Geradausflug zu beobachten ist.

2.5.3 Wirkungsgrad der lokomotorischen Arbeit

Die Fortbewegung erfordert sehr viel Energie, da eine große Masse, nämlich der gesamte Körper, beschleunigt und transportiert werden muss. Deshalb wäre zu erwarten, dass alle Tiere die dafür notwendige chemische Energie mit möglichst hoher Effizienz in Bewegungsenergie umwandeln. Der Wirkungsgrad für die körperliche Arbeit eines Pferds liegt, je nach Bezugsgröße zwischen 23 und 35 % (Box 2.5). Dies ist ein relativ hoher Wirkungsgrad, und erreicht etwa den eines Pkw. Die Effizienz der Lokomotion des Menschen liegt normalerweise deutlich niedriger, lediglich gut trainierte Sportler, z. B. Radrennfahrer, erreichen Werte die über 20 % liegen. Diese geringe Effizienz bedeutet, dass in der Regel mehr als 80 % der bei der Lokomotion aufgewendeten chemischen Energie nicht in Arbeit umgesetzt wird, sondern „nutzlos“ als Wärme verpufft.

Für diese geringe Effizienz der Lokomotion gibt es mehrere Gründe. Erstens geht bei der Umwandlung der Nahrungsenergie in ATP ein erheblicher Teil als Wärme verloren (50–60 %). Zweitens wird nur ein Teil (etwa 50 %) der chemischen Energie des ATP in die Actin-Myosin-Bewegung umgesetzt, u. a. weil begleitende Stoffwechselvorgänge (z. B. Stoff- und Ionen-Transport) zusätzlich ATP verbrauchen. Und drittens müssen bei der Bewegung Reibungs- und Deh-

nungswiderstände im Bewegungsapparat überwunden werden, die ebenfalls Energie erfordern. Dies macht verständlich, dass bei der Lokomotion stets viel Wärme entsteht, und die Temperatur der Muskulatur während körperlicher Arbeit ansteigt. Bei lang anhaltender Lokomotionsarbeit fällt so viel Wärme an, dass große Tiere zusätzlich schwitzen oder hecheln müssen, um die überschüssige Körperwärme abzugeben.

2.5.4 Transportkosten der Fortbewegung – Vergleich von Schwimmen, Laufen und Fliegen

Große Tiere können beim Gehen, Laufen und Springen höhere Geschwindigkeiten erreichen als kleine Tiere. Dies ergibt sich schon alleine aus der Tatsache, dass große Tiere, bei gleicher Bauform, längere Extremitäten besitzen, und pro Schritt eine größere Distanz zurücklegen. Kleine Tiere können mit ihren kurzen Extremitäten zwar eine höhere Schrittfrequenz entwickeln, aber dies erfordert einen wesentlich höheren Energieaufwand, sodass sie bei maximalem Energieumsatz geringere Geschwindigkeiten erreichen als große Tiere (Abb. 2.14). Diese generelle Beziehung schließt natürlich nicht aus, dass im Lauf der Evolution Bauformen entstanden, die, gemessen an ihrer Körpergröße, besonders hohe Geschwindigkeiten entwickeln. Ein Beispiel dafür ist der Gepard, der auf kurzen Sprintstrecken bis zu 140 km/h schnell sein kann.

Aus der Messung des Sauerstoffverbrauchs ($\text{mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) bei verschiedenen Geschwindigkeiten (km/h) können auch die Transportkosten der Lokomotion berechnet werden, genauer gesagt die Energie die erforderlich ist um 1 g Körpermasse über eine Strecke von 1 km zu transportieren.

$$\begin{aligned} \text{Transportkosten} &= \frac{\text{mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}}{\text{km h}^{-1}} \\ &= \text{mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ km}^{-1} \end{aligned}$$

Abbildung 2.18 enthält eine Zusammenstellung der Transportkosten für Schwimmen, Laufen und Fliegen bei zahlreichen Tierarten und einigen Maschinen. Bei allen drei Fortbewegungsarten sinken die Transportkosten mit der Körpergröße. Somit sind große Tiere energetisch im Vorteil wenn lange Strecken zurückgelegt werden müssen.

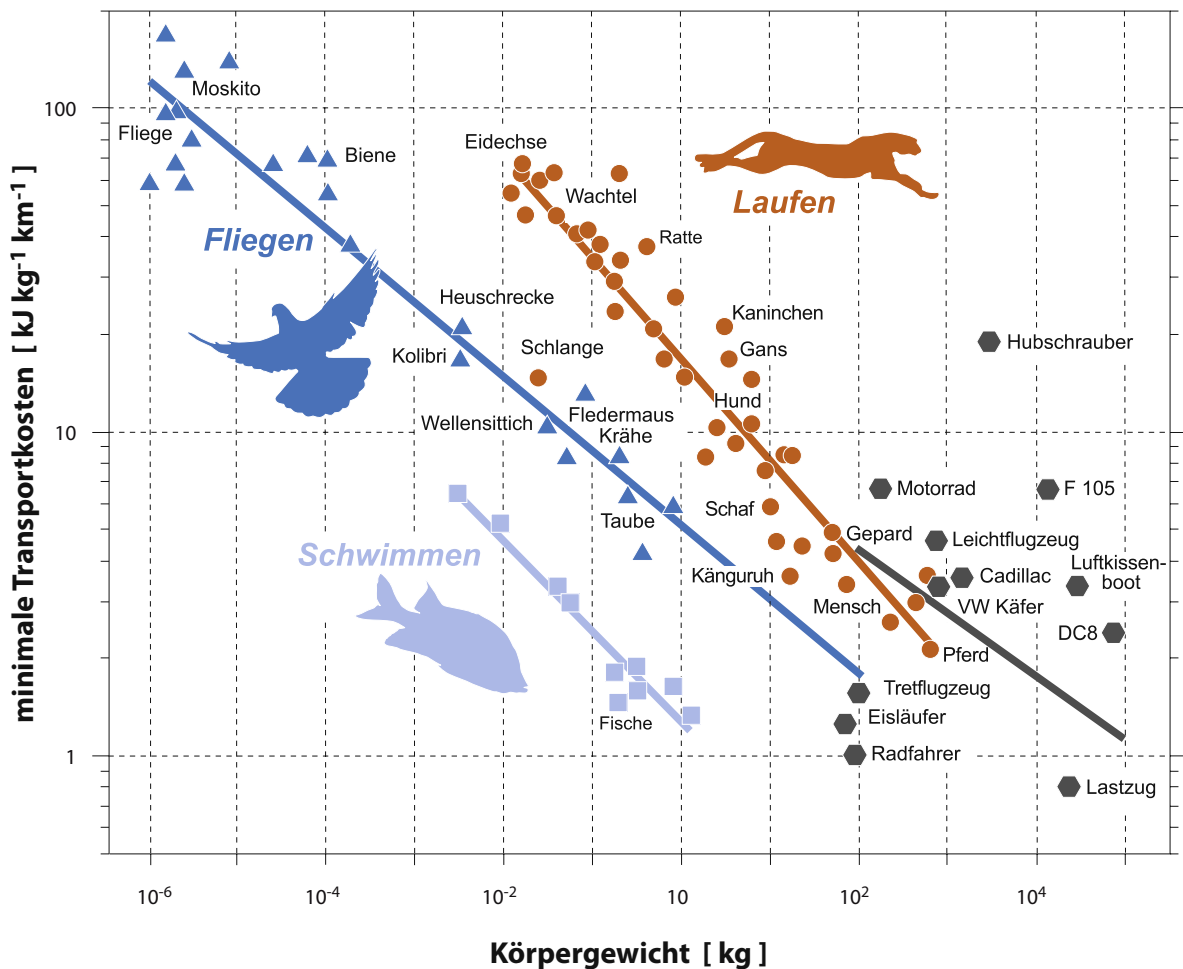


Abb. 2.18 Transportkosten für die Fortbewegung bei Tieren und bei Maschinen (Tucker 1975, Bildrechte liegen bei Sigma Xi)

Schwimmen hat die geringsten Transportkosten. Beim Schwimmen wird der Körper durch die Dichte und den Auftrieb des Wassers in der Schwebe gehalten, d. h. es muss keine Arbeit gegen die Schwerkraft geleistet werden, und es ist weniger aktive Muskelanspannung erforderlich um den Körper in Form zu halten, wie das beim Laufen, Springen und Fliegen der Fall ist. Beim Schwimmen muss lediglich Vortrieb erzeugt werden, um den Strömungswiderstand des Wassers zu überwinden. Die meisten aquatischen Organismen bieten durch ihre Körperform und ihre strömungsgünstige Körperoberfläche dem Wasser nur einen geringen Widerstand und erzeugen den Vortrieb durch Flossenbewegungen, Schwanzschläge oder Auslenkungen der Körperlängsachse. Fische von 30–100 cm Körperlänge erreichen damit Geschwindigkei-

ten von 0,7–2,5 km/h. Als Jäger oder Gejagte können sie kurzfristig sogar höhere Geschwindigkeiten von etwa 20 Körperlängen pro Sekunde entwickeln. Die absolut schnellsten Schwimmer sind Thunfische, von denen mehrfach an der Angel Geschwindigkeiten von 70 km/h und in einem Fall 100 km/h gemessen wurden. Die Schwimmgeschwindigkeit liegt damit in einem ähnlichen Bereich wie auch die Laufgeschwindigkeit von schnellen Tetrapoden.

Eine Fortbewegung durch **Laufen** hat etwa 10-mal höhere Transportkosten als das Schwimmen bei vergleichbarer Körpergröße. Dies gilt sowohl für Säugetiere als auch für laufende Vögel. Beim Laufen muss die Körperform und Körperspannung für die Lokomotion alleine durch Muskelkraft erzeugt werden, während dies beim Schwimmen „kostenlos“

durch die Dichte und den Auftrieb des Wassers erledigt wird. Auch die Transportkosten für Fahrzeuge liegen in einer ähnlichen Größenordnung wie das Laufen. Erstaunlicherweise hat das **Fliegen** geringere Transportkosten als das Laufen, obwohl das Fliegen selbst einen hohen Energieaufwand erfordert. Die geringen Transportkosten sind eine Folge der hohen Geschwindigkeit beim Fliegen, wodurch Vögel ihre Körpermasse in kurzer Zeit über lange Strecken transportieren. Dieser Einfluss der Geschwindigkeit auf die Transportkosten ist auch beim Radfahrer oder Eisläufer zu erkennen, deren Transportkosten nur einen Bruchteil des Laufens betragen.

2.6 Produktion

2.6.1 Kosten der Biosynthese

Wenn Tiere wachsen, Milch oder Eier produzieren, so müssen sie aus den mit der Nahrung aufgenommenen Aminosäuren und Monosacchariden neue komplexe Makromoleküle synthetisieren. Die Energiekosten für die Biosynthese von Makromolekülen sind relativ niedrig im Vergleich zum Energiegehalt der Monomere. So beträgt der Energiegehalt einer Glykosidbindung im Glykogen etwa 18 kJ/mol, während der Brennwert der Glucose selbst einen Energiegehalt von 2813 kJ/mol hat, d. h. nur etwa 0,6 % der Energie sind für die glykosidischen Komplexbindungen erforderlich. Ähnliche Verhältnisse gelten auch für Proteine, deren Synthese aus Aminosäuren für die Peptidbindung 0,24 kJ/g (12,5 kJ/mol) erfordern, während die Aminosäuren im Mittel einen Brennwert von 22,9 kJ/g besitzen. Daraus folgt, dass nur etwa 1 % des Energiegehalts der Monomere für die Synthese von komplexen Makromolekülen aufgewandt werden müssen. Die biochemische Synthese von Makromolekülen ist außerdem energetisch sehr effizient organisiert. Sie hat einen Wirkungsgrad von etwa 95 %, obwohl daran ineffiziente Schritte der ATP-Synthese und ATP-Hydrolyse beteiligt sind (Calow 1977).

Die Produktionsleistungen von Tieren erfüllen drei Hauptaufgaben, den Stoffumsatz im Körper, das Wachstum und die Reproduktion. In jedem Organismus findet ein **Stoffumsatz** statt, bei dem neue Proteine synthetisiert, defekte DNA repariert oder abgestoßene Epithelzellen nachgeliefert werden. Diese Synthesen sind Bestandteil des Fließgleichgewichts

in dem sich ein lebender Körper befindet. Sie ersetzen abgebaute Makromoleküle und erhalten die Lebensfähigkeit des Organismus. Der Energieaufwand für diese Syntheseleistungen gehört deshalb zum Erhaltungsbedarf eines Organismus. Das für den Stoffumsatz notwendige Baumaterial wird entweder durch Wiederverwertung aus abgebauten Makromolekülen gewonnen oder muss mit der Nahrung aufgenommen werden. Letzteres gilt vor allem für Proteine, da Aminosäuren im Stoffwechsel teilweise abgebaut werden und die Aminogruppe als Ammoniak, Harnstoff oder Harnsäure mit dem Urin ausgeschieden wird. Der Verlust muss durch Proteine in der Nahrung ausgeglichen werden, und deshalb ist neben dem kalorischen Wert der Nahrung eine ausreichende Proteinzufuhr notwendig.

2.6.2 Wachstum und Sekundärproduktion

Beim **Wachstum** übersteigt die Syntheseleistung des Körpers die Abbauprozesse und es kommt zu einer Zunahme der Körpermasse. Dies kann natürlich nur geschehen, wenn mit der Nahrung mehr Energie aufgenommen wird, als für die Erhaltung notwendig ist. Die überschüssig aufgenommene Nahrung wird in zusätzliche Körpermasse umgewandelt, die **somatische Produktion**. Mit ihr wird das Wachstum eines Individuums charakterisiert. In der Embryonalphase und während der Juvenilentwicklung verläuft das Wachstum der meisten Tiere relativ rasch und betrifft als **allometrisches Wachstum** sämtliche Organe. Im adulten Zustand findet bei Säugetieren nur noch ein geringes Wachstum statt, und die somatische Produktion beschränkt sich auf Muskel- und Fettansatz oder das Wachstum von Haaren. Bei der Zucht von Nutztieren wurde Wert auf möglichst hohe somatische Produktionsleistungen gelegt, die das normale Wachstum übersteigen und deshalb auch als **Sekundärproduktion** bezeichnet werden. Im Gegensatz zur somatischen Produktion dient die **reproduktive Produktion** der Vermehrung. Dazu gehört die Synthese von Fortpflanzungsorganen, Keimzellen, Eiern, Embryonen, aber auch Investitionen in die Brutpflege durch Milch bei Säugetieren und Kropfsekret bei Vögeln, kurzum alles, was für die Erzeugung von Nachkommen und Brutpflege produziert wird.

Damit ein Tier wachsen, Milch und Eier liefern kann, benötigt es nicht nur die chemische Maschine-

rie zur Biosynthese, sondern auch erhöhte Leistungen von Nahrungsaufnahme, Verdauung, Atmung, Kreislauf und Exkretion. Wenn wir wissen wollen, wie die Effizienz der tierischen Produktion funktioniert, so müssen diese Aufwendungen mit berücksichtigt werden. Trotz der geringen Kosten für die biochemischen Schritte der Biosynthese werden deshalb die tatsächlichen Kosten für Produktion von tierischem Gewebe und Material höher liegen als die reinen Biosynthesekosten.

2.6.3 Wachstum während der Embryonalentwicklung

Betrachten wir als Erstes die gut überschaubare Situation bei der Entwicklung eines Hühnerembryos. Eier bieten besonders vorteilhafte Rahmenbedingungen für das somatische Wachstum, denn die Embryonalentwicklung findet in einer optimal zusammengesetzten Nährlösung statt, weitgehend abgeschlossen von Außeneinflüssen und genährt aus dem beinahe rückstandsfrei verwertbaren Dotter. Der Brennwert eines durchschnittlichen Hühnereies beträgt 364 kJ. Davon finden sich 159 kJ im fertigen Küken wieder, während 109 kJ in Form von Eidotter, Membranen und embryonalen Ausscheidungsprodukten übrig bleiben. Der Rest von 96 kJ ist die durch den Stoffwechsel verloren gegangene Energie (Wärmeabgabe). Vergleichen wir den Energiegehalt des geschlüpften Kükens (159 kJ) mit dem Energiegehalt des verbrauchten Dotters (255 kJ), so ergibt dies eine Effizienz von 62 % mit welcher der Dotter in das fertige Küken umgewandelt wurde (Netto-Wirkungsgrad, s. unten). Ähnliche Untersuchungen wurden an Eiern mehrerer Tierarten durchgeführt, und ergaben Effizienzen von 65 % beim Seidenspinner, 51 % beim Frosch, 62–67 % bei Süßwasserschnecken, 59 % beim Seeigel und 70 % beim Hering. Offensichtlich wandeln alle Tiere die im Dotter gespeicherte chemische Energie mit einer ähnlich hohen Effizienz in die Körpersubstanz eines heranwachsenden Embryos um (Calow 1977; Kiorboe und Mohlenberg 1987).

2.6.4 Effizienz von Wachstum und Produktion

Das Juvenilwachstum und die Produktionsleistungen von erwachsenen Nutztieren, spielen eine wichtige

Rolle für die Versorgung des Menschen mit Fleisch, Eiern, Wolle und Leder. An ihnen wurden im vergangenen Jahrhundert viele grundsätzliche Zusammenhänge des Energiehaushalts, der Ernährung und des Wachstums aufgeklärt, die auch für andere Tiere Gültigkeit haben (Rubner 1909; Kellner 1919; Brody 1945; Kleiber 1967). Aus dem Energiebudget von Milchkühen ist zu erkennen (Abb. 2.2), dass sie aus den täglich aufgenommenen 234 MJ Nahrungsenergie nur 52,3 MJ für die Produktion zusätzlicher Biomasse verwenden. Dies entspricht einer Effizienz von 22 %. Wie in der Technik üblich wird auch bei Tieren der Begriff Wirkungsgrad (η) verwendet. Da es sich hierbei um die Effizienz der Produktion bezogen auf die gesamte Nahrungsaufnahme handelt, wird sie als Gesamtwirkungsgrad oder **Brutto-Wirkungsgrad** (η_{brutto}) bezeichnet:

$$\eta_{\text{brutto}} = 100 \cdot E_{\text{prod}} / E_{\text{in}}$$

Dieser älteste Produktionsquotient wurde von Rubner (1909) als „Wachstumsquotient“ eingeführt und schildert den Prozentsatz der Nahrung, der in Produktion überführt wird. Er wird häufig von Tierzüchtern verwandt, um die Eigenschaften eines Futters für die Tierproduktion zu beschreiben. In der Ökologie wird er bei der Analyse von Nahrungsketten und Nahrungsnetzwerken verwendet, um den Wirkungsgrad der Umwandlung von Nahrungsenergie einer trophischen Stufe in die Körpersubstanz der nächst höheren trophischen Stufe zu beschreiben. Tabelle 2.7 zeigt, dass dieser Brutto-Wirkungsgrad bei den meisten Nutztieren in der Größenordnung von 20 % liegt. Lediglich in dem für die Embryonalentwicklung optimierten System des Hühnereis wird ein etwa doppelt so hoher Brutto-Wirkungsgrad erreicht.

Ein Teil der aufgenommenen Nahrung wird nicht resorbiert und metabolisiert, sondern als Kot oder Urin wieder ausgeschieden. Sowohl für Biosynthesen als auch für die Energiegewinnung steht nur der verbleibende metabolisierbare Anteil (E_{met}) der Nahrung zur Verfügung. Bei den in Abb. 2.2 erwähnten Rindern sind dies 149,8 MJ. Bezieht man die Milchproduktion der Rinder auf E_{met} so erhält man einen Wirkungsgrad von 34 %, den **Netto-Wirkungsgrad** (η_{netto}). In der Praxis wird häufig die assimilierte Energie als Bezugsgröße verwandt (E_{ass}), statt dem metabolisierbaren Energieanteil (E_{met}), was aber bei Tieren mit geringen Energieverlusten über den Urin zu vergleich-

Tab. 2.7 Wirkungsgrade des Wachstums und der Sekundärproduktion von Tieren

	Brutto-Wirkungs-grad	Netto-Wirkungs-grad	physiologischer (Teil-) Wirkungsgrad	
Bildung eines Hühnereis	17 %	23 %	70–80 %	Hoffmann und Schliemann 1973
Embryonalentwicklung eines Hühnchens	43 %	62 %	90 %	Hoffmann und Schliemann 1973
Embryonalentwicklung eines Herings	20 %	25 %	91 %	Kiorboe und Mohlenberg 1987
Milchproduktion einer Kuh	20 %	30–50 %	60–65 %	Flatt et al. 1969
Wachstum eines Ochsen	18 %	49 %	58 %	Kleiber 1967
Wachstum von Schweinen	22 %	33 %	66 %	Mount 1968

baren Werten führt:

$$\eta_{\text{netto}} = 100 \cdot E_{\text{prod}} / E_{\text{met}}$$

Wenn E_{met} aus dem Sauerstoffverbrauch anstatt der Nahrungsmenge bestimmt wird, so fehlt der in der Produktion gespeicherte Anteil der Nahrungsenergie. Die Berechnung erfolgt dann nach folgender Gleichung:

$$\eta_{\text{netto}} = 100 \cdot E_{\text{prod}} / (E_{\text{prod}} + E_{\text{met}})$$

Der Netto-Wirkungsgrad beschreibt den Anteil der Produktion am gesamten Stoffwechsel eines Tieres, und ist somit ein Maß für die physiologische Produktions-Leistung. Bei den meisten Nutztieren beträgt der Netto-Wirkungsgrad etwa 30 %, erreicht aber bei Hochleistungskühen für die Milchproduktion mehr als 50 %.

In der metabolisierbaren Energie sind sämtliche Kosten für die Erhaltung des Körpers, Aktivität, Thermoregulation, Exkretion und andere Lebensfunktionen enthalten. Wird die Effizienz des eigentlichen Produktionsvorgangs isoliert betrachtet, also die Effizienz, mit der Nahrungsenergie in Sekundärprodukte bei Nutztieren umgewandelt wird, so müssen die allgemeinen Unterhaltskosten von der metabolisierbaren Energie subtrahiert werden. Es verbleibt der Energiebetrag, der alleine für die Produktion aufgewendet wurde. Bezieht man die produzierte Biomasse auf diese reinen Produktionskosten, so erhält man den physiologischen Wirkungsgrad der Produktion, der als **Teilwirkungsgrad** (η_{teil}) bezeichnet wird.

Dieser Teilwirkungsgrad liegt in den meisten Fällen über 60 %, und erreicht bei der Entwicklung von Embryonen im Hühnerei (90 %) annähernd den Idealwert für die Biosynthese (95 %). Die getrennte Bestimmung

sämtlicher Elemente des Energiehaushalts ist sehr aufwendig. Deshalb wird der Teilwirkungsgrad häufig experimentell ermittelt, z. B. mit Differenzversuchen (Kellner 1919). Dabei erhalten zwei Gruppen von Tieren über längere Zeit unterschiedliche Futtermengen. Bei der höheren Futtermenge verläuft das Wachstum rascher, es wird mehr Milch produziert, und/oder mehr Fleisch angesetzt. Aus der Differenz der Produktion ($E_{\text{prod2}} - E_{\text{prod1}}$) und der Differenz der metabolisierten Nahrungsenergie ($E_{\text{met2}} - E_{\text{met1}}$), kann dann der Teilwirkungsgrad für die Produktion direkt berechnet werden.

$$\eta_{\text{teil}} = 100 \cdot (E_{\text{prod2}} - E_{\text{prod1}}) / (E_{\text{met2}} - E_{\text{met1}})$$

Dieses Verfahren eignet sich auch, um die optimale Zusammensetzung des Futters für Tiere zu ermitteln, indem unterschiedliche Diäten und Futterzusätze in ihrer Wirkung auf die Produktion verglichen werden.

2.6.5 Vergleich des Wachstums verschiedener Tierarten

Da kleinere Tiere einen höheren Energieumsatz pro Gramm Körpergewicht haben als größere Tiere, liegt die Vermutung nahe, dass sie mehr Energie in Form von Wärme an die Umgebung „verschwenden“, als in Produktion umgesetzt werden kann. Dies ist jedoch ein Trugschluss, denn trotz unterschiedlichem Energieumsatz großer und kleiner Säugetiere bleibt der Wirkungsgrad für Wachstum und Produktion konstant. Den Grund für diese vergleichbare Effizienz der Produktion hat Kleiber (1967) anschaulich demonstriert (Abb. 2.19). Ein Ochse mit einem Gewicht von 600 kg und 300 Kaninchen, die insgesamt ebenfalls 600 kg

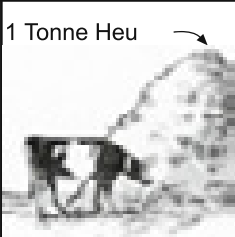
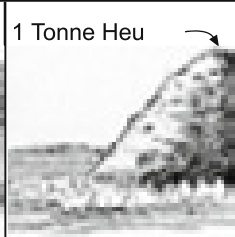
		
Tiere	1 Ochse	300 Kaninchen
Gewicht	600 kg	600 kg
Futter pro Tag	7,5kg Heu	30kg Heu
1t Heu reicht	130 Tage	33 Tage
Wärmeverlust der Tiere	83,7 MJ	335 MJ
Tägl. Gewichtszunahme	0,9kg	3,6kg
Gewichtszunahme/ t Heu	120 kg	120 kg

Abb. 2.19 Einfluss der Körpergröße und des Futterverbrauchs auf die Produktion. Das Körpergewicht eines Ochsen nimmt durch Fütterung mit einer Tonne Heu innerhalb von 130 Tagen von 600 kg auf 720 kg zu. 300 Kaninchen mit einem Gesamtgewicht von 600 kg nehmen durch Fütterung mit einer Tonne

Heu ebenfalls um 120 kg zu. Trotz des wesentlich höheren täglichen Energiebedarfs der Kaninchen verwenden sie denselben Anteil des umgesetzten Futters zur Produktion, erreichen diesen Zuwachs an Körpergewicht allerdings innerhalb von 33 Tagen (Kleiber 1967, Bildrechte liegen bei Wiley)

wiegen, ernähren sich von einer Tonne Heu. Obwohl die Kaninchen einen 4,2-mal höheren Energiebedarf als der Ochse haben, erzielen beide denselben Zuwachs von 120 kg aus dem Verbrauch der einen Tonne Heu. Die Kaninchen wachsen jedoch schneller und erreichen den Zuwachs innerhalb von 33 Tagen während der Ochse dazu 120 Tage benötigt.

In einer umfangreichen Analyse von mehr als 200 Messungen an verschiedenen Tierarten wurde deren Energieumsatz pro Jahr mit ihrer Produktionsleistung pro Jahr im Freiland verglichen (= Netto-Wirkungsgrad, = Produktionsquote) (Abb. 2.20). Aus den untersuchten Tierarten wurden Gruppen gebildet, wie Säugetiere oder Vögel, je nach der Ähnlichkeit der Beziehung zwischen Energieumsatz und Produktionsleistung. Die Steigung der Regressionen lag bei allen Gruppen nahe 1, d. h. die Produktion innerhalb der einzelnen Gruppen ist stets proportional dem Energieumsatz. Die Produktionsquote frei lebender Säugetiere (ohne Insektivoren und ohne Kleinsäuger-Populationen) von der Zwergmaus bis zum Elefanten beträgt 3,14 %. Dies ist nur 1/10tel des Netto-Wirkungsgrads, der während der Wachstumsphase im Labor oder der landwirtschaftlichen Tierhaltung gemessen werden kann. Der Unterschied ist nicht weiter verwunderlich, denn im Freiland müssen Tiere wesentlich

mehr Zeit und Energie in die Nahrungssuche investieren, soziale und territoriale Aktivitäten entwickeln, und sie beschränken Reproduktion und Wachstum auf die Jahreszeit mit dem besten Nahrungsangebot. Bei den Säugetieren gibt es zwei Gruppen deren Netto-Wirkungsgrad hinter dem der anderen Säugetiere zurückbleibt. Das sind zum einen die Insektivoren, die nur eine Produktionsquote von 0,86 % erreichen, und Kleinsäuger-Populationen im Freiland mit einer mittleren Produktionsquote von 1,51 %. Der niedrige Netto-Wirkungsgrad der Produktion von Insektivoren (6 Messungen an 4 Spitzmausarten) ist vermutlich eine Folge des hohen Energieaufwands für die Thermoregulation, durch die der relative Energieanteil für die Produktion im Jahresbudget geringer wird.

Ektotherme Tiere erreichen wesentlich höhere Produktionsquoten als endotherme Tiere, mit einem Spitzenwert von 40,7 % bei solitären Insekten, gefolgt von anderen Evertebraten mit 25 %. Der Netto-Wirkungsgrad sozialer Insekten liegt deutlich niedriger, bei 9,77 %, und entspricht damit dem Netto-Wirkungsgrad von ektothermen Wirbeltieren. Dies könnte zu der Schlussfolgerung verleiten, dass Ektotherme bessere Produzenten sind. In der Tat ist Ihre Produktionsleistung in Relation zu ihrem gesamten Energiebedarf deutlich höher. Dabei darf nicht übersehen werden,

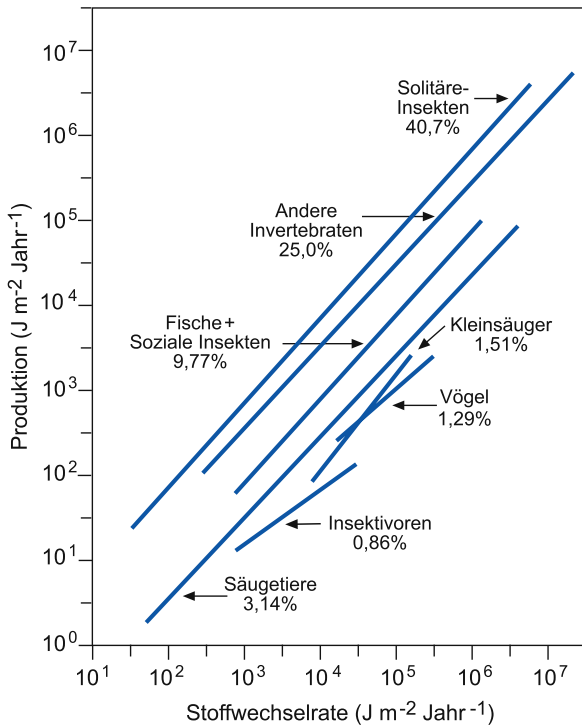


Abb. 2.20 Beziehung zwischen der Stoffwechselrate und der jährlichen Produktionsleistung von Tieren (nach Humphreys 1979, Bildrechte liegen bei British Ecological Society)

dass Ektotherme eine energetisch sehr sparsame Lebensweise haben. Ihr Energieumsatz in Ruhe beträgt nur 10 % des Ruheumsatzes eines gleich großen endothermen Tieres. Im Freiland leben sie häufig bei niedrigerer Temperatur, und fallen für längere Zeit in Winterschlaf, Kältestarre oder Diapause, sodass sie ihre Existenz mit einem Bruchteil der Energiekosten eines gleich großen endothermen Tieres bestreiten können. Bei konstantem Energie- und Materialaufwand für Biosynthesen, muss deshalb der relative Anteil der Produktion am gesamten Energiebudget bei Ektothermen höher liegen.

2.7 Lebenserwartung und Alter

Alle Organismen haben eine begrenzte Lebenserwartung und altern im Verlauf ihres Lebens. Oberflächlich betrachtet, hat dies eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verschleiß von technischem Gerät, wie z. B. Motoren, die wegen Abrieb und Korrosion ebenfalls nur eine begrenzte Lebensdauer haben. In Wirklichkeit besteht jedoch ein grundsätzlicher Unterschied

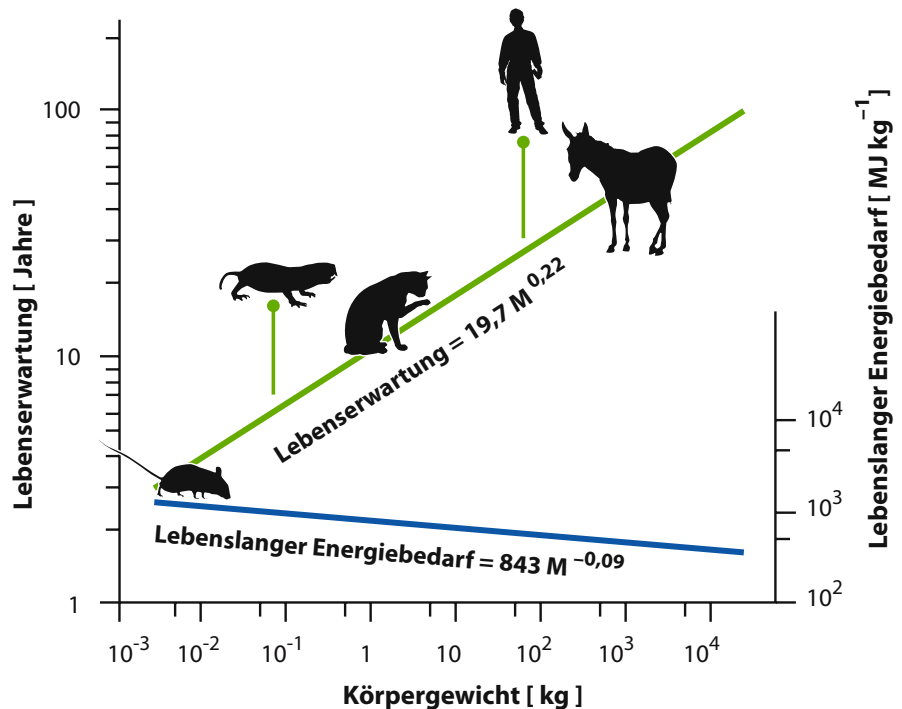
zwischen dem Verschleiß von technischem Gerät und dem Altern von Organismen, denn Tiere sind offene Systeme, die ständig Material aufnehmen und sich quasi erneuern. Während der Juvenilentwicklung werden Zellen und die darin enthaltenen Moleküle besonders rasch umgesetzt, danach mit etwas geringerer Rate. Schätzungen ergeben, dass der Mensch etwa alle 7 Jahre 90 % seines gesamten Bestands auswechselt. Dabei können auch defekte Strukturen abgebaut und ersetzt werden, im Gegensatz zum irreversiblen Verschleiß von technischem Gerät. Altern und Sterben ist deshalb keine Folge von Abnutzung, sondern ein kontrollierter biologischer Prozess, der die Lebensdauer von Organismen begrenzt (Prinzinger 2005; Hulbert et al. 2007).

Diese Begrenzung ermöglicht, dass im Lauf der Erdgeschichte durch Mutationen, genetische Rekombination und Anpassung allmählich neue Lebensformen entstanden, die die alten Lebensformen ersetzen konnten. Somit ist die begrenzte Lebensdauer eine wesentliche Voraussetzung dafür, dass überhaupt Evolution stattfinden kann.

Aus alltäglichen Erfahrungen wissen wir, dass kleine Tiere eine kürzere Lebenserwartung haben als große Tiere. Gleichzeitig haben kleine Tiere auch einen höheren Energieumsatz als große Tiere (siehe Kap. 2.4.2). Rubner (1908) hatte als erster einen Zusammenhang zwischen der Körpergröße, der Stoffwechselrate und der Lebenserwartung erkannt. Wenn man die gewichtsspezifische Stoffwechselrate mit der Lebenserwartung multipliziert, dann ergibt dies für alle Tiere einen konstanten Energieumsatz von etwa 1 MJ/kg der im Lauf des Lebens verbraucht wird, gleichgültig ob es sich um ein großes oder kleines Tier handelt. Aus dieser Begrenzung der metabolischen Kapazität entstand die **metabolische Theorie der Lebensdauer**.

Seither ist dieser Zusammenhang an hunderten von Tierarten überprüft worden (Abb. 2.21). Kleine Säugetiere leben nur 1–2 Jahre, während große Säugetiere über 100 Jahre alt werden können. Rekordhalter ist der 100 t schwere Grönlandwal, bei dem Harpunenspuren eine Lebenserwartung von mehr als 200 Jahren wahrscheinlich machten. Allerdings gibt es eine Reihe von Ausnahmen, z. B. hat der Mensch aufgrund seiner Körpermasse eine Lebenserwartung von 25–30 Jahren, wird aber in Wirklichkeit 3–4-mal älter. Kleinsäuger, die Winterschlaf halten, können 2–3-mal älter werden als aufgrund ihrer Größe zu erwarten wäre. Re-

Abb. 2.21 Beziehung zwischen Körpergewicht und der maximalen Lebensdauer von Säugetieren (*obere Gerade, Skala links*). Aus der Lebensdauer und dem Grundumsatz wurde der lebenslange Energiebedarf berechnet (= Lebens-Stoffwechselkapazität, *untere Gerade, Skala rechts*) (nach Hulbert et al. 2007)



kordhalter ist der Nacktmull, ein subterranean lebender, staatenbildender Nager (*Heterocephalus glaber*) der 8-mal älter wird als seiner Größe entspricht. Bei Vögeln besteht ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Körpergröße und Lebenserwartung, mit dem Unterschied, dass Vögel eine doppelt so hohe Lebenserwartung haben wie gleich große Säugetiere. Die anfänglich als Konstante betrachtete Lebens-Stoffwechselkapazität von 1 MJ/kg ist in Wirklichkeit nicht konstant sondern nimmt bei großen Tieren geringfügig ab (Exponent $-0,09$; Abb. 2.21 untere Linie), und ist bei Vögeln 2,5-mal größer als bei Säugetieren.

Physiologische Mechanismen, die die Lebenserwartung begrenzen, sind nur teilweise bekannt. Bei Zellteilungen wird die Länge der Telomere (nicht codierende Chromosomenenden mit repetitiver DNS-Sequenz, für Stabilität verantwortlich) verkürzt. Dies begrenzt die Anzahl der Zellteilungen im Lauf des Lebens. Bei verschiedenen Tierarten, u. a. *Caenorhabditis* und transgenen Mäusen (Überexpression der *telomerase reverse transcriptase*, TERT, Tomás-Loba et al.

2008) wurde gezeigt, dass ein geringerer Telomer-Schwund die Lebensdauer verlängert. Eine wichtige Rolle spielen möglicherweise auch die beim Sauerstoffverbrauch entstehenden reaktiven Sauerstoffspezies (ROS, siehe Kap. 1.9.6). Sie schädigen das Gewebe (oxidativer Stress) und tragen zur Entstehung von altersbedingten Stoffwechselstörungen bei. Die zusätzliche Gabe von Antioxidantien wie Glutathion oder Vitamin C kann dies verzögern. In Mitochondrien entstehende ROS werden durch die Superoxid-Dismutase (SOD) abgefangen und unschädlich gemacht. SOD-*knockout*-Mäuse haben eine um 30 % kürzere Lebenserwartung. Besonders eindrucksvoll ist der Einfluss von kalorischer Restriktion (30–50 %). Sowohl bei *Caenorhabditis*, als auch bei *Drosophila*, bei Mäusen, Ratten und bei Rhesus-Affen verlängerte dies die Lebensdauer um etwa 30 % und verringerte gleichzeitig das Auftreten altersbedingter Stoffwechselstörungen. Dies unterstreicht den ursächlichen Zusammenhang zwischen Energieumsatz, Altern und Lebensdauer (Hulbert et al. 2007; Colman et al. 2009).

Box 2.1**Methoden der direkten Kalorimetrie**

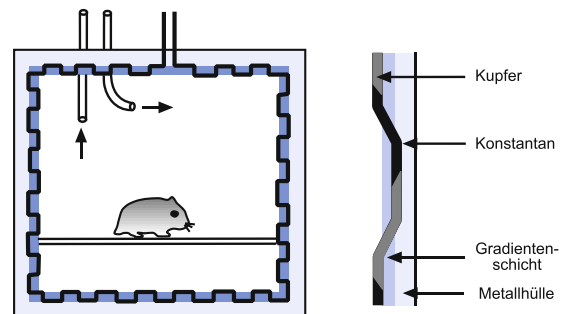
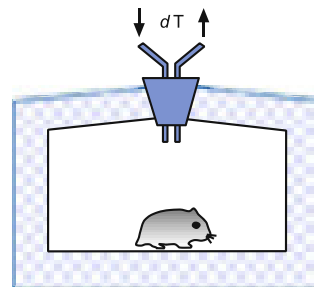
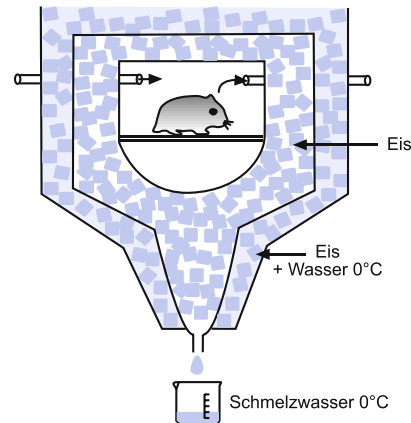
Alle Energie die ein Tier umsetzt wird in Wärme umgewandelt und nach außen abgegeben. Die abgegebene Wärmemenge kann mit drei unterschiedlichen Methoden gemessen werden.

A) Eiskalorimeter: Dieses Prinzip wurde erstmals von Lavoisier eingesetzt, zum Nachweis, dass alle zum Leben notwendige Energie im Grunde aus Verbrennungsvorgängen im Körper gewonnen wird. Die äußere Hülle enthält ein Eis-Wassergemisch dessen Temperatur bei 0°C konstant bleibt, und gleichzeitig eine Wärmezufuhr von außen in die innere Hülle verhindert. Die von Tieren abgegebene Wärmemenge bringt das Eis in der inneren Hülle zum Schmelzen. Sie wird aus der Menge des Schmelzwassers und dessen Schmelzwärme (334 J g^{-1}) berechnet. Nachteil ist, dass nur bei 0°C gemessen werden kann.

B) Wärmefalle (Wärmesenken-Kalorimeter, „heat sink calorimeter“): Zur Messung wird ein Tier in eine sehr gut wärmeisolierte Kammer gesetzt. Im Idealfall ist diese nach dem Prinzip einer Thermoskanne aufgebaut – verspiegelt und mit vakuumisolierten Wänden – so dass kein Wärmeaustausch über die Wand möglich ist. Die von einem Tier in dieser Kammer produzierte Wärmemenge wird nur über die Belüftung abtransportiert, und kann aus dem Temperaturanstieg und der Luftmenge berechnet werden (Wärmekapazität der Luft: $1,234\text{ kJ l}^{-1}\text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$). Diese Methode eignet sich für Langzeitstudien an größeren Nutztieren und beim Menschen, da große und komfortable Messkammern aufgebaut werden können, in denen der Energieumsatz über mehrere Tage gemessen werden kann. Nachteil der Methode ist die zeitliche Trägheit der Messung, vor allem bei großen Kammern. Außerdem lässt sich, auch bei guter Isolierung, der Wärmeaustausch über die Wand nicht ganz vermeiden, und muss zusätzlich gemessen und berücksichtigt werden, z.B. durch Eichung mit künstlichen Wärmequellen.

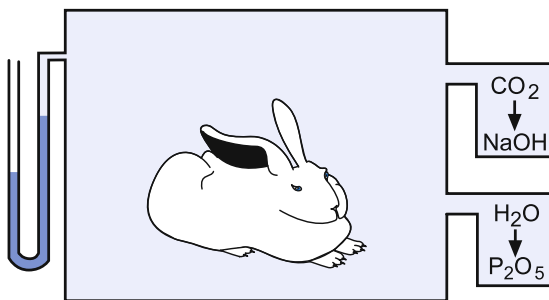
C) Gradienten-Kalorimeter: Die Wärmeabgabe führt zu einem Temperaturgradienten in der Umgebung des Tieres. Dieser geringe Temperaturgradient kann durch eine Serienschaltung von Thermoelementen messbar gemacht werden. Die Ausgangsspannung des Kalorimeters hängt von der Größe der Messkammer und der Anzahl der nachgeschalteten Thermoelemente ab, und wird mit einer künstlichen Wärmequelle geeicht (z. B.

Stromfluss durch einen Widerstandsdraht). Wegen der aufwendigen Herstellung müssen die Kammern für Tiere unterschiedlicher Größe maßgeschneidert werden. Ihre Vorteile sind eine hohe Messgenauigkeit und die direkte Messung der Wärmeabgabe mit nur geringer zeitlicher Verzögerung, im Vergleich zu den trägen Verfahren A und B.



Box 2.2**Methoden der indirekten Kalorimetrie***Geschlossenes System*

Zur Messung des O_2 -Verbrauchs in einem geschlossenen System wird ein Tier in eine luftdicht verschlossene Kammer gesetzt. Seine Stoffwechselendprodukte CO_2 und H_2O werden chemisch absorbiert (z. B. mit NaOH und P_2O_5), sodass der Verbrauch an Sauerstoff die Gasmenge in der Kammer allmählich verringert. In einer Messkammer mit starren Wänden und konstantem Volumen senkt dies den Luftdruck, die Wassersäule des Manometers steigt zur Messkammer hin an, und die verbrauchte Menge O_2 kann aus der Druckminderung berechnet werden (2.1). Bei längerfristigen Messungen wird reiner O_2 zum Druckausgleich über ein Ventil nachgefüllt, und diese Nachfüllmenge entspricht dem O_2 -Verbrauch.

Geschlossenes System

Obwohl das Messprinzip sehr einfach erscheint, hat es doch einige technische Tücken. Erstens muss die Messkammer luftdicht verschlossen sein, eine Forderung, die vor allem bei großen Messkammern nur mit erheblichem Aufwand zu erfüllen ist. Bei der Messung von kleinen Insekten oder Gewebestücken können kleine Messkammern durch Glasschliff o. ä. abgedichtet werden (z. B. Respirationsapparatur nach Warburg). Bei größeren Organismen wurden anfänglich die Deckel der Messkammern in Paraffin- oder Quecksilberwannen gestellt, was zwar Dichtigkeit garantiert, aber unhandlich und u. U. gesundheitsschädlich ist, da Tiere eingesetzt und entnommen werden, und eventuell mit Käfig, Futter sowie Einstreu versorgt werden müssen. Ein zweites Problem ergibt sich aus der Temperaturverteilung in den Messkammern. Geringe Temperaturunterschiede verursachen Druck- und Volumenänderungen in der Messkammer und führen zu Fehlmessungen.

Diese Gefahr wird verringert, indem man die gesamte Anlage in einem Wasserbad versenkt, was aber bei Messungen an großen Tieren nicht praktikabel ist.

Da das Volumen einer Gasmenge vom Druck und der Temperatur abhängt, gelten Gas Mengen immer nur für eine bestimmte Temperatur und einen bestimmten Druck. Um Vergleiche zu ermöglichen, hat man sich darauf geeinigt, dass Gasvolumina immer für eine Standard-Bedingung angegeben werden (STPT, *standard pressure and temperature*), die dem Luftdruck auf Meereshöhe (21,2 kPa oder 760 mm Hg) und einer Temperatur von $0^\circ C$ entsprechen. Für die Umrechnung wird das Gesetz von Boyle-Mariotte angewandt, das eine hyperbolische Beziehung zwischen Druck und Volumen eines Gases bei einer konstanten Temperatur postuliert:

$$V = k \frac{1}{p} \quad (2.1)$$

daraus folgt für den Vergleich von zwei Bedingungen:

$$V_s = V_1 \frac{P_1}{P_s} \quad (2.2)$$

Dabei ist V_s das Standard-Volumen, V_1 das gemessene Volumen, P_1 der Druck, unter welchem das Gas gemessen wurde, und P_s der Druck unter Standardbedingungen (760 mm Hg).

Nach dem Gesetz von Gay-Lussac nimmt, bei konstantem Druck, das Volumen eines Gases mit steigen der Temperatur zu, und zwar proportional der Temperaturänderung in Kelvin (T_1 Messtemperatur, T_s Standardtemperatur ($273 K = 0^\circ C$)). Aus der Kombination beider Gesetze erhält man eine Formel, mit der sich gemessene Gasvolumina (V_1) auf das Volumen unter STPT-Bedingungen (V_s) umrechnen lassen.

$$V_s = V_1 \frac{P_1}{P_s} \left(\frac{T_s}{T_1} \right) \quad (2.3)$$

Offenes System

Bei der Messung des O_2 -Verbrauchs im offenen System, wird Luft durch die Messkammer gepumpt und die Abnahme des O_2 -Gehalts der Luft gemessen. Durch Multiplikation der Flussrate der Luft (\dot{V}_L ($l h^{-1}$)) mit der Veränderung im Gasgehalt (ΔO_2 (Vol%)) erhält man die pro

Box 2.2 (Fortsetzung)

Zeiteinheit verbrauchte Menge an O_2 (\dot{V}_{O_2} ($ml\ h^{-1}$)).

$$\dot{V}_{O_2} = 10 \cdot \Delta O_2 \cdot \dot{V}_L \quad (2.4)$$

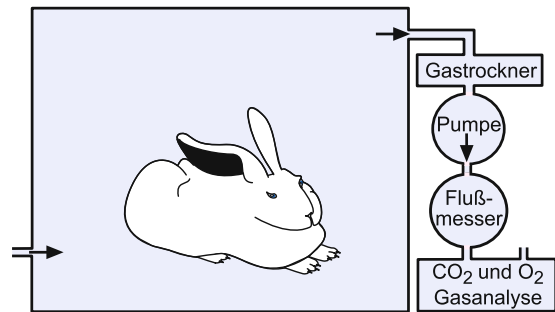
Auf dieselbe Weise wird auch die CO_2 -Produktion aus der Zunahme des CO_2 -Gehalts der Messluft berechnet. Der Faktor 10 ergibt sich aus der Umrechnung von Liter in Milliliter ($= 1000$), und der Umrechnung von Vol% in Absolutwerte ($= 1/100$). Aus dem O_2 -Verbrauch kann der Energieumsatz abgeleitet werden ($\sim 20\ J$ pro $ml\ O_2$, siehe Tab. 2.1). Für die genaue Bestimmung des Energieumsatzes mit indirekter Kalorimetrie ist zusätzlich der respiratorische Quotient notwendig ($RQ = \text{Produktion } CO_2 / \text{Verbrauch } O_2$). Der Energieumsatz (Wärmeproduktion, „heat production“, HP ($mW = J\ s^{-1}$)) kann dann nach folgender Annäherung berechnet werden (Heldmaier 1975)

$$HP = (4,44 + 1,43 \cdot RQ) \dot{V}_{O_2} \quad (2.5)$$

Das **offene Messsystem** wurde erstmals 1862 von Pettenkofer für Respirationsmessungen am Menschen eingesetzt. Damals konnte nur die CO_2 -Produktion, nicht jedoch der O_2 -Verbrauch gemessen werden. Erst die Entwicklung empfindlicher Sensoren für O_2 machte die Technik auch für die Untersuchung von Tieren anwendbar. Ein Meilenstein war die Entwicklung magnetischer O_2 -Analysatoren durch Pauling und seine Mitarbeiter (1946), die die paramagnetischen Eigenschaften des O_2 -Moleküls zum Nachweis nutzen. Heute werden zunehmend elektrochemische Nachweisverfahren oder Massenspektrometer eingesetzt, und die Messtechnik wurde so weit verfeinert, dass damit auch an völlig ungestörten Tieren im Freiland, in ihren natürlichen Bauten und Schlafhöhlen, der Energieumsatz gemessen werden kann.

Zur Messung im offenen System sind keine luftdichten Messkammern erforderlich, sondern es muss gewährleistet sein, dass alle Atemluft über die durch das System gepumpte Messluft abtransportiert wird, und nichts durch Diffusion verloren geht. Die im Schema vorgeschlagene Messanordnung (Saug- anstatt Druckpumpe, isobare Messung der Flussrate und Gaskonzentration am Ende der pneumatischen Strecke) ist methodisch besonders einfach und robust. Bei einem RQ von 1 kann der \dot{V}_{O_2} direkt nach (2.4) berechnet werden. Bei einem $RQ < 1$ ändert sich die vor und nach der Küvette messbare Flussrate, da ein geringeres Volumen CO_2 ausgeatmet als O_2 verbraucht wird. Die Volumenabweichung kann rechnerisch korrigiert werden. Bei üblichen Messungen (CO_2 -Konzentration in den Küvetten

deutlich unter 1% um Hyperkapnie zu vermeiden) ergibt dies Korrekturfaktoren $< 1,001$, die noch innerhalb der Messtoleranz handelsüblicher Gasanalysatoren und Flussmesser liegen. Bei höheren Anforderungen an die Genauigkeit und größeren Änderungen der Gaskonzentrationen ist eine Haldane-Transformation notwendig (Haldane 1912; Wagner et al. 1973). Beispiel für die Berechnung wenn Messluft aus der Küvette abgesaugt, $\dot{V}_{L\ ex}$, $F_{O_2\ ex}$ und $F_{CO_2\ ex}$ (oder deren Differenz zur Frischluft) gemessen wurde.

Offenes System

Berechnung des Luftflusses in die Küvette (trockene Luft):

$$\dot{V}_{L\ in} = \dot{V}_{L\ ex} \frac{1 - F_{O_2\ ex} - F_{CO_2\ ex}}{1 - F_{O_2\ in} - F_{CO_2\ in}} \quad (2.6)$$

Berechnung des Sauerstoffverbrauchs:

$$\dot{V}_{O_2} = F_{O_2\ in} \cdot \dot{V}_{L\ in} - F_{O_2\ ex} \cdot \dot{V}_{L\ ex} \quad (2.7)$$

Berechnung der Kohlendioxid Produktion

$$\dot{V}_{CO_2} = F_{CO_2\ ex} \cdot \dot{V}_{L\ ex} - F_{CO_2\ in} \cdot \dot{V}_{L\ in} \quad (2.8)$$

\dot{V}_{O_2} = Sauerstoffverbrauch ($ml\ h^{-1}$)

\dot{V}_{CO_2} = Produktion von Kohlendioxid ($ml\ h^{-1}$)

$\dot{V}_{L\ in}$ = Luftfluss in die Küvette ($ml\ h^{-1}$)

$\dot{V}_{L\ ex}$ = Luftfluss aus der Küvette ($ml\ h^{-1}$)

$F_{O_2\ in}$ = Sauerstoffgehalt der Luft vor der Küvette
(als Fraktion von 1, z. B.: 0,2095)

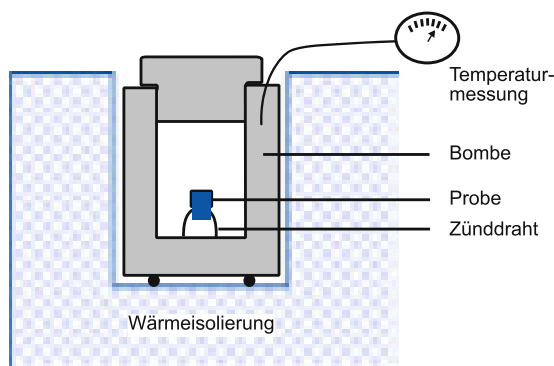
$F_{O_2\ ex}$ = Sauerstoffgehalt der Luft nach der Küvette

$F_{CO_2\ in}$ = Kohlendioxidgehalt der Luft vor der Küvette

$F_{CO_2\ ex}$ = Kohlendioxidgehalt der Luft nach der Küvette

Box 2.3**Verbrennungskalorimeter (Bombenkalorimeter)**

Sowohl bei der Verbrennung im Kalorimeter als auch beim aeroben Stoffwechsel werden die energiereichen Kohlenhydrate, Lipide und Proteine in die energiearmen Endprodukte CO_2 und H_2O abgebaut. Die Energiedifferenz zwischen Ausgangsmaterial und Endprodukt ist unabhängig von der Anzahl der beteiligten chemischen Reaktionen (Hess' Gesetz der konstanten Wärmesummen). Gleichgültig ob Kohlenhydrate in einer Flamme direkt verbrennen oder über zahlreiche Zwischenschritte des Stoffwechsels umgesetzt werden, liefern sie doch stets dieselbe Menge an Wärmeenergie.



Mit dem Verbrennungskalorimeter kann der Energiegehalt von Nährstoffen und anderen oxidierbaren Stoffen bestimmt werden. Eine getrocknete Probe des Stoffes wird in einem Metallzylinder (Bombe) mit reinem Sauerstoff unter hohem Druck verbrannt. Sauerstoff muss im Überschuss zugegeben werden, damit

die Probe vollständig zu H_2O und CO_2 abgebaut wird. In der gasdicht verschlossenen Bombe wird die Verbrennung elektrisch gezündet. Durch die Verbrennung steigt die Temperatur des Metallzylinders an (meist $10\text{--}30\text{ }^\circ\text{C}$), proportional zum Brennwert der Probe. Die Bombe wird geeicht indem Standards mit bekanntem Energiegehalt verbrannt werden, z. B. Benzoesäure mit einem Brennwert von $26,4\text{ kJ g}^{-1}$.

Kohlenhydrate haben einen Brennwert von $16\text{--}17\text{ kJ g}^{-1}$, Proteine liegen bei 19 kJ g^{-1} und den höchsten Brennwert haben Fette mit 38 kJ g^{-1} (siehe Tab. 1.5 und Box 2.4). Die Nahrung besteht meist aus Mischungen aller drei Komponenten, sodass ihr Brennwert je nach Zusammensetzung zwischen 17 und 38 kJ g^{-1} schwankt (siehe Tab. 1.6). Biologisches Material kann variable Anteile von Wasser und anorganische Verbindungen enthalten. Um diesen Fehler zu vermeiden wird der Brennwert häufig auf das aschefreie Trockengewicht bezogen. Dies entspricht dem Brennwert der organischen Verbindungen die in einer Probe enthalten sind.

Die mit dem Bombenkalorimeter bestimmte Wärmemenge stimmt nicht ganz genau mit dem Idealwert der Enthalpie (ΔH) überein, da durch die Verbrennung ein Überdruck entsteht. Die wahre Änderung der Enthalpie müsste unter isobaren Bedingungen gemessen werden, wie sie auch bei der Oxidation in den Mitochondrien herrschen (siehe auch Kapitel: Freie Energie). Üblicherweise liegen die Brennwerte von biologischem Material aber nahe am isobaren Idealwert (Abweichung $\sim 1\%$), sodass eine ausreichende Genauigkeit für Messungen des Energiehaushalts von Tieren gegeben ist.

Box 2.4**Wärmeäquivalente des oxidativen Abbaus von Kohlenhydraten, Lipiden und Proteinen**

Beim oxidativen Abbau von einem mol Glucose werden 6 mol Sauerstoff verbraucht, 6 mol Kohlendioxid und Wasser produziert, und ein Energiebetrag von 2864 kJ frei gesetzt:



Aus dieser stöchiometrischen Gleichung folgt, dass die Glucose ein kalorisches Äquivalent von 2864 kJ mol^{-1} hat oder umgerechnet $15,9 \text{ kJ g}^{-1}$. Auf dieselbe Weise ergeben sich auch die kalorischen Äquivalente für verbrauchten Sauerstoff, produziertes Kohlendioxid und Wasser.

Einheit	Glucose	Lipid	Protein
$\text{IO}_2 \text{ g}^{-1}$	0,746	2,01	0,99
$\text{ICO}_2 \text{ g}^{-1}$	0,746	1,40	0,83
RQ	1,00	0,707	0,84
Kalorische Äquivalente			
kJ mol^{-1} (Substrat)	2864	10.042	–
kJ g^{-1} (Substrat)	15,9	39,2	19,0
kJ ICO_2^{-1}	21,3	28,1	23,2
kJ mol O_2^{-1}	477	447	436
kJ IO_2^{-1}	21,3	19,7	19,5

Der oxidative Abbau von Lipiden (z. B. Palmitinsäure) bringt wesentlich höhere Energieausbeuten pro mol

und pro g Substrat:



Werden diese jedoch auf die Menge an verbrauchtem Sauerstoff, bezogen so ergibt sich mit $19,7 \text{ kJ IO}_2^{-1}$ eine ähnliche Energieausbeute wie beim oxidativen Abbau von Glucose ($21,3 \text{ kJ IO}_2^{-1}$).

Die Stöchiometrie des Proteinabbaus ist wesentlich komplexer, da Proteine neben den Atomen Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff auch noch Stickstoff und Schwefel enthalten. 100 g Trockengewicht eines typischen Muskelfleisches bestehen aus etwa 52 g C, 23 g O, 7 g H, 17 g N, 1 g S und es hat einen Brennwert von 2364 kJ. In diesem Fall kann jedoch der Brennwert aus dem Bombenkalorimeter nicht der Energieausbeute von Proteinen *in vivo* entsprechen, da die Verbrennung von N im Bombenkalorimeter zu anderen Endprodukten führt als der oxidative Abbau von Proteinen in den Zellen von Lebewesen. Beim biologischen Abbau von N-haltigen Verbindungen entstehen die Endprodukte Ammoniak (NH_3), Harnstoff ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$) oder Harnsäure ($\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$). Alle drei enthalten noch Energie für den oxidativen Abbau, werden aber ausgeschieden. Ammoniak hat einen Brennwert von 348 kJ mol^{-1} , Harnstoff 634 kJ mol^{-1} und Harnsäure 1926 kJ mol^{-1} . Ihr Brennwert muss deshalb vom Brennwert des Proteins subtrahiert werden. Ausgehend von der Zusammensetzung von 100 g Muskelprotein ergeben sich deshalb jeweils unterschiedliche Bilanzen:

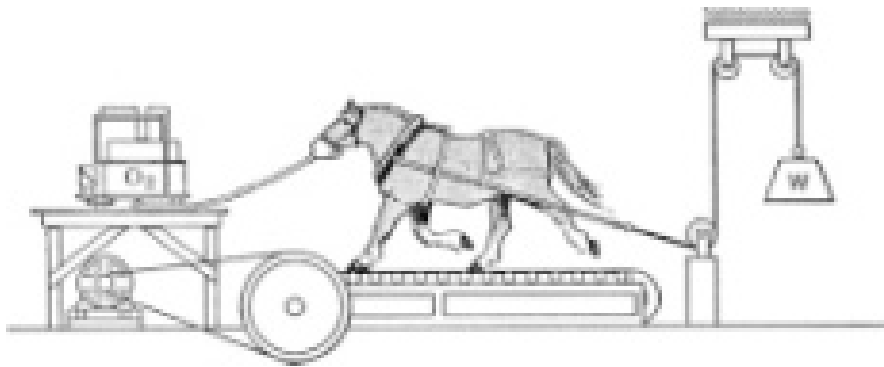
Summenformel für 100 g Protein (Trockengewicht)	$\text{C}_{4,33}\text{H}_{6,94}\text{O}_{1,44}\text{N}_{1,21}\text{S}_{0,03}$			
+ Sauerstoff	+5,37 O_2	+4,50 O_2	+4,50 O_2	+4,04 O_2
	↓	↓	↓	↓
N-Abbauweg	Verbrennung	Ammoniak	Harnstoff	Harnsäure
Reaktionsprodukte	0,607 N_2	1,21 NH_3	0,607 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	0,303 $\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$
	+4,33 CO_2	+4,33 CO_2	+3,72 CO_2	+2,81 CO_2
	+3,47 H_2O	+1,65 H_2O	+2,26 H_2O	+2,86 H_2O
	+0,03 SO_2	+0,03 SO_4^{2-}	+0,03 SO_4^{2-}	+0,03 SO_4^{2-}
kJ pro 100 g Protein	2364	1942	1979	1779
kJ pro N	1948	1625	1631	1466
kJ pro mol O_2	439,6	431,6	440	440
kJ pro Liter O_2	19,6	19,3	19,6	19,6
Respiratorischer Quotient	0,805	0,962	0,827	0,695



Box 2.4 (Fortsetzung)

Während die Verbrennung etwa $23,6 \text{ kJ g}^{-1}$ Protein liefert, so beträgt die kalorische Ausbeute beim Endprodukt Ammoniak nur $19,4 \text{ kJ g}^{-1}$, bei Harnstoff $19,8 \text{ kJ g}^{-1}$ und ist bei Harnsäure mit $17,8 \text{ kJ g}^{-1}$ am geringsten. Beziehen wir jedoch die Energieausbeute des Proteinabbaus auf den dazu verbrauchten Sauerstoff so ergeben sich bei allen Abbauwegen ähnliche Werte von etwa $19,5 \text{ kJ lO}_2^{-1}$ (436 kJ mol^{-1}). D. h. der Protein-

abbau hat einen konstanten oxikalenorischen Wert, unabhängig vom Abbauweg und den dabei ausgeschiedenen Endprodukten. Große Unterschiede bestehen jedoch im respiratorischen Quotienten, der zwischen $0,96$ beim Abbau zu Ammoniak und $0,70$ beim Abbau zu Harnsäure schwankt. Als Mittelwert für den Proteinabbau wird deshalb häufig ein RQ von $0,84$ angenommen, der dicht beim RQ für Harnstoff ($0,83$) liegt.

Box 2.5**Messung des Wirkungsgrads der lokomotorischen Arbeit von Tieren**

Tatsächlich geleistete Arbeit $5313 \text{ m Kg} = 53,13 \text{ kJ/min}$

Gemessener Energieumsatz:

Energieumsatz in Ruhe	=	$34,7 \text{ kJ/min}$
bei Arbeit	=	$223,4 \text{ kJ/min}$
Differenz	=	$188,7 \text{ kJ/min}$
Bei lastfreiem Gehen	=	$71,6 \text{ kJ/min}$
Differenz	=	$36,9 \text{ kJ/min}$

Wirkungsgrad der Arbeit beim Ziehen einer Last:

Gesamtwirkungsgrad (% von $223,4$)

$$= 100 \cdot 53,13 / 223,4 = \mathbf{23,8\%}$$

Nettowirkungsgrad (% von $188,7$)

$$= 100 \cdot 53,13 / 188,7 = \mathbf{28,2\%}$$

Absoluter Wirkungsgrad (% von $151,8$)

$$= 100 \cdot 53,13 / (188,7 - 36,9) = \mathbf{35,0\%}$$

Literatur

- Aebi H (1967) Kinetik. In: Biochemisches Taschenbuch. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 159–192
- Aschoff J, Kramer K (1971) Energiestoffwechsel. In: Gauer OHG, Kramer K, Jung R (Hrsg.) Physiologie des Menschen. Band 2: Energiehaushalt und Temperaturregulation. Urban & Schwarzenberg, München
- Aschoff J, Pohl H (1970) Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J Ornithol* 3:38–48
- Bairlein F, Gwinner E (1994) Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Ann Rev Nutr* 14:187–215
- Bartholomew GA, Casey TM (1977) Body temperature and oxygen consumption during rest and activity in relation to body size in some tropical beetles. *J Therm Biol* 2:173–176
- Bartholomew GA, Casey TM (1978) Oxygen consumption of moths during rest, pre-flight warm-up, and flight in relation to body size and wing morphology. *J Exp Biol* 76:11–25
- Baudinette RV, Nagle KA, Scott RAD (1976) Locomotory energetics in dasyurid marsupials. *J Comp Physiol* 109:159–168
- Berger M (1984) Sauerstoffverbrauch von Kolibris (*Colibri coruscans* und *C. thalassinus*) beim Horizontalflug. In: Nachtigall W (Hrsg.) Biona Report 3. Bird Flight. Fischer, Stuttgart 1984, pp. 307–314
- Berthold P (1996) Control of bird migration. Chapman & Hall, London
- Biebach H (1992) Flight-range estimates for small trans-Sahara migrants. *Ibis* 134(Suppl 1):47–54
- Bishop CM (1999) The maximum oxygen consumption and aerobic scope of birds and mammals: getting to the heart of the matter. *Proc R Soc Lond B* 266:2275–2281
- Brand MD, Couture P, Else PL, Wither KW, Hulbert AJ (1991) Evolution of energy metabolism: proton permeability of the inner membrane of liver mitochondria is greater in a mammal than a reptile. *Biochem J* 275:81–86
- Brand MD, Chien LF, Ainscow EK, Rolfe DFS, Porter RK (1994) The causes and functions of mitochondrial proton leaks. *BBA* 1187:132–139
- Bouillaud F, Couplan E, Pecqueur C, Ricquier D (2001) Homologues of the uncoupling protein from brown adipose tissue (UCP1): UCP2, UCP2, BMCP1 and UCP4. *BBA* 1504:107–119
- Brody S (1945) Bioenergetics and growth. Reinhold, New York
- Buck LT (2000) Succinate and alanine as aerobic end-products in the diving turtle. *Comp Biochem Physiol B* 126:409–413
- Butler PJ, Bevan RM, Woakes AJ, Croxall JP, Boyd IL (1995) The use of data loggers to determine the energetics and physiology of aquatic birds and mammals. *Braz J Med Biol Res* 28:1307–1317
- Calow P (1979) The cost of reproduction – a physiological approach. *Biol Rev Camb Philos Soc* 54:23–40
- Colman RJ, Anderson RM, Johnson SC, Kastman EK, Kosmatka KJ, Beasley TM, Allison DB, Cruzen C, Simmons HA, Kemnitz JW, Weindruch R. (2009) Caloric restriction delays disease onset and mortality in rhesus monkeys. *Science* 325:201–204
- Crocker CE, Ultsch GR, Jackson DC (1999) The physiology of diving in a north-temperate and three tropical turtle species. *J Comp Physiol* 169:249–255
- Daan S, Masman D, Groenewold A (1990) Avian basal metabolic rates: Their association with body composition and energy expenditure in nature. *Am J Physiol* 259:R333–R340
- Darveau CA, Suarez RK, Andrews RD, Hochachka PW (2002) Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *Science* 417:166–170
- Dausmann KH, Ganzhorn JU, Heldmaier G (2000) Body temperature and metabolic rate of a hibernating primate in Madagascar: Preliminary results from a field study. In: Heldmaier G, Klingenspor M (eds) Life in the cold. Proceedings of the 11th hibernation symposium. Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo, pp. 41–48
- Dawson TJ, Taylor CR (1973) Energetic cost of locomotion in kangaroos. *Nature* 246:313–314
- Degen AA (1997) Ecophysiology of small desert mammals. In: Cloudsley-Thompson LL (ed) Adaptations of Desert Organisms. Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo
- de Zwaan A (1983) Carbohydrate metabolism in bivalves. In: Hochachka P (ed) The mollusca. Vol 1. Metabolic biochemistry and molecular biomechanics. Academic Press, New York, pp. 138–176
- Eckhardt KU (1994) Erythropoietin: Oxygen-dependent control of erythropoiesis and its failure in renal disease. *Nephron* 67:7–23
- Elgar MA, Harvey PH (1987) Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Funct Ecol* 1:25–36
- Else PL, Hulbert AJ (1981) Comparison of the "mammal machine" and the "reptile machine": energy production. *Am J Physiol* 240:R3–R9
- FAO/WHO (1973) Joint Expert Committee on energy and Protein Requirements. *Wld Hlth Org techn Rep Ser* No 522
- Feldman HA, McMahon TA (1983) The 3/4 mass exponent for energy metabolism is not a statistical artifact. *Respirat Physiol* 52:149–163
- Firth JD, Ebert BL, Pugh CW, Ratcliff PJ (1994) Oxygen-related control elements in the phosphoglycerate kinase 1 and lactate dehydrogenase A genes: Similarities with the erythropoietin 3' enhancer. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:6496–6500
- Gnaiger E (1977) Thermodynamic considerations of invertebrate anoxibiosis. In: Lamprecht I, Schaarschmidt B (eds) Applications of calorimetry in life sciences. de Gruyter, Berlin, pp. 281–303
- Gnaiger E (1983) Heat dissipation and energetic efficiency in animal anoxibiosis: Economy versus power. *J exp Zool* 228:471–490
- Grodzinski W, Wunder BA (1976) Ecological energetics of small mammals. In: Golley FB, Petruszewicz K, Ryszkowski L (eds) Small mammals: Their productivity and population dynamics. International Biological Program 5. Cambridge Univ Press, pp. 173–204
- Grodzinsky W, Böckler H, Heldmaier G (1988) Basal and cold-induced metabolic rates in the Harvest mouse, *Micromys minutus*. *Acta Theriol* 33:293–291
- Guppy M, Hulbert WC, Hochachka PW (1979) Metabolic sources of heat and power in tuna muscles. *J Exp Biol* 82:303–320
- Haldane JS (1912) Methods of air analysis. Griffin, London
- Hammond KA, Diamond J (1997) Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Science* 386:457–462

- Hand SC, Hardewig I (1996) Downregulation of cellular metabolism during environmental stress – mechanisms and implications. *Ann Rev Physiol* 58:539–563
- Hart JS (1971) Rodents. In: Whittow GC (ed) *Comparative physiology of thermoregulation*. Vol II. Mammals. Academic Press, pp. 1–149
- Hayssen V, Lacy RC (1985) Basal metabolic rates in mammals: Taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comp Biochem Physiol* 81A:741–754
- Heldmaier G, Ortmann S, Körtner G (1993) Energy requirements of hibernating Alpine marmots. In: Carey C, Florant GL, Wunder BA, Horwitz B (eds) *Life in the cold: ecological, physiological and molecular mechanisms*. Westview, Boulder, pp. 175–183
- Heldmaier G, Steinlechner S (1981) Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) living in a natural photoperiod. *J Comp Physiol* 142:429–437
- Hemmingsen AM (1960) Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep Steno Memorial Hosp Nord Insulinlab* 9:1–110
- Herreid CF, Kessel B (1967) Thermal conductance in birds and mammals. *Comp Biochem Physiol* 21:405–414
- Heusner AA (1982) Energy metabolism and body size. I. Is the 0.75 mass exponent of Kleiber's equation a statistical artifact? *Respir Physiol* 48:1–12
- Hillman SS, Withers PC (1979) An analysis of respiratory surface area as a limit to activity metabolism in anurans. *Can J Zool* 57:2100–2105
- Hoffman L, Schiemann R (1973) Die Verwertung der Futterenergie durch die legende Henne. *Arch Tierernährung* 23:105–132
- Hochachka PW (1980) *Living without oxygen*. Harvard Univ Press, Cambridge/MA
- Hochachka PW (2000) Pinniped diving response mechanism and evolution: A window on the paradigm of comparative biochemistry and physiology. *Comp Biochem Physiol A* 126:435–458
- Hochachka PW, Guppy M, Guderley HE, Storey KB, Hulbert WC (1978) Metabolic biochemistry of water versus air-breathing fishes: Muscle enzymes and ultrastructure. *J Zool* 56:736–750
- Hochachka PW, Somero GN (1980) *Strategien biochemischer Anpassung*. Thieme, Stuttgart
- Holpainen IJ, Hyvarinen H, Piironen J (1986) Anaerobic wintering of crucian carp (*Carassius auratus* L.) II. Metabolic products. *Comp Biochem Physiol A* 1983:239–242
- Hulbert AJ, Pamplona R, Buffenstein R, Buttemer WA (2007) Life and death: Metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiol Rev* 87:1175–1213
- Humphreys WF (1979) Production and respiration in animal populations. *J Anim Ecol* 48:427–453
- Jackson DC (1968) Metabolic depression and oxygen depletion in the diving turtle. *J Appl Physiol* 24:503–509
- Jobling M, Davis PS (1980) Effects of feeding on metabolic rate and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa*. *J Fish Biol* 16:629–638
- Jorgensen PL, Pedersen PA (2001) Structure-function relationships of Na⁺, K⁺, ATP, or Mg²⁺ binding and energy transduction in Na, K-ATPase. *Biochim Biophys Acta* 1505:57–74
- Kellner O (1919) *Die Ernährung der landwirtschaftlichen Nutztiere*. Paul Parey, Berlin
- Kiorboe T, Mohlenberg F (1987) Partitioning of oxygen consumption between maintenance and growth in developing herring *Clupea harengus* (L.) embryos. *J Exp Mar Biol Ecol* 111:99–108
- Kleiber M (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315–353
- Kleiber M (1967) *Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier*. Paul Parey, Hamburg
- Klingenberg M, Echay KS (2001) Uncoupling proteins: the issues from a biochemist point of view. *BBA* 1504:128–143
- Koteja P (1987) On the relation between basal and maximum metabolic rate in mammals. *Comp Biochem Physiol* 87A:205–208
- Kozlowski J, Weiner J (1997) Interspecific allometries are by-products of body size optimisation. *Am Nat* 149:352–380
- Land SC, Hochachka PW (1995) Protein turnover during metabolic arrest in turtle hepatocytes: role and energy dependence of proteolysis. *Am J Physiol* 266:C1028–C1036
- Le Maho Y (1977) The Emperor penguin: A strategy to live and breed in the cold. *Amer Sci* 65:680–693
- Lipman F (1941) Metabolic generation of phosphate bond energy. *Adv Enzymol Rel Areas Mol Biol* 1:99–162
- Löffler G, Petrides PE (1997) *Biochemie und Pathobiochemie*. 5. Aufl. Springer, Berlin Heidelberg New York Tokyo
- Margaria R (1976) *Biomechanics and energetics of muscular exercise*. Clarendon Press, Oxford
- Margulis L (1975) Symbiotic theory for the origin of the eukaryotic organelles: Criteria for proof. *Symp Exp Biol* 29:21–37
- Mathieu O, Krauer R, Hoppeler H, Gehr P, Lindstedt SL, Alexander RM, Taylor CR, Weibel ER (1981) Design of the mammalian respiratory system. VII. Scaling mitochondrial volumes in skeletal muscle to body mass. *Respir Physiol* 44:13–126
- McMahon T (1973) Size and shape in biology. *Science* 179:1201–1204
- Mount LE (1968) *The climatic physiology of the pig*. Edward Arnold, London
- Nagy KA (2005) Field metabolic rate and body size. *J Exp Biol* 208:1621–1625
- Neumann RL, Cade TJ (1965) Torpidity in the Mexican ground squirrel *Citellus mexicanus parvidens*. *Can J Zool* 43:33–140
- Nicholls DG, Ferguson SJ (1992) *Bioenergetics 2*. Academic Press, London
- Ortmann S, Heldmaier G (2000) Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots. *Am J Physiol* 278:R698–R704
- Passmore R, Durnin JVGA (1955) Human energy expenditure. *Physiol Rev* 35:801–840
- Porter RK (2001) Mitochondrial proton leak: a role for uncoupling proteins 2 and 3? *BBA* 1504:120–127
- Porter RK, Brand M (1993) Body mass dependency of H⁺ leak in mitochondria and its relevance to metabolic rate. *Nature* 362:628–630
- Prinzinger R (2005) Programmed ageing: the theory of maximal metabolic sope. *EMBO Reports* 6:14–19
- Rausch RN, Crawshaw LI, Wallace HL (2000) Effects of hypoxia, anoxia, and endogenous ethanol in thermoregulation

- in goldfish, *Carassius auratus*. Am J Physiol 278:R545–R555
- Reese SA, Crocker CE, Jackson DC, Ulsch GR (2001) The physiology of hibernation among painted turtles: the midland painted turtle (*Chrysemys picta marginata*). Respir Physiol 124:43–50
- Ricklefs RE, Konarzewski M, Daan S (1996) The relationship between basal metabolic rate and daily energy expenditure in birds and mammals. Am Nat 147:1047–1071
- Rolfe DF, Brown GC (1997) Cellular energy utilization and molecular origin of standard metabolic rate in mammals. Physiol Rev 77:731–758
- Rolfe DF, Newman JM, Buckingham JA, Clark MG, Brand MD (1999) Contribution of mitochondrial proton leak to respiration rate in working skeletal muscle and liver and to SMR. Am J Physiol 276:C692–699
- Rubner M (1883) Über den Einfluss der Körpergröße auf den Stoff- und Kraftwechsel. Z Biol 19:535–562
- Rubner M (1902) Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Deuticke, Leipzig
- Rubner M (1908) Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehung zu Wachstum und Ernährung. Oldenbourg-Verlag, München
- Rubner M (1909) Kraft und Stoff im Haushalt der Natur. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig
- Saris WH, van Erp-Baart MA, Brouns F, Westerterp KR, ten Hoor F (1989) Study on food intake and energy expenditure during extreme sustained exercise: the Tour de France. Int J Sports Med 10(Suppl 1):S26–31
- Seeherman HJ, Dmi'el R, Gleeson TT (1983) Oxygen consumption and lactate production in varanid and iguanid lizards: A mammalian relationship. In: Knuttgen HG, Vogel JA, Poortmans J (eds) Biochemistry of Exercise. Int Ser Sport Sci 13, Kinetics, Champaign, pp. 421–427
- Schmidt-Nielsen K (1984) Scaling. Why is animal size so important. Cambridge Univ Press
- Schmidt-Nielsen K, Pennycuik P (1961) Capillary density in mammals in relation to body size and oxygen consumption. Am J Physiol 200:746–750
- Secor SM. (2009) Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. J Comp Physiol B.179:1–56
- Shoubridge EA, Hochachka PW (1980) Ethanol: novel end product of vertebrate anaerobic metabolism. Science 209:308–309
- Speakman J (1997) Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals. Proc Nutr Soc 56:1119–1136
- Stryer L (1996) Biochemie. 4. Aufl. Spektrum, Heidelberg
- Tandler A, Beamish FW (1980) Specific dynamic action and diet in largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacépède). J Nutr 110:750–764
- Taylor CR, Rowntree VJ (1973) Running on two or on four legs: which consumes more energy? Science 179:186–187
- Taylor CR, Schmidt-Nielsen K, Raab JL (1970) Scaling of the energetic cost of running to body size in mammals. Am J Physiol 219:1104–1107
- Taylor RC, Maloiy GMO, Weibel ER, Langman VA, Kamau JMZ, Seeherman HJ, Heglund NC (1980) Design of the mammalian respiratory system. III. Scaling maximum aerobic capacity to body mass: wild and domestic animals. Resp Physiol 44:25–37
- Tomás-Loba A, Flores I, Fernández-Marcos PJ, Cayuela ML, Maraver A, Tejera A, Borrás C, Matheu A, Klatt P, Flores JM, Viña J, Serrano M, Blasco MA. (2008) Telomerase reverse transcriptase delays aging in cancer-resistant mice. Cell 135:609–622
- Tucker VA (1968) Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. J Exp Biol 48:67–87
- Tucker VA (1975) The energetic cost of moving about. Am Sci 63:413–419
- Vogel P (1976) Energy consumption of European and African shrews. Acta Theriologica 21:195–206
- Wagner JA, Horwath SM, Dahms TE, Reed S (1973) Validation of open-circuit method for the determination of oxygen consumption. J. Appl. Physiol. 34:859–863
- Webster KA, Discher DJ, Hernandez OM, Yamashita K, Bishopric NH (2000) A glycolytic pathway to apoptosis of hypoxic cardiac myocytes. In: Lahiri S, Prabhakar NR, Foster RE (eds) Oxygen sensing – molecules to man. Kluwer Academic/Plenum, New York, pp. 161–178
- Weiner J (1977) Energy metabolism of the roe deer. Acta Theriol 22:3–24
- Wenger RH, Gassman M (1997) Oxygen(es) and the hypoxia inducible factor 1. Biol Chem 378:609–616
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. Science 276:122–126
- Wieser W (1986) Bioenergetik. Energietransformation bei Organismen. Thieme, Stuttgart

Vergleichende Tierphysiologie

Heldmaier, G.; Neuweiler, G.; Rössler, W.

2013, XXIV, 1178 S. 709 Abb. in Farbe., Hardcover

ISBN: 978-3-642-25154-2